

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.521:633.854:575.1
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-130-142



Структурирование генетической коллекции подсолнечника

В. А. Гаврилова, И. Н. Анисимова, Н. В. Алпатьева, Е. А. Пороховинова

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Вера Алексеевна Гаврилова, v.gavrilova@vir.nw.ru

Актуальность. Геном подсолнечника линии XRQ секвенирован, но пока не целиком аннотирован, и выявлены не все гены-кандидаты для большинства признаков. Определение взаимосвязей признаков, выполненное в настоящем исследовании, будет способствовать пониманию генетического контроля фенотипических признаков.

Материалы и методы. В 2017 и 2018 г. проведено фенотипирование 237 линий генетической коллекции ВИР по морфологическим признакам (высота растения, тип ветвления, форма и размеры листа, черешка, корзинки, краевых и трубчатых цветков, поражение ложной мучнистой росой) и генотипирование с помощью ДНК-маркеров для определения образцов – носителей гена *Rf* и стерильной цитоплазмы. Для выявления влияния генотипа и условий года на проявление хозяйственно ценных и морфологических признаков, а также устойчивости к ложной мучнистой росе применили дисперсионный анализ. Структурирование генетической коллекции выполняли с помощью факторного анализа.

Результаты и обсуждение. Проведено сравнение данных за 2017 и 2018 г. с использованием дисперсионного анализа. Результаты последнего свидетельствуют о наследуемости морфологических признаков, выравненности и чистоте линий генетической коллекции ВИР. Получены новые данные о фенотипическом разнообразии подсолнечника, стабильности хозяйственных признаков по сезонам выращивания.

Заключение. По результатам факторного анализа выделены группы сопряженных признаков: 1) высота растения и продолжительность фаз вегетационного периода; 2) восстановление фертильности пыльцы при ЦМС РЕТ1, SCAR-маркеры HRG02 и HRG01 гена *Rf1* и ветвление; 3) окраска краевых и трубчатых цветков и форма черешка, а также форма поверхности листовой пластинки. Определены три группы линий, различающихся по системам (возможно, генам) восстановления фертильности пыльцы ЦМС РЕТ1. Факторный анализ позволил подтвердить предположение о присутствии в исследованных линиях нескольких генов *Rf*, отличающихся по своему проявлению от гена *Rf1*.

Ключевые слова: линии, изменчивость, морфологические признаки, молекулярные маркеры, факторный анализ

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0005 «Растительные ресурсы масличных и прядильных культур ВИР как основа теоретических исследований и их практического использования».

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

Для цитирования: Гаврилова В.А., Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Пороховинова Е.А. Структурирование генетической коллекции подсолнечника. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):130-142. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-130-142

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-130-142

Structuring the genetic collection of sunflower

Vera A. Gavrilova, Irina N. Anisimova, Natalia V. Alpatieva, Elizaveta A. Porokhovinova

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

Corresponding author: Vera A. Gavrilova, v.gavrilova@vir.nw.ru

Background. The XRQ sunflower genome has been sequenced but not yet fully annotated, and not all candidate genes for most traits have been identified. Disclosing the relationships among traits in this study will help to understand the genetic control over phenotypic characters.

Materials and methods. A set of 237 sunflower lines from VIR's genetic collection was phenotyped for their morphological characters (plant height; branching type; shapes and sizes of the leaf, petiole, flower head, disk and ray florets; downy mildew damage rate) and genotyped with molecular markers. DNA markers were used to identify accessions carrying the *Rf* gene and CMS. Factor analysis was applied to structure the genetic collection.

Results and discussion. The data of 2017 and 2018 were compared using the analysis of variance. The results of the latter testified to the heritability of morphological characters, as well as to the alignment and purity of lines from VIR's genetic collection of sunflower. New data were obtained on the phenotypic diversity of sunflower and stability of its agronomic traits across the growing seasons.

Conclusion. Groups of interacting characters were identified by the factor analysis: 1) plant height, and duration of the growing season phases; 2) pollen fertility restoration with CMS PET1, SCAR markers HRG02 and HRG01 of the *Rf1* gene, and branching; 3) the color of ray and disk florets, and petiole shape, as well as lamina surface shape. Lines with CMS PET1 were classified into three groups differing in the systems (possibly genes) of pollen fertility restoration. The factor analysis made it possible to confirm the assumption that several *Rf* genes whose manifestation differed from the *Rf1* gene were present in the studied sunflower lines from VIR's genetic collection.

Keywords: lines, variability, morphological characters, molecular markers, factor analysis

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0005 "Plant resources of oil and fiber crops at VIR as the basis for theoretical research and their practical utilization".

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

For citation: Gavrilova V.A., Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Porokhovinova E.A. Structuring the genetic collection of sunflower. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):130-142. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-130-142

Введение

По данным 2020 г., генетические ресурсы культурно-го подсолнечника *Helianthus annuus* L. хранятся в нескольких крупных генных банках, а также в ряде небольших коллекций. В генном банке Франции сохраняются 2703 образца, в США – 2616, в Индии – 2604, в России – 2288, Аргентине – 820, Германии – 307 образцов. Известны коллекции чистых линий подсолнечника, которые находятся во Франции (2300 линий), в Индии (1918), России (557), Аргентине (414) (Terzić, et al., 2020), а также 287 линий в США (Hübner, 2019). Первые работы по изучению наследования признаков у подсолнечника провела в 30-х годах XX века Елена Николаевна Плачек, в опытах которой был установлен моногенный контроль белой окраски пыльцы (Plachek, 1930). Дальнейшее развитие генетика морфологических признаков подсолнечника с использованием менделевского генетического анализа с определением числа генов получила в 60–90 годы XX века (Putt, 1964; Kováčik, Škaloud, 1990; Miller, Fick, 1997; etc.). Неизвестно, сохранились ли в коллекциях линии, послужившие материалом для изучения характера наследования большинства морфологических признаков подсолнечника (ветвления, формы черешка, окраски и формы листовой пластинки и др.). Линии Е. Н. Плачек были сохранены в коллекции ВИР. После открытия цитоплазматической мужской стерильности П. Леклерком (Lecleercq, 1969) на основе *H. petiolaris* Nutt. (PET 1) и восстановления фертильности пыльцы (Kinman, 1970) в ряде работ отечественных и зарубежных авторов было выявлено наличие одного или двух доминантных генов *Rf*, взаимодействующих комплементарно либо по типу некумулятивной полимерии (Anashchenko, Duka, 1985). Генетическую коллекцию начали создавать в ВИР под руководством Александра Викторовича Анащенко в 60-х годах прошлого столетия (Anashchenko et al., 1992) и продолжили авторы этой публикации (Gavrilova et al., 2014). Генетическая коллекция подсолнечника ВИР включает линии 10–28-го поколения инбридинга, различающиеся по комплексу морфологических и хозяйственно ценных признаков, линии с цитоплазматической мужской стерильностью, их фертильные аналоги и линии – восстановители фертильности пыльцы. По результатам фенотипического изучения этих линий, анализа полиморфизма белков семян и генотипирования с использованием ПЦР-маркеров генов, ассоциированных с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС типа PET1) и признаком восстановления фертильности пыльцы (*Rf*), выпущен каталог (Gavrilova et al., 2017). Обсуждение результатов многолетних исследований предпринято в данной статье. Генетическую коллекцию подсолнечника также создали сотрудники Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур имени В.С. Пустовойта (г. Краснодар). Коллекция включает инбредные линии, отличающиеся по морфологическим признакам, составу жирных кислот и токоферолов в масле (Demurin, 1986; Demurin, Tolmachev, 1986). Обе эти коллекции использовались в исследованиях по полногеномному поиску ассоциаций GWAS (Genome Wide Association Studies). С помощью GWAS-анализа в группе сцепления 13 определены предполагаемые гены-кандидаты *Rf1* (Goryunov et al., 2019), а в группах 3 и 14 – гены, отвечающие за синтез жирных кислот (Chernova et al., 2021).

Геном подсолнечника линии XRQ секвенирован (Badouin et al., 2017), но пока не целиком аннотирован, и в нем выявлены не все гены-кандидаты для контроля

большинства признаков. Определение взаимосвязей между признаками, выполненное в настоящем исследовании, поможет выявить возможное сцепление генов. Одним из методов совместного изучения структуры изменчивости большого набора количественных и качественных признаков является факторный анализ, или метод главных компонент. Использование факторного анализа позволяет структурировать коллекцию и выделить определенные группы образцов, что в дальнейшем облегчает поддержание и выбор материала для исследований (Brutch, 1989; Anashchenko, Rostova, 1991; Burlyayeva, Malyshev, 2013). Таким образом, в задачу нашего исследования входило структурирование линий генетической коллекции с использованием проанализированных признаков подсолнечника и определение взаимосвязей между ними.

Материал, методы и условия проведения опыта

В работе использованы 237 линий десятого – тридцатого поколения, полученные сотрудниками ВИР от самоопыления лучших высокомасличных отечественных сортов и зарубежных гибридов. Выполнено описание морфологических (высота растения, ветвление, окраска и форма листа, черешка, размеры корзинки, окраска и форма цветков), физиологических признаков (продолжительность межфазных периодов «всходы – цветение», «цветение – созревание» и «всходы – созревание»), определен процент поражения ложной мучнистой росой (возбудитель – *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni) (табл. 1). Полевые исследования осуществляли в зоне возделывания подсолнечника (Кубанская опытная станция – филиал ВИР, Краснодарский край) в 2017 и 2018 г. Для всех линий в оба года измерены высота 10 растений и диаметр корзинки, определена продолжительность периодов «всходы – цветение», «цветение – созревание» и «всходы – созревание». Описание признаков и измерения выполнены с использованием методических указаний по изучению коллекции (Anashchenko, 1976) и классификатора (Anashchenko et al., 1987). Поражение ложной мучнистой росой (Lmr) вычисляли как отношение числа пораженных растений к общему числу растений на делянке, выраженное в процентах. ДНК из листьев подсолнечника выделена в отделе генетики ВИР согласно методическим указаниям (Anisimova et al., 2018). Условия ПЦР для SCAR-маркеров HRG01 и HRG02 и STS-маркера orfH522 неоднократно описаны ранее (Horn et al., 2003; Anisimova et al., 2018; Anisimova et al., 2021). Сравнение показателей количественных признаков по результатам измерений в 2017 и 2018 г. выполнено с использованием дисперсионного анализа (Ivanter, Korosov, 2003), а также t-критерия Стьюдента (Nasledov, 2012; StatSoft Inc., 2013).

Факторный анализ (методом главных компонент) признаков и линий проведен с использованием программы Statistica 7.0. Для облегчения интерпретации результатов предпринято вращение факторов (Varimax raw) (Nasledov, 2012). Обозначения признаков, использованных в факторном анализе, представлены в таблице 1.

Погодные условия в 2017 и 2018 г. на Кубанской опытной станции ВИР несколько различались (рис. 1). Количество выпавших осадков в июне и августе было значительно ниже в 2018 г. по сравнению с 2017, а температура воздуха на протяжении всего периода вегетации, за исключением августа, превышала таковую в 2017 г.

Таблица 1. Список признаков, использованных для фенотипирования линий генетической коллекции подсолнечника**Table 1. List of characters used for phenotyping sunflower lines from the genetic collection**

Название признака / Character name	Код признака / Character code	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
признаки габитуса растения		
Высота растения, см	H	48–185
Высота растения до корзинки, см	H1	43–180
Диаметр корзинки, см	D	4,4–22,4
Тип ветвления	brNo brUpAl brLw	нет (no) верхнее (upper) + по всему стеблю (all over the stem) нижнее (lower)
признаки вегетационного периода		
Продолжительность периода «всходы – цветение», дни	T1	35–71
Продолжительность периода «цветение – созревание», дни	T2	35–50
Продолжительность периода «всходы – созревание», дни	T3	72–116
признаки листа		
Размер черешка	petSize	короткий (short) – 1, норма (norm) – 2, длинный (long) – 3
Окраска листовой пластинки	leafColG leafColLG leafColDG	зеленая (green) светло-зеленая (light green) темно-зеленая (dark green)
Форма листовой пластинки	leafBIN leafBIA leafBIB leafBIS	норма (norm) асимметричная (asymmetrical) лодочкообразная (boat-shaped) ложкообразная (spoon-shaped)
Характер поверхности листовой пластинки	leafShSm leafShCor leafShT	гладкая (smooth) гофрированная (corrugated) бугорчатая (tuberculate)
Форма края листовой пластинки	leafMargS leafMargE leafMargC	пильчатый (serrate) ровный (even) резной (carved)
признаки соцветия		
Форма краевых цветков	rayFlshN rayFlshL rayFlshCor rayFlshNo rayFlshSh rayFlshTub rayFlshNar	норма (norm) длинные (long) гофрированные (corrugated) нет (no) короткие (short) трубчатые (tubular) узкие (narrow)
Окраска краевых цветков	rayFlcolN rayFlcolLem rayFlcolOra rayFlcolRed	норма (norm) лимонные (lemon) оранжевые (orange) красные (red)
Форма трубчатых цветков	tubFlsh	норма (norm) махровые (double)
Окраска трубчатых цветков	tubFlcolY tubFlcolB tubFlcolLem	желтые (yellow) черные (black) лимонные (lemon)

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

Название признака / Character name	Код признака / Character code	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
признаки системы ЦМС – Rf		
Восстановление фертильности пыльцы у гибридов первого поколения в полевых условиях	RF	нет – есть
Наличие SCAR маркеров гена <i>Rf1</i>	scar	нет маркеров оба маркера есть один из маркеров
Тип цитоплазмы	cyt	фертильный – стерильный
Поражение ложной мучнистой росой	Lmr	0–100%

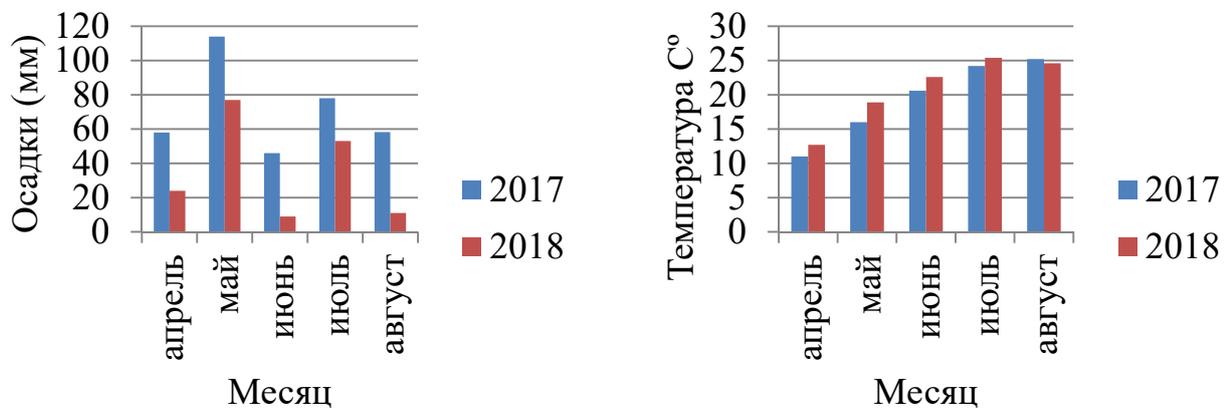


Рис. 1. Погодные условия проведения опыта

(Кубанская опытная станция – филиал ВИР, Краснодарский край, 2017–2018 гг.)

Fig. 1. Weather conditions during the experiment (Kuban Experiment Station of VIR, Krasnodar Territory, 2017–2018)

Результаты

Проявление морфологических признаков подсолнечника, указанных в таблице 1 (тип ветвления, размер черешка, окраска и форма листа и цветков), было стабильным у всех исследованных генотипов в оба года изучения. Для количественных признаков, прежде чем включить их в факторный анализ, провели сравнение наблюдений, выполненных в 2017 и 2018 г. В таблице 2 приведены значения средних величин, ошибки среднего, минимальные и максимальные значения для пяти количественных признаков: продолжительности межфазных периодов («всходы – цветение», «всходы – созревание»), высоты растения, диаметра корзинки и поражаемости ложной мучнистой росой.

Сравнение данных по t-критерию Стьюдента показало достоверные различия по годам изучения высоты растения и устойчивости к ложной мучнистой росе (см. табл. 2).

Двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа на все изученные признаки. Влияние года возделывания оказалось достоверным для длительности периодов «всходы – цветение» и «всходы – созревание», высоты растения и устойчивости к ложной мучнистой росе. Доля влияния генотипа составляла от

67 до 92%, тогда как условий года – от 0,5 до 1,2% (рис. 2). Исключение составил признак «процент поражения растений ложной мучнистой росой». Поскольку в 2017 г. наблюдалось значительное распространение этого патогена по сравнению с 2018 г., то влияние более засушливых условий года на признак, по данным дисперсионного анализа, составило 44% (см. рис. 2). Соответственно, генотипом определялось 32% от общей изменчивости этого признака. Достоверность различий определяется точностью измерения и выровненностью линий (малое значение ошибки среднего значения). Проявление морфологических признаков, мужской стерильности и восстановления фертильности, а также признак наличия или отсутствия SCAR-маркеров HRG01 и HRG02 оставались неизменными в оба года исследований. Результаты сравнения данных по годам подтвердили наши предыдущие выводы по наблюдениям линий 10–28-го поколения инбридинга о наследуемости признаков, выровненности и чистоте линий генетической коллекции ВИР.

Факторный анализ.

Анализ 45 признаков выявил пять основных факторов. На их долю приходится 42% от всей изменчивости признаков: первый фактор (F1) включает 12% изменчивости, второй (F2) – 11%, третий (F3) и четвертый (F4) –

Таблица 2. Сравнение количественных признаков подсолнечника в 2017 и 2018 г. по всей выборке линий по t-критерию Стьюдента (Кубанская опытная станция ВИР, Краснодарский край)**Table 2.** Comparison of the manifestation of quantitative characters across the entire set of sunflower lines in 2017 and 2018 using Student's *t*-test (Kuban Experiment Station of VIR, Krasnodar Territory)

Признак / Character	Среднее $\bar{x} \pm m$ / Mean $\bar{x} \pm m$	Среднее $\bar{x} \pm m$ / Mean $\bar{x} \pm m$	Число линий / Number of lines		Student's <i>t</i> -test	p
	2017	2018	2017	2018		
T1	53,5 ± 0,3	54,3 ± 0,4	237	237	-1,47	0,14
T2	40,1 ± 0,4	40,8 ± 0,3	237	237	-1,56	0,12
T3	93,6 ± 0,6	95,1 ± 0,5	237	237	-1,94	0,054
Lmr	32,1 ± 1,4	3,2 ± 0,4	237	237	19,36	0,00000*
H	105,9 ± 1,8	112,3 ± 1,9	237	237	-2,42	0,016*
headD	14,0 ± 0,3	13,9 ± 0,3	237	237	0,28	0,78

Примечание: * – различия достоверны при $p < 0,05$

Note: * – differences are statistically significant at $p < 0.05$

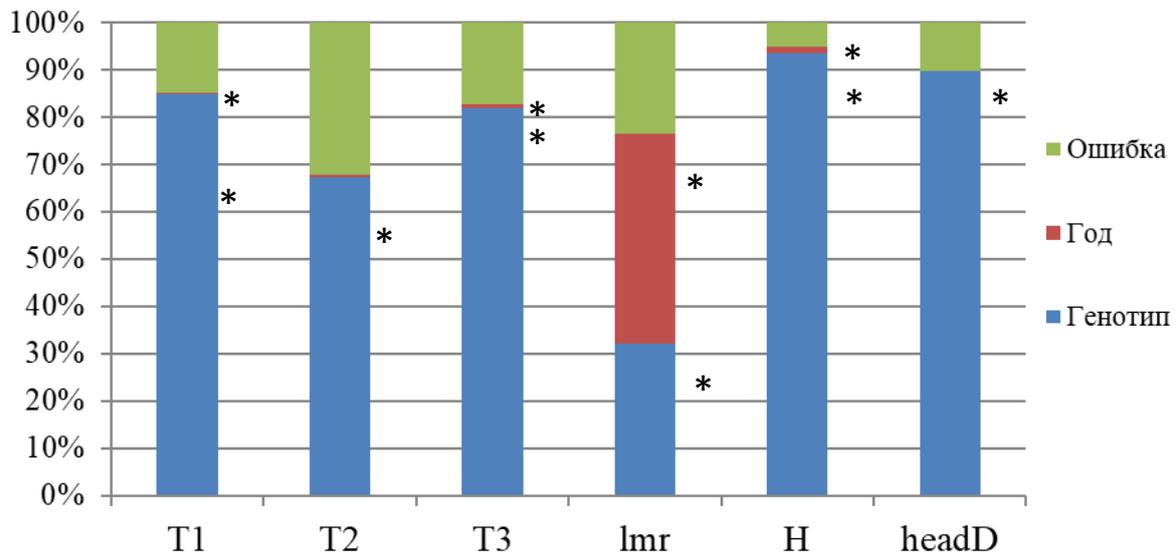


Рис. 2. Влияние генотипа, условий и взаимодействия этих факторов на высоту растения, диаметр корзинки, поражаемость ложной мучнистой росой подсолнечника по результатам дисперсионного анализа (* – влияние достоверно при $p < 0,05$; Кубанская опытная станция – филиал ВИР, Краснодарский край, 2017–2018 гг.)

Fig. 2. The effect of the genotype, environment, and interaction between these factors on the plant height, flower head diameter, and downy mildew damage rate in sunflower according to the results of the analysis of variance (* – the factor's effect size is statistically significant at $p < 0.05$; Kuban Experiment Station of VIR, Krasnodar Territory, 2017–2018)

по 6%. Первый фактор можно определить как фактор роста и развития, поскольку с ним коррелируют признаки высоты растения и продолжительности межфазных периодов «всходы – цветение» и «всходы – созревание». По второму фактору разделяются признаки, отвечающие за тип цитоплазмы и восстановление фертильности пыльцы, а также ветвление и диаметр корзинки. Третий фактор – это фактор окраски и формы листа, черешка и соцветия. Четвертый фактор выявляет главным образом устойчивость или поражаемость растений ЛМР и общий их габитус (рис. 3, А, В, С).

Рассмотрим расположение признаков и линий в системе координат первого и второго факторов (рис. 3,

А, D). Четко отделяются от всех остальных признаков с высоким коэффициентом корреляции (с F1 0,73–0,86) высота растения и продолжительность межфазных периодов. В первой четверти системы координат первого и второго фактора группируются значения высоты растения и продолжительности периодов «всходы – цветение», «цветение – созревание» и «всходы – созревание» как по данным 2017 г., так и по данным 2018 г. (см. рис. 3, А). Причем период «всходы – цветение» показывает сильную положительную связь (0,80–0,86) с первым фактором. К этой же группе относится высота растения. Такую же группировку признаков мы наблюдаем в системе координат первого и третьего (F3) факторов

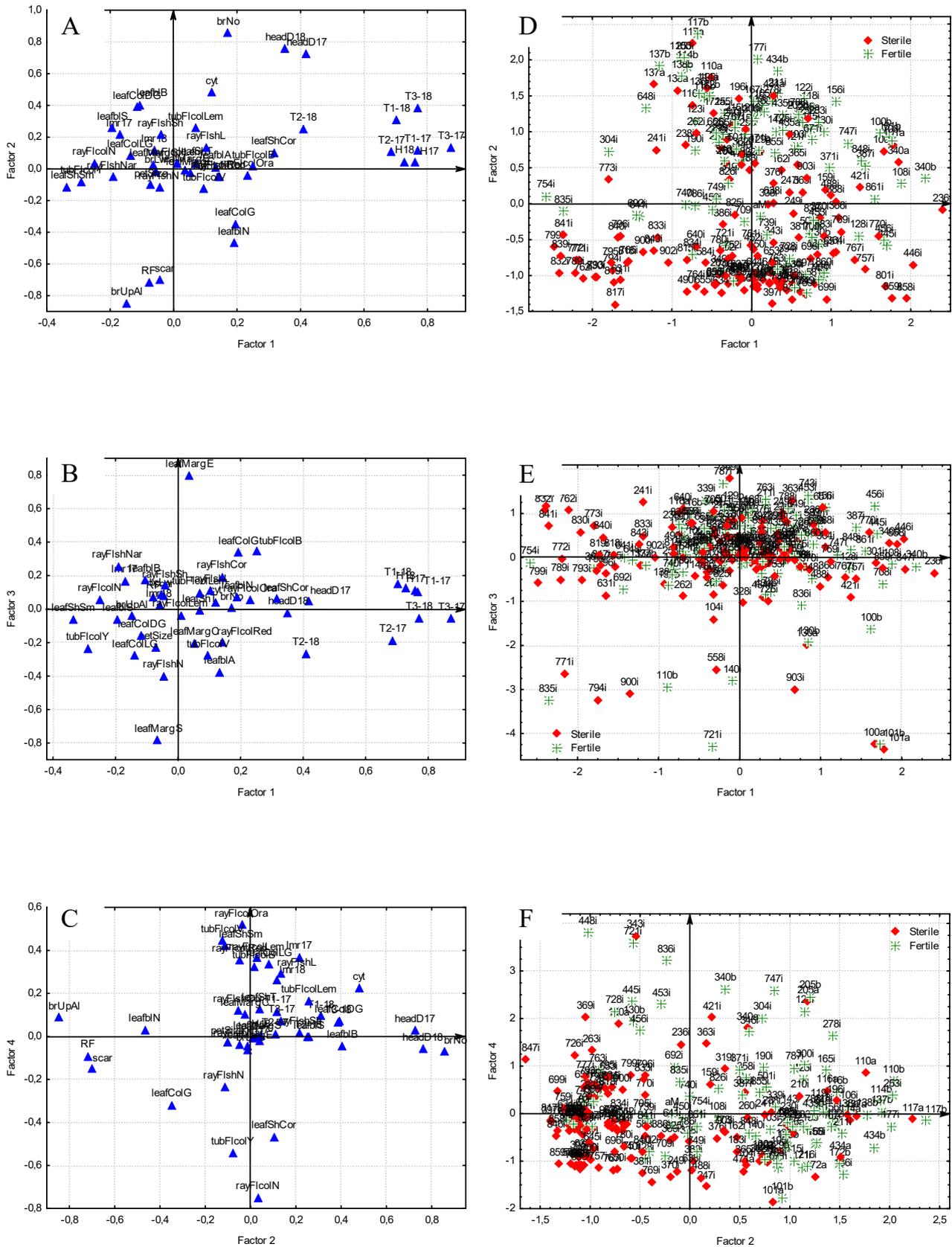


Рис. 3. Факторные нагрузки для 20 признаков (А-Д) и 137 линий (Е-Н) в системе факторов F1 и F2 (А, Е), F1 и F3 (В, F), F4 и F2 (С, G)

Fig. 3. Factor loadings for 20 characters (A-D) and 137 sunflower lines (E-H) in the space of factors F1 and F2 (A, E), F1 and F3 (B, F), F4 and F2 (C, G)

(рис. 3, В). Средняя высота растения линий варьирует от 50 до 170 см. В генетической коллекции имеются короткостебельные линии, высота растения которых составляет 50–70 см. Проявление признака зависит от количества выпадающих осадков. В засушливые годы, как, например, в 2018 г., высота растения самых низких линий (ВИР631, ВИР771, ВИР815, ВИР 818, ВИР820, ВИР832, ВИР835) была 45–50 см. В 2017 г. высота растения этих линий составила 50–60 см. Перечисленные карлики ветвистые и ультраранние, их период от всходов до цветения – 35–47 дней, вегетационный период ограничен 72–82 днями. Высокорослые линии ВИР117, ВИР340, ВИР771 с высотой растения около 170 см имеют продолжительность периода «всходы – цветение» около 60 дней и продолжительность вегетационного периода свыше 100 дней (рис. 3, D, E).

Для второго фактора отмечена тесная положительная связь (0,72–0,76) с диаметром корзинки, а также с отсутствием ветвления (0,86), отрицательная связь (–0,70...–0,72) со способностью к восстановлению фертильности пыльцы, наличием SCAR-маркеров гена *Rf1*, и ветвистости (–0,85), а также положительная корреляция с типом цитоплазмы (0,64). Выделение этой группы признаков закономерно, так как большинство линий – восстановителей фертильности пыльцы PET1 имеют SCAR-маркеры (HRG02 и HRG01) гена *Rf1* и ветвисты (Gavrilova et al., 2017). Линии – восстановители фертильности пыльцы PET1, характеризующиеся наличием SCAR-маркеров гена *Rf1*, группируются в системе координат первого и второго факторов в III четверти. Возможно, такая корреляция связана с тем, что линии, обладающие способностью восстанавливать фертильность пыльцы, отобраны по признаку наличия ветвления для большей пыльцевой продуктивности. Линии – восстановители фертильности пыльцы при получении промышленных гибридов на участках гибридизации используются в качестве отцовских форм гибридов. Ветвистые линии цветут и продуцируют пыльцу значительно дольше однокорзиночных и тем самым обеспечивают лучшее опыление и завязываемость семян у линий ЦМС. В связи с этим признак ветвления также относится к хозяйственно ценным. Однако в нашем материале семнадцать из 237 линий – восстановителей фертильности не ветвисты: ВИР159, ВИР183, ВИР196, ВИР211, ВИР220, ВИР249, ВИР260, ВИР302, ВИР339, ВИР365, ВИР387, ВИР388, ВИР480, ВИР770, ВИР796, ВИР800, ВИР826, ВИР855 (см. рис. 3, E). При скрещивании с линиями ЦМС они показывают восстановление фертильности в первом поколении гибридов, однако SCAR-маркеры гена *Rf1* у большинства из них отсутствуют (линия ВИР249 имеет маркер HRG01). В то же время у линии ВИР220 нет ветвления, но она является восстановителем фертильности, что подтверждено с помощью SCAR-маркеров. Ветвление отсутствует у всех линий ЦМС, их фертильных аналогов, а также у линий ВИР253, ВИР262, ВИР278, ВИР283, ВИР319, ВИР328, ВИР343, ВИР479, ВИР501, ВИР607, ВИР646, ВИР665, ВИР679, ВИР708, ВИР787, ВИР845. Мы не располагаем экспериментальными данными, подтверждающими, что гены, контролируемые ветвление, сцеплены с генами восстановления фертильности пыльцы.

Среди фенотипированных 237 линий 101 имеет фертильную цитоплазму, а 138 существуют на основе стерильной цитоплазмы, что подтверждено с помощью STS-маркера *orfH522*, ассоциированного с ЦМС PET1 митохондриального гена. Фертильность этих 138 линий определяется присутствием генов восстановления фертиль-

ности пыльцы. В первой четверти координат первого и второго фактора выделяется группа линий с фертильной цитоплазмой и отсутствием SCAR-маркеров HRG02 и HRG01 гена *Rf1*. Это линии ВИР100Б, ВИР101Б, ВИР340Б, ВИР128, ВИР156, ВИР283, ВИР708, ВИР787, ВИР788 (см. рис. 3, D).

Естественно, что линии с цитоплазматической мужской стерильностью ВИР100А, ВИР101А, ВИР104А, ВИР110А, ВИР111А, ВИР114А, ВИР116А, ВИР117А, ВИР129А, ВИР130А, ВИР137А, ВИР138А, ВИР151А, ВИР172А, ВИР205А, ВИР215А, ВИР229А, ВИР340А, ВИР434А, ВИР436А имеют цитоплазмону стерильного типа и у них отсутствуют маркеры ядерного гена *Rf1*. Они группируются во второй и третьей четвертях оси координат первого и второго факторов и в центре осей координат первого и третьего факторов (рис. 3, E). У 21 линии из 237, проанализированных с помощью STS-маркера *orfH522*, выявлено наличие стерильной цитоплазмы PET1 и отсутствие SCAR-маркеров HRG01 и HRG02 (табл. 3); несмотря на это, они восстанавливают фертильность пыльцы в полевых условиях у гибридов при скрещивании с линиями ЦМС. Возможно, у перечисленных линий работают другие гены *Rf*. Эти линии располагаются в основном в третьей четверти оси координат первого и второго факторов (см. рис. 3, E). Линии ВИР364 и ВИР365 имеют стерильную цитоплазму, восстанавливают фертильность пыльцы, и маркеры гена *Rf1* у них также отсутствуют. Эти линии расположены в системе координат F1 – F2 во второй четверти, на значительном расстоянии от обсуждаемой группы линий. Можно предположить, что у линий ВИР364 и ВИР365 за восстановление фертильности пыльцы отвечает третья группа генов.

Особое положение занимает линия ВИР195. У нее стерильная цитоплазма и отсутствуют SCAR-маркеры HRG02 и HRG01. Только у этой линии способность к восстановлению фертильности пыльцы зависит от внешних условий (Voronova, Gavrilova, 2018), тогда как другие линии способны стабильно восстанавливать фертильность пыльцы.

Изменчивость морфологических признаков (размер черешка, окраска, форма листовой пластинки и форма ее края), а также окраски и формы краевых и трубчатых цветков связана с третьим фактором (рис. 3, В). Однако эти признаки составляют 2 независимые группы, не связанные с изменчивостью других изученных признаков. Изменчивость окраски краевых и трубчатых цветков описана в системе координат второго и четвертого факторов, что сразу отразилось на распределении линий и обособлении группы линий декоративного подсолнечника (ВИР721, ВИР448 с бордовыми краевыми и трубчатыми цветками, ВИР728 с лимонными краевыми и трубчатыми цветками) (рис. 3, F). Линии ВИР184, ВИР340, ВИР343, ВИР363, ВИР445, ВИР450, ВИР453, ВИР456, ВИР762, ВИР780, ВИР793 имели оранжевую окраску краевых и трубчатых цветков. У линий ВИР116, ВИР119, ВИР210, ВИР211, ВИР230, ВИР234, ВИР339, ВИР369, ВИР371, ВИР387, ВИР394, ВИР395, ВИР583, ВИР743, ВИР763, ВИР770, ВИР787, ВИР801, ВИР858 краевые цветки желтые, а трубчатые – оранжевые. У линий ВИР156, ВИР436А и ВИР436Б трубчатые цветки имели лимонную окраску в оба года наблюдений. Линии ВИР236, ВИР369, ВИР747 были одинаковы в 2017 и 2018 г. и имели восковидные краевые цветки, а у линии ВИР646 краевые цветки отсутствовали совсем. Светло-желтые краевые цветки отмечены у линий ВИР137А и ВИР137Б, ВИР172А

Таблица 3. Линии подсолнечника на основе стерильной цитоплазмы PET1, восстановители фертильности пыльцы ЦМС PET1 без маркеров гена *Rf1***Table 3. Sunflower pollen fertility restorer lines with sterile PET1 cytoplasm and without *Rf1* gene markers**

Название линии / Name of the line	Номер каталога ВИР / VIR catalogue No.	Генеалогия / Genealogy	STS-маркер orfH522 / STS marker orfH22	SCAR-маркеры гена <i>Rf1</i> / SCAR markers of the <i>Rf1</i> gene	
				HRG01	HRG02
ВИР183	3280	и-473670, Аргентина	+	-	-
ВИР195	3285	к-2184 ЮАР	+	-	-
ВИР196	3286	SL3376, Болгария	+	-	-
ВИР210	3292	из ВИР113 × источник <i>Rf</i>	+	-	-
ВИР370	3329	ВИР113 × источник <i>Rf</i>	+	-	-
ВИР381	3336	ВИР113 × источник <i>Rf</i>	+	-	-
ВИР365	3326	'Прогресс' × к-2699	+	-	-
ВИР319	3417	Аргентина	+	-	-
ВИР328	3475	Аргентина	+	-	-
ВИР343	3477	Линия ВИР ЖС 17М	+	-	-
ВИР388	3696	SL3372, Болгария	+	-	-
ВИР394	3481	США	+	-	-
ВИР452	3435	L-3446, Румыния	+	-	-
ВИР653	3388	и-545794, США	+	-	-
ВИР696	3701	и-473670, Аргентина	+	-	-
ВИР726	3663	и-440628 ВСЗ J5	+	-	-
ВИР799	3800	неизвестно	+	-	-
ВИР825	3674	неизвестно	+	-	-
ВИР843	3777	неизвестно	+	-	-
ВИР900	3534	из ЦМС RIG × ВИР729	+	-	-
ВИР902	3650	к-3411, Франция	+	-	-

и ВИР172Б, ВИР199, ВИР218, ВИР238, ВИР239, ВИР394, ВИР395, ВИР650, ВИР752, ВИР759, ВИР814, ВИР845. Темно-желтые краевые цветки наблюдали также в оба года у линий ВИР129А и ВИР129Б, ВИР502, ВИР692, ВИР795, ВИР818, ВИР841. В системе координат второго и четвертого факторов последние признаки связаны с характером поверхности листовой пластинки и размером черешка (рис. 3, С). Изменчивость поражения ложной мучнистой росой оказалась связанной с четвертым фактором (0,58 в 1917 г. и 0,72 в 1918 г.) в системе координат F2 – F4 (рис. 3, С). Соответственно выделились самые неустойчивые линии ВИР236, ВИР343, ВИР747, ВИР833, ВИР836 (рис. 3, F). По другую сторону оси F4 располагаются линии, устойчивые к поражению Lmr: ВИР100, ВИР128, ВИР140, ВИР700, ВИР697. Отметим, что в системе координат второго и четвертого факторов признак ветвления расположен также рядом с признаком восстановления фертильности пыльцы и SCAR-маркеров гена *Rf1* (см. рис. 3, С).

Обсуждение

Двухфакторный дисперсионный анализ выявил сильное достоверное влияние генотипа на длительность фаз вегетационного периода, высоту растения, диаметр корзинки и устойчивость кложной мучнистой росе, а влияние года было достоверно, но меньше для длительностей межфазных периодов «всходы – цветение» и «всходы – созревание», высоты растения, а также сильное (44%) – для устойчивости к ложной мучнистой росе, что свидетельствует о наследуемости признаков выравненности и чистоте линий генетической коллекции ВИР. Факторный анализ позволил выявить следующие группы признаков: 1) восстановление фертильности пыльцы при ЦМС PET1, SCAR-маркеры HRG02 и HRG01 гена *Rf1* и ветвление; 2) высота растения и продолжительность фаз вегетационного периода; 3) окраска краевых и трубчатых цветков и размер черешка, а также характер поверхности листовой пластинки. Определены три группы

линий, различающиеся по системам (возможно, локусам или генам *Rf*) восстановления фертильности пыльцы ЦМС РЕТ1. Особый интерес представляют линии, которые обладают способностью восстанавливать фертильность пыльцы в полевых условиях, но SCAR-маркеры гена *Rf* у них отсутствуют. Такая ситуация позволяет предположить, что эти линии отличаются от остальных линий наличием других генетических факторов, вовлеченных в контроль восстановления фертильности пыльцы при ЦМС РЕТ1. Это могут быть разные гены-кандидаты в локусе *Rf1*, характеризующемся, по данным GWAS-анализа, исключительно сложной организацией (Goryunov et al., 2019; Horn et al., 2019), либо неаллельные им гены, локализованные в других группах сцепления.

При изучении генетического контроля признака восстановления фертильности пыльцы у гибридов с ЦМС РЕТ1 А. В. Анащенко и М. В. Дука показали присутствие в разных линиях коллекции ВИР либо одного доминантного гена (ВИР161), либо двух генов *Rf1* и *Rf2*, взаимодействующих комплементарно или по типу некумулятивной полимерии (ВИР200, SL3376) (Anashchenko, Duka, 1985). В наше исследование эти линии не включены. В работе Ю. И. Карабициной с соавторами выполнен тест на аллелизм: при скрещивании линии ВИР365 (без маркеров гена *Rf1*) с линией RIL130 (с маркерами). Все растения F_1 и F_2 оказались фертильными. Поколение от анализирующего скрещивания гибрида со стерильной линией расщеплялось в отношении 1 : 1, стерильные растения в расщепляющихся популяциях F_2 и F_1BC не обнаружены (Karabitsina, 2021). Результаты этого теста свидетельствуют о том, что гены *Rf* линий ВИР365 и RIL130 идентичны. Линии подсолнечника на основе стерильной цитоплазмы РЕТ1, восстановители фертильности пыльцы ЦМС РЕТ1 без маркеров гена *Rf1*, представленные в таблице 3, не имеют общего происхождения. Таким образом, проявление генов, контролирующих признаков восстановления фертильности пыльцы у линий, представляет интерес для дальнейшего исследования.

Исследованиями последних лет установлено, что цитоплазматическую мужскую стерильность типа РЕТ1, помимо гена *Rf1*, могут восстанавливать гены *Rf5* и *Rf7*, также локализованные в группе сцепления LG13 (Talukder et al., 2019). Показано, что эти гены отличаются от *Rf1*, так как они тесно сцеплены с другими генами. Ген *Rf7* локализован в 13-й хромосоме рядом с геном *Pl_{3a}*, обуславливающим устойчивость к ложной мучнистой росе (Talukder et al., 2019), а ген *Rf5* на другом конце хромосомы 13 тесно сцеплен с геном, контролирующим устойчивость к ржавчине *R11* (Qi et al., 2012). В то же время обнаружена исключительно сложная структурная организация локуса *Rf1*, занимающего два обширных района на хромосоме 13 (30 и 3,9 мегаоснований), в которых идентифицирован ряд потенциальных генов-кандидатов (аллелей) (Goryunov et al., 2019; Horn et al., 2019). Выявлены и другие гены *Rf* (*Rf3*, *Rf4*), но, вероятно, они контролируют восстановление фертильности пыльцы при других типах ЦМС, а не ЦМС РЕТ1 (Lie et al., 2012). Таким образом, наше предположение о том, что в исследованном нами материале генетической коллекции ВИР присутствуют линии, характеризующиеся не только геном *Rf1*, но и другими генами восстановления фертильности пыльцы ЦМС РЕТ1, имеет под собой основание.

Можно предположить, что наибольший эффект гетерозиса можно получить при скрещивании линий ЦМС и линий – восстановителей фертильности в том случае, если эти линии занимают наиболее удаленное друг от

друга положение. Особенно заметно это проявляется на графике (рис. 3, F) в системе координат первого и третьего фактора, где линии ЦМС ВИР100, ВИР110, ВИР130, ВИР340 максимально удалены от линий-восстановителей ВИР771, ВИР772, ВИР754, ВИР789. Следует отметить, что в данном случае линии группируются не по признаку стерильной цитоплазмы, так как рядом с линиями ЦМС находятся их фертильные аналоги ВИР100Б, ВИР130Б, ВИР340Б (см. рис. 3, F). Таким образом, факторный анализ может помочь при определении генетических расстояний между линиями, что используется в современной селекции при выборе линий для создания промышленных гибридов подсолнечника (Usatov et al., 1917).

Заключение

По результатам факторного анализа выделены группы признаков, соответствующие факторной структуре. Первый фактор – фактор роста и развития. По второму фактору разделяются признаки, отвечающие за тип цитоплазмы и восстановление фертильности пыльцы, а также характер ветвления и диаметр корзинки. Третий фактор – это фактор окраски и формы листа, черешка и соцветия. Устойчивость или поражаемость растений ложной мучнистой росой (*Lmr*) связаны с четвертым фактором. Определены три группы линий, различающихся по системам восстановления фертильности пыльцы ЦМС РЕТ1. Факторный анализ позволил подтвердить предположение о присутствии в исследованных линиях генетической коллекции ВИР нескольких генов *Rf*, отличающихся по своему проявлению от гена *Rf1*.

References / Литература

- Anashchenko A.V. Guidelines for the study of the world collection of oil crops. Issue II. Sunflower (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu mirovoy kolleksii maslichnykh kultur. Vypusk II. Podsolnechnik). Leningrad: VIR; 1976. [in Russian] (Анащенко А.В. Методические указания по изучению мировой коллекции масличных культур. Выпуск II. Подсолнечник. Ленинград: ВИР; 1976).
- Anashchenko A.V., Duka M.V. Study of the genetic system of CMS-*Rf* in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Communication II. Restoration of male fertility in hybrids based on CMSp. *Russian Journal of Genetics*. 1985;21(12):1999-2004. [in Russian] (Анащенко А.В., Дука М.В. Изучение генетической системы ЦМС-*Rf* у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). Сообщение II. Восстановление мужской фертильности у гибридов на основе ЦМСр. *Генетика*. 1985;21(12):1999-2004).
- Anashchenko A.V., Korneychuk V.A., Vrinceanu A., Varga P., Kováčik A., Škaloud V., Bareš I. (comp.). Broad unified COMECON list of descriptors for the genus *Helianthus* L. (Shirokiy unifikirovanny klassifikator SEV roda *Helianthus* L.). Leningrad: VIR; 1987. [in Russian] (Широкий унифицированный классификатор СЭВ рода *Helianthus* L. / сост. А.В. Анащенко, В.А. Корнейчук, А. Врынчану, П. Варга, А. Ковачик, В Шкалоуд, И. Бареш. Ленинград: ВИР; 1987).
- Anashchenko A.V., Rostova N.S. Correlation and factor analysis of morphological and agronomic traits in rapeseed (Korrelyatsionny i faktorny analiz morfologicheskikh i khozyaystvennykh priznakov rapsa). *Agricultural Biology*. 1991;26(4):129-135. [in Russian] (Анащенко А.В., Ростова Н.С. Корреляционный и факторный анализ

- морфологических и хозяйственных признаков рапса. *Сельскохозяйственная биология*. 1991;26(4):129-135.
- Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Abdullaev R.A., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Screening of plant genetic resources with the use of DNA markers: basic principles, DNA isolation, PCR setup, agarose gel electrophoresis: (guidelines). E.E. Radchenko (ed.). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Абдуллаев Р.А., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б. Скрининг генетических ресурсов растений с использованием ДНК-маркеров: основные принципы, выделение ДНК, постановка ПЦР, электрофорез в агарозном геле: (методические указания) / под ред. Е.Е. Радченко. Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-81-8
- Anisimova I.N., Karabitsina Yu.I., Alpatieva N.V., Kuznetsova E.B., Titov N.V., Lyutko A.Yu., GavriloVA V.A. Diagnostic value of *Rfl* gene molecular markers in sunflower. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(2):28-37. [in Russian] (Анисимова И.Н., Карабицина Ю.И., Алпатьева Н.В., Кузнецова Е.Б., Титов Н.В., Лютко А.Ю., Гаврилова В.А. Диагностическая ценность молекулярных маркеров гена *Rfl* подсолнечника. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(2):28-37). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-2-03
- Badouin H., Gouzy J., Grassa C.J., Murat F., Staton S.E., Cottret L. et al. The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution. *Nature*. 2017; 546(7656):148-152. DOI: 10.1038/nature22380
- Brutch N.B. Correlation and factor analysis of some traits of fiber flax. *Scientific and Technical Bulletin of the N.I. Vavilov All-Union Research Institute of Plant Industry*. 1989;188:45-46. [in Russian] (Брач Н.Б. Корреляционный и факторный анализ некоторых признаков льна-долгунца. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1989;188:45-46).
- Burlyaeva M.O., Malyshev L.L. Application of factor and discriminant analysis for evaluation of the source material of soybean for green manure yield and differentiation of varieties by direction of utilization. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2013;173:55-67. [in Russian] (Бурляева М.О., Малышев Л.Л. Применение факторного и дисперсионного анализа для оценки исходного материала сои по урожайности зеленой массы и дифференциация сортов по направлениям использования. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;173:55-67).
- Chernova A.I., Gubaev R.F., Singh A., Sherbina K., Goryunova S.V., Martynova E.U., Goryunov D.V., Boldyrev S.V., Vanyushkina A.A., Anikanov N.A., Stekolshchikova E.A., Yushina E.A., Demurin Ya.N., Mukhina Z.M., GavriloVA V.A., Anisimova I.N., Karabitsina Y.I., Alpatieva N.V., Chang P.L., Khaitovich P., Mazin P.V., Nuzhdin S.V. Genotyping and lipid profiling of 601 cultivated sunflower lines reveals novel genetic determinants of oil fatty acid content. *BMC Genomics*. 2021;22(1):505. DOI: 10.1186/s12864-021-07768-y
- Demurin Ya.N. Genetic analysis of the composition of tocopherols in sunflower seeds. *Scientific and Technical Bulletin of the N.I. Vavilov All-Union Research Institute of Plant Industry*. 1986;165:49-51. [in Russian] (Демури Я.Н. Генетический анализ состава токоферолов в семенах подсолнечника. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1986;165:49-51).
- Demurin Ya.N., Tolmachev V.V. Inheritance of some marker traits in sunflower (Nasledovaniye nekotorykh markernykh priznakov podsolnechnika). In: *Issues of Applied Physiology and Genetics of Oil Crops (Voprosy prikladnoy fiziologii i genetiki maslichnykh kultur)*. Krasnodar; 1986. p.14-19. [in Russian] (Демури Я.Н., Толмачев В.В. Наследование некоторых маркерных признаков подсолнечника. В кн.: *Вопросы прикладной физиологии и генетики масличных культур*. Краснодар; 1986. С.14-19).
- GavriloVA V.A., Anisimova I. N., Alpatyeva N.V., Rozhkova V.T., Stupnikova T.G. Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Catalogue of the VIR global collection. Issue 853. Sunflower genetic collection. St. Petersburg: VIR; 2017. [in Russian] (Гаврилова В.А., Анисимова И.И., Алпатьева Н.В., Рожкова В.Т., Ступникова Т.Г., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 853. Генетическая коллекция подсолнечника. Санкт-Петербург: ВИР; 2017).
- 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
- Goryunov D.V., Anisimova I.N., GavriloVA V.A., Chernova A.I., Sotnikova E.A., Martynova E.U. et al. Association mapping of fertility restorer gene for CMS PET1 in sunflower. *Agronomy*. 2019;9(2):49. DOI: 10.3390/agronomy9020049
- Horn R., Kusterer B., Lazarescu E., Prufe M., Friedt W. Molecular mapping of the *Rfl* gene restoring fertility in PET1-based F1 hybrids in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;106(4):599-606. DOI: 10.1007/s00122-002-1078-y
- Horn R., Radanovic A., Fuhrmann L., Sprycha Y., Hamrit S., Jockovic M. et al. Development and validation of markers for the fertility restorer gene *Rfl* in sunflower. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(6):1260. DOI: 10.3390/ijms20061260
- Hübner S., Bercovich N., Todesco M., Mandel J.R., Odenheimer J., Ziegler E. et al. Sunflower pan-genome analysis shows that hybridization altered gene content and disease resistance. *Nature Plants*. 2019;5(1):54-62. DOI: 10.1038/s41477-018-0329-0
- Ivanter E.V., Korosov A.V. Introduction to quantitative biology (Vvedeniye v kolichestvennyuyu biologiyu). Petrozavodsk: Petrozavodsk University; 2003. [in Russian] (Ивантер Е.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Петрозаводский университет; 2003).
- Karabitsina Yu.I. Genetic diversity of lines and inheritance of the pollen fertility restoration trait in sunflower (*Helianthus annuus* L.) with CMS-PET1 (Geneticheskoye raznoobrazie liniy i nasledovaniye priznaka vosstanovleniya fertilnosti pylttsy podsolnechnika (*Helianthus annuus* L.) pri TsMS-PET1) [dissertation]. St. Petersburg: VIR; 2021. [in Russian] (Карабицина Ю.И. Генетическое разнообразие линий и наследование признака восстановления фертильности пыльцы подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) при ЦМС-РЕТ1: дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2021).
- Kinman M.L. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs. In: *Proceedings of the Fourth International Sunflower Conference; Memphis, TN, USA, June 23-25, 1970*. Memphis, TN: International Sunflower Association; 1970. p.181-183.
- Kováčik A., Škaloud V. Results of inheritance evaluation of agronomically important traits in sunflower. *Helia*. 1990;13:41-46.
- Lakin G.F. Biometrics: a manual for biological university specialties (Biometriya: uchebnoye posobiye dlya biologicheskikh spetsialnostey vuzov). 4th ed. Moscow: Vysshaya Shkola; 1990. [in Russian] (Лакин Г.Ф. Биометрия: учеб-

- ное пособие для биологических специальностей вузов. 4-е изд. Москва: Высшая школа; 1990).
- Leclercq P. Une sterilité cytoplasmique chez le tournesol. *Annales de l'Amélioration des Plantes*. 1969;19(2):99-106. [in French]
- Liu Z., Mulpuri S., Feng J., Vick B.A., Jan C.C. Molecular mapping of the *Rf3* fertility restoration gene to facilitate its utilization in breeding confection sunflower. *Molecular Breeding*. 2012;29(2):275-284. DOI: 10.1007/s11032-011-9563-0
- Miller J.F., Fick G.N. Genetic of sunflower. In: A.A. Schneiter (ed.). *Agronomy Monographs. Vol. 35. Sunflower Technology and Production*. Madison, WI: American Society of Agronomy; 1997. p.441-495.
- Nasledov A.D. Mathematical methods of psychological research. Data analysis and interpretation (Matematicheskiye metody psikhologicheskogo issledovaniya. Analiz i interpretatsiya dannykh). St. Petersburg: Rech; 2012. [in Russian] (Наследов А.Д. Математические методы психологического исследования. Анализ и интерпретация данных. Санкт-Петербург: Речь; 2012).
- Plachek E.M. Morphogenetic processes in sunflower under the impact of hybridization and inbreeding (Formoobrazovatelnye protsessy u podsolnechnika pod vliyaniyem gibrizatsii i intsukhta). In: *Proceedings of the All-Union Congress on Genetics, Breeding, Seed Production, and Livestock Breeding. Vol. 2 (Trudy Vsesoyuznogo syezda po genetike, seleksii, semenovodstvu i plemennomu zhivotnovodstvu. T.2)*. Leningrad; 1930. [in Russian] (Плачек Е.М. Формообразовательные процессы у подсолнечника под влиянием гибридизации и инцухта. В кн.: *Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Т. 2*. Ленинград; 1930).
- Putt E.D. Recessive branching in sunflowers. *Crop Science*. 1964;4(4):444-445. DOI: 10.2135/cropsci1964.0011183X000400040042x
- Qi L.L., Seiler G.J., Vick B.A., Gulya T.J. Genetics and mapping of the *R11* gene conferring resistance to recently emerged rust races, tightly linked to male fertility restoration, in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2012;125(5):921-932. DOI: 10.1007/s00122-012-1883-x
- Rostova N.S., Anashchenko A.V., Rozhkova V.T. Comparative analysis of correlations among productivity characters in sunflower hybrids (Svravnitelnyy analiz korrelyatsiy priznakov produktivnosti u gibrizirovannykh podsolnechnikakh). *Agricultural Biology*. 1984;19(12):64-72. [in Russian] (Ростова Н.С., Анащенко А.В., Рожкова В.Т. Сравнительный анализ корреляций признаков продуктивности у гибридов подсолнечника. *Сельскохозяйственная биология*. 1984;19(12):64-72).
- StatSoft, Inc. Electronic statistics textbook. Tulsa, OK: StatSoft; 2013. Available from: <http://www.statsoft.com/textbook> [accessed Nov. 14, 2018].
- Talukder Z.I., Ma G., Hulke B.S., Jan C. C., Qi L. Linkage mapping and genome-wide association studies of the *Rf* gene cluster in sunflower (*Helianthus annuus* L.) and their distribution in world sunflower collections. *Frontiers in Genetics*. 2019;10:216. DOI: 10.3389/fgene.2019.00216
- Terzić S., Boniface M.C., Marek L., Alvarez D., Baumann K., Gavrilova V. et al. Gene banks for wild and cultivated sunflower genetic resources. *Oilseeds and Fats, Crops and Lipids*. 2020;27(9):1-14. DOI: 10.1051/ocl/2020004
- Usatov A.V., Makarenko M.S., Gorbachenko O.F., Kovalevich A.A., Kostylev P.I., Markin N.V. DNA-markers of heterosis of sunflower hybrids of domestic breeding. *Grain Economy of Russia*. 2017;3(51):54-59. [in Russian] (Усатов А.В., Макаренко М.С., Горбаченко О.Ф., Ковалевич А.А., Костылев П.И., Маркин Н.В. ДНК-маркеры гетерозиса у гибридов подсолнечника отечественной селекции. *Зерновое хозяйство России*. 2017;3(51):54-59).
- 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

Информация об авторах

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>

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>

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>

Елизавета Александровна Пороховинова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.porokhovinova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>

Information about the authors

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>

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>

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>

Elizaveta A. Porokhovinova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.porokhovinova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>

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 20.09.2024; одобрена после рецензирования 25.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 20.09.2024; approved after reviewing on 25.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.