

## ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

УДК 633.854.78

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-139-147



## Наследование высокого содержания стеариновой кислоты в масле семян подсолнечника

Я. Н. Демури<sup>1</sup>, Ю. В. Чебанова<sup>1</sup>, Т. А. Земцева<sup>1</sup>, И. В. Киров<sup>2</sup><sup>1</sup> Федеральный научный центр Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта, Краснодар, Россия<sup>2</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Яков Николаевич Демури, genetic@vniimk.ru

**Актуальность.** Создание гибридов подсолнечника с полутвердым типом масла за счет повышенного содержания стеариновой кислоты привлекает внимание как диетологически обоснованная альтернатива пальмовому маслу и гидрогенизированным трансжирам. Изучение генетического контроля мутации высокостеариновости у различных источников необходимо для разработки научной стратегии селекции.

**Материалы и методы.** В работе использовали линии генетической коллекции: высокостеариновую высокоолеиновую ЛГ31, высокостеариновую низкоолеиновую ЛГ33, высокостеариновую низкоолеиновую ЛГ35, высокоолеиновую ВК1-кп, а также ВК101 и ВК580. Изучали семена поколений P, F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub>. Жирнокислотный состав определяли газожидкостной хроматографией на приборе «Хроматэк-Кристалл 2000».

**Результаты.** При скрещивании ВК580 × ЛГ33 в F<sub>1</sub> наблюдали неполное доминирование низкого содержания стеариновой кислоты с показателем h/d = -0,68 и расщепление в F<sub>2</sub> по дигенной схеме 9 : 6 : 1. При скрещивании ВК1-кп × ЛГ31 на высокоолеиновом фоне в F<sub>1</sub> также наблюдали неполное доминирование низкоконтрастного родителя с h/d = -0,76 с аналогичным дигенным расщеплением в F<sub>2</sub>. Реципрокное скрещивание ВК101 × ЛГ35 показало в F<sub>1</sub> промежуточное наследование содержания стеариновой кислоты, а в F<sub>2</sub> наблюдали континуальное варьирование с появлением мутантного фенотипа линии ЛГ35 по дигенной схеме 15 : 1.

**Заключение.** Признак высокого содержания стеариновой кислоты контролировался дигенно. Линии ЛГ31 и ЛГ33, происходящие из одного источника, показали рецессивное наследование высокостеариновости, а линия ЛГ35 характеризовалась промежуточным наследованием признака. Высокостеариновый мутантный генотип es<sub>1</sub>es<sub>1</sub> es<sub>2</sub>es<sub>2</sub> максимально фенотипически экспрессировался в отсутствие мутации высокоолеиновости Ol масла семян.

**Ключевые слова:** линия, гибридизация, самоопыление, жирнокислотный состав, олеиновая кислота

**Благодарности:** исследования проведены в рамках выполнения проекта дополнительного финансирования № 082-3-2023-0005 «Разработка технологии создания гибридов подсолнечника с измененным жирнокислотным составом масла с использованием культуры незрелых зародышей и гидропонной системы выращивания растений» и гранта РФФИ № 22-64-00076 в части изучения параметров варьирования жирнокислотного состава масла у инбредных линий генетической коллекции.

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

**Для цитирования:** Демури Я.Н., Чебанова Ю.В., Земцева Т.А., Киров И.В. Наследование высокого содержания стеариновой кислоты в масле семян подсолнечника. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):139-147. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-139-147

## GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-139-147

## Inheritance of high stearic acid content in sunflower seed oil

Yakov N. Demurin<sup>1</sup>, Yulia V. Chebanova<sup>1</sup>, Tatiana A. Zemtseva<sup>1</sup>, Ilya V. Kirov<sup>2</sup><sup>1</sup>V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, Krasnodar, Russia<sup>2</sup>All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia**Corresponding author:** Yakov N. Demurin, [genetic@vniimk.ru](mailto:genetic@vniimk.ru)

**Background.** Development of sunflower hybrids with a semisolid oil type induced by higher stearic acid content attracts attention as a nutritionally sound alternative to palm oil and hydrogenated trans fats. The genetic control of the high stearic mutation in different sources should be studied for the development of a scientific breeding strategy.

**Materials and methods.** The following lines from the genetic collection were tested: high-stearic high-oleic LG31, high-stearic low-oleic LG33, high-stearic low-oleic LG35, and high-oleic VK1-klp, as well as VK101 and VK580. Seeds of the P, F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> generations were studied. The fatty acid composition was analyzed with gas-liquid chromatography on a Chromatec-Crystal 2000 device.

**Results.** Incomplete dominance of low stearic acid content with  $h/d = -0.68$  in F<sub>1</sub> and segregation in F<sub>2</sub> according to the digenic scheme 9 : 6 : 1 were observed in the VK580 × LG33 cross. Incomplete dominance of the low-stearic parent with  $h/d = -0.76$  in F<sub>1</sub> and similar digenic segregation in F<sub>2</sub> were also recorded for the VK1-klp × LG31 cross on a high-oleic background. The reciprocal cross VK101 × LG35 showed intermediate inheritance of stearic acid content in F<sub>1</sub>, while continual variation with the appearance of a mutant phenotype of the LG35 line according to the digenic scheme 15 : 1 was observed in F<sub>2</sub>.

**Conclusion.** The trait of high stearic acid content was digenically controlled. Lines LG31 and LG33, originating from the same source, showed recessive inheritance of high stearic content, and line LG35 was characterized by intermediate inheritance of the trait. The high-stearic mutant genotype  $es_1es_1 es_2es_2$  was phenotypically expressed to the maximum extent in the absence of a high-oleic mutation *OI* in the seed oil.

**Keywords:** line, hybridization, selfing, fatty acids, oleic acid

**Acknowledgements:** the research was conducted within the framework of additional funding for Project No. 082-3-2023-0005 "Development of a technology for producing sunflower hybrids with modified fatty acid composition of oil using the culture of immature embryos and a hydroponic plant growing system". The research was also funded by the Russian Science Foundation under Grant No. 22-64-00076 in the part pertaining to studying the parameters of variation in the fatty acid composition of oil in inbred lines of the genetic collection.

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

**For citation:** Demurin Ya.N., Chebanova Yu.V., Zemtseva T.A., Kirov I.V. Inheritance of high stearic acid content in sunflower seed oil. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):139-147. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-139-147

## Введение

Твердые жиры – необходимый компонент многих продуктов питания, таких как кондитерские изделия, выпечка, фритюр, маргарин и полуфабрикаты. Главными преимуществами этих жиров являются их твердофазное состояние при комнатной температуре и высокая окислительная стабильность. Твердость масел обусловлена высоким содержанием насыщенных жирных кислот: лауриновой ( $C_{12:0}$ ), миристиновой ( $C_{14:0}$ ), пальмитиновой ( $C_{16:0}$ ) и стеариновой ( $C_{18:0}$ ). Наиболее широко используемыми твердыми маслами являются гидрогенизированное растительное и фракционированное пальмовое.

На долю мирового потребления пальмового масла приходится до 35% от всех растительных масел. Оно широко используется в промышленности благодаря отсутствию трансжиров и значительному содержанию (до 40%) пальмитиновой кислоты в жирнокислотном составе, что приводит к повышению температуры плавления, высокому индексу окислительной стабильности, длительному сроку годности и относительно низкой стоимости (Sanyal et al., 2017). Однако увеличение производства пальмового масла наносит ущерб биоразнообразию за счет вырубки тропических лесов под плантации масличной пальмы, а повышенное потребление пальмитиновой кислоты ведет к увеличению уровня атерогенного «плохого» холестерина (LDL). В то же время потребление стеариновой кислоты не приводит к отрицательному диетологическому эффекту (Valenzuela et al., 2011). Наиболее богатыми стеариновой кислотой маслами являются масло какао и масло ши (24–37% и 29–55%  $C_{18:0}$  соответственно), однако в масле какао содержится также до 30% пальмитиновой кислоты, в то время как в масле ши последней не более 8% (Honfo et al., 2014; Zzaman et al., 2014; Naik, Kumar, 2014).

Важным показателем пищевых масел является окислительная стабильность, связанная с содержанием ненасыщенных жирных кислот с двойными связями, так как именно они окисляются с накоплением токсичных продуктов прогоркания. Степень ненасыщенности жирных кислот, входящих в состав масла, интегративно показывает йодное число. Чем ниже данный показатель, тем более оксистабильно масло. Так, йодное число традиционного линолевого подсолнечного масла – 120–145 мг  $I_2/100$  г, а масла ши – около 51 мг  $I_2/100$  г. С диетологической точки зрения масло ши является наиболее полезным среди пищевых твердых масел.

Ежегодное производство масла ши составляет лишь 0,8 млн т, и такой объем не способен удовлетворить мировую потребность в твердых растительных маслах, в то время как мировое производство пальмового масла оценивается в 77,9, а подсолнечного – в 21,6 млн т.

Высокостеариновое высокоолеиновое подсолнечное масло может стать более полезной заменой пальмовому маслу и альтернативой дорогостоящему маслу ши благодаря также и агрономическим преимуществам подсолнечника как однолетней полевой культуры (Sanyal et al., 2017).

В масле семян подсолнечника содержатся две основные насыщенные жирные кислоты – пальмитиновая и стеариновая – с содержанием каждой на уровне 5% от суммы всех кислот. Селекционная работа, направленная на увеличение содержания насыщенных жирных кислот, стала возможной после открытия мутаций высокопальмитиновости и высокостеариновости. Все мутации высокостеариновости (HS) получены при использовании хи-

мического мутагенеза (Osorio et al., 1995; Fernández-Moya et al., 2002) и рассматриваются как перспективные в практической селекции.

Испанские ученые провели исследование генетического контроля высокого содержания стеариновой кислоты (около 25%) у мутантной линии подсолнечника CAS-3. Было показано, что признак контролируется двумя рецессивными аллелями в двух локусах  $Es_1$  и  $Es_2$ . При этом ген  $es_1$  оказывает более сильное влияние на повышение содержания  $C_{18:0}$ , чем  $es_2$ , а низкое значение стеариновой кислоты дикого типа показывает частичное доминирование (Pérez-Vich et al., 1999). Также был изучен генетический контроль каждого гена в отдельности и получены среднестеариновые линии CAS-19 и CAS-20 (Pérez-Vich et al., 2004b). В ходе гибридологического анализа высказывалось предположение о сцеплении аллелей высокостеариновости  $es_2$  и высокоолеиновости  $Ol$  (Pérez-Vich et al., 2000). Дальнейшие исследования выявили еще один рецессивный ген  $es_3$ , вызывающий очень высокое содержание стеариновой кислоты (до 35%) у линии CAS-14 (Pérez-Vich et al., 2006b), причем максимальное проявление этого мутантного фенотипа происходит только в условиях повышенной температуры в период созревания семян и при отсутствии эпистатического действия со стороны мутации  $es_1$ .

Молекулярно-генетическое изучение мутаций высокостеариновости показало, что локус  $Es_1$  локализован в первой группе сцепления (LG1), а  $Es_3$  – в восьмой группе (LG8) на генетической карте подсолнечника (Pérez-Vich et al., 2006a). При этом для  $Es_3$  установлен SSR-маркер с генетическим расстоянием 0,5 сМ. Кроме того, повышенные содержания стеариновой кислоты у гомозиготы  $es_1es_1$  могут вызывать еще три минорных гена из разных групп сцепления LG3, 11 и 13 (Pérez-Vich et al., 2004a).

Селекционным результатом вышеописанных исследований по биохимической генетике липидов стало создание первой в мире серии средне- и высокостеариновых высокоолеиновых гибридов подсолнечника с торговым названием «Нутрисан» аргентинской фирмой «Аванта» в 2008 г. (Sanyal et al., 2017).

В генетической коллекции подсолнечника Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур имени В.С. Пустовойта (ВНИИМК) изучаются линии различного происхождения с высокими значениями (от 12 до 23%) стеариновой кислоты в масле семян (Demurin et al., 2022). Кроме того, во ВНИИМК впервые в России создан высокоолеиновый высокостеариновый гибрид подсолнечника Стеарин, переданный в госсортоиспытание в 2024 г. По качеству масла этот гибрид отличается высоким содержанием стеариновой (13%) и олеиновой (75%) кислот, что обуславливает как твердую консистенцию масла уже при температуре +5°C, так и его высокую окислительную стабильность (Demurin et al., 2024).

Цель исследования – провести гибридологический анализ признака высокого содержания стеариновой кислоты в масле семян подсолнечника у образцов генетической коллекции на различных генотипических средах.

## Материалы и методы

Исследования проводили в период 2018–2023 гг. на экспериментальной базе ВНИИМК (г. Краснодар) в лаборатории генетики.

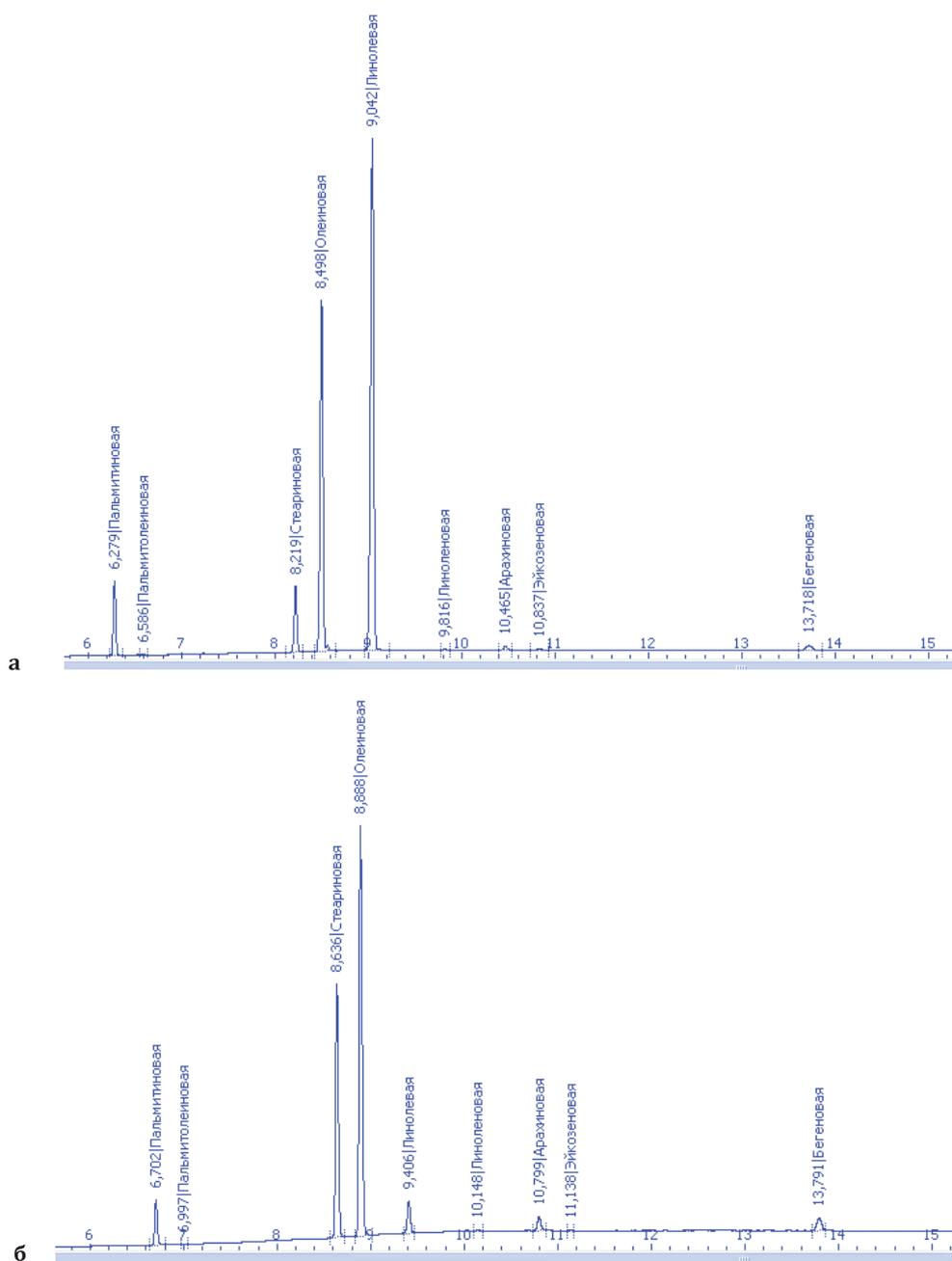
В работе использовали образцы генетической коллекции подсолнечника: высокостеариновую высокооле-

иновую линию ЛГ31 (HSHO), высокостеариновую низкоолеиновую линию ЛГ33 (HSL0), высокостеариновую низкоолеиновую линию ЛГ35, высокоолеиновую линию ВК1-клп (НО), линии со стандартным содержанием жирных кислот – ВК101 и ВК580. Линии ЛГ31 и ЛГ33 имеют общее происхождение от самоопыления и отбора из расщепляющейся гибридной популяции иностранного гибрида. Линия ЛГ35 связана родословной с селекционной линией ВК276 после направленного отбора на повышение содержания стеариновой кислоты.

Растения выращивали в полевых условиях и камерах фитотронно-тепличного комплекса (ФТК). Посев выполняли по схеме 70 × 35 см при густоте стояния 40 000 шт./га. В начале цветения растения изолировали

с помощью индивидуальных сетчатых изоляторов и проводили самоопыление или гибридизацию с помощью ручных кастрации и опыления.

В каждом поколении (P, F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub>) оценивали содержание стеариновой кислоты как в средней пробе с корзинки, так и в отдельных семенах. Состав жирных кислот масла семян определяли на экспериментальной базе лаборатории биохимии с помощью метода газожидкостной хроматографии метиловых эфиров жирных кислот на приборе «Хроматэк-Кристалл 2000» с автоматическим дозатором ДАЖ-2М (рис. 1). Использовали капиллярную колонку SolGelWax30 м × 0,25 мм × 0,5 мкм в токе газа-носителя – гелия, со скоростью 22 см/с, с программированием температуры в пределах 170–230°C. Получение ме-



**Рис. 1.** Хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот масла из семян линий подсолнечника: а – ВК101, норма, б – ЛГ31, HSHO

**Fig. 1.** Chromatogram of methyl esters of fatty acids in sunflower seed oil: а – ВК101, standard, and б – ЛГ31, HSHO

тиловых эфиров и их хроматографирование выполняли в соответствии с нормативными методами (GOST 31663-2012..., 2019; GOST P 31665-2012..., 2019). Для предварительной оценки жирнокислотного состава масла в семенах использовали метод ИК-спектроскопии на приборе MATRIX-I Bruker Optics по методике, принятой в лаборатории биохимии ВНИИМК.

Степень доминирования признака содержания стеариновой кислоты рассчитывали по формуле как отношение  $h/d$  (Mather, Jinks, 1982). Статистическую обработку выполнили с помощью приложений ANOVA в Excel.

### Результаты

Десятикратный размах варьирования содержания стеариновой кислоты у исходных родительских линий – от 2,0 до 21,2% – представлен в таблице 1. При этом мутация высокоолеиновости *Ol* у линии ЛГ33 снижает фенотипическую экспрессивность мутаций высокостеариновости с 21,2 до 15,4% по сравнению с линией ЛГ31.

Для проведения гибридологического анализа признака в 2020–2021 гг. проведены скрещивания линий генетической коллекции и получены семена  $F_1$  и после самоопыления растений  $F_1$  получены семена  $F_2$ .

При скрещивании линий ВК580 × ЛГ33 с различным содержанием стеариновой кислоты на низкоолеиновом фоне, то есть без участия мутации высокоолеиновости, в  $F_1$  наблюдали неполное доминирование низкосортного родителя при показателе  $h/d$ , равном  $-0,86$  и  $-0,5$ , в среднем за два года  $-0,68$ , что указывает на рецессивность признака высокостеариновости (табл. 2).

В поколении  $F_2$  ВК580 × ЛГ33 индивидуально анализировали 114 семян. При этом наблюдали распределение значений на три фенотипических класса по содержанию стеариновой кислоты. В низкостеариновый класс

вошли 74 семечки, в промежуточный – 31 и в высокостеариновый класс – 9 семян (табл. 3). Данное распределение соответствует модели дигенного расщепления  $9 : 6 : 1$  при  $\chi^2 = 5,24$ ,  $p_0 > 0,05$ .

При скрещивании линий с различным содержанием стеариновой кислоты ВК1-кльп × ЛГ31 на высокоолеиновом фоне, то есть когда обе родительские линии гомозиготны по мутации высокоолеиновости, в поколении  $F_1$  наблюдается аналогичное неполное доминирование содержания стеариновой кислоты с показателем  $h/d$ , равном  $-0,77$  и  $-0,74$ , в среднем за два года  $-0,76$ . Кроме того, в данном случае присутствует и доминирование по олеиновой кислоте с  $h/d$ , равном  $0,84$  и  $0,60$ , в среднем за два года  $0,72$ , поскольку в  $F_1$  снято эпистатическое действие мутаций *es* над *Ol* (табл. 4).

При скрещивании ВК1-кльп × ЛГ31 в поколении  $F_2$  наблюдали распределение значений содержания стеариновой кислоты на три фенотипических класса. Из 148 проанализированных семян к низкостеариновому классу были отнесены 93, к промежуточному – 45 и к высокостеариновому – 10 семян (табл. 5). Данное распределение соответствует модели дигенного генетического контроля  $9 : 6 : 1$  при  $\chi^2 = 3,59$ ,  $p_0 > 0,05$ . При этом в масле одной семечки наблюдали одновременно высокое содержание стеариновой (21,4%) и олеиновой (64,8%) кислот, что предполагает гомозиготное состояние генов *es<sub>1</sub>*, *es<sub>2</sub>* и *Ol*.

В условиях камеры искусственного климата ФТК в 2018–2019 гг. проведено реципрокное скрещивание нормальной линии ВК101 с другим источником высокостеариновости – линией ЛГ35. В  $F_1$  наблюдали промежуточное наследование признака содержания стеариновой кислоты на низкоолеиновом фоне с близким к нулевому среднему значению степени доминирования  $h/d$  (табл. 6).

**Таблица 1. Жирнокислотный состав масла семян инбредных линий подсолнечника генетической коллекции ВНИИМК**

**Table 1. Fatty acid composition of seed oil in inbred sunflower lines of the VNIIMK genetic collection**

Линия, фенотип	Содержание жирных кислот, %				
	пальмитиновая	стеариновая	олеиновая	линолевая	другие
ЛГ31, HSHO	5,1	15,4	73,8	2,1	3,6
ЛГ33, HSL0	5,9	21,2	16,9	53,3	2,7
ЛГ35, HSL0	5,3	14,1	45,8	32,5	2,3
ВК1-кльп, HO	3,7	2,8	89,4	2,1	2,0
ВК580, норма	5,6	2,0	31,2	59,9	1,2
ВК101, норма	5,6	6,1	46,5	39,8	2,0
НСР <sub>05</sub>	0,4	1,3	2,4	2,3	-

**Таблица 2. Наследование признака высокостеариновости в  $F_1$  ВК580 × ЛГ33**

**Table 2. Inheritance of the high stearic content trait in  $F_1$  of ВК580 × ЛГ33**

Генотип	2020 г.		2021 г.	
	$C_{18:0}$ , %	$h/d$	$C_{18:0}$ , %	$h/d$
ВК580	3,2	$-0,86$	2,0	$-0,5$
$F_1$ ВК580 × ЛГ33	4,6		7,0	
ЛГ33	22,6		21,9	

**Таблица 3. Гибридологический анализ мутации высокостеариновости в семенах F<sub>2</sub> ВК580 × ЛГ33, n = 114**

**Table 3. Hybridological analysis of the high-stearic mutation in the F<sub>2</sub> seeds of VK580 × LG33, n = 114**

Поколение	Фенотип (C <sub>18:0</sub> , %)	Генотип	Расщепление	Число семян в классе, шт.
P <sub>1</sub> (ВК580)	2,0	<i>Es<sub>1</sub>Es<sub>1</sub>Es<sub>2</sub>Es<sub>2</sub></i>	–	–
P <sub>2</sub> (ЛГ33)	21,9	<i>es<sub>1</sub>es<sub>1</sub>es<sub>2</sub>es<sub>2</sub></i>	–	–
F <sub>1</sub>	7,0	<i>Es<sub>1</sub>es<sub>1</sub>Es<sub>2</sub>es<sub>2</sub></i>	–	–
F <sub>2</sub>	3,1–6,9	<i>Es<sub>1</sub>–Es<sub>2</sub>–</i>	9	74
	7,0–18,0	<i>Es<sub>1</sub>–es<sub>2</sub>es<sub>2</sub>es<sub>1</sub>es<sub>1</sub>Es<sub>2</sub>–</i>	6	31
	18,1–26,0	<i>es<sub>1</sub>es<sub>1</sub>es<sub>2</sub>es<sub>2</sub></i>	1	9
$\chi^2 9 : 6 : 1 = 5,24, p_0 > 0,05$				

**Таблица 4. Наследование признаков высокостеариновости и высокоолеиновости в F<sub>1</sub> ВК1-кп × ЛГ31**

**Table 4. Inheritance of the high oleic and high stearic content traits in F<sub>1</sub> of VK1-klp × LG31**

Генотип	2020 г.				2021 г.			
	C <sub>18:0</sub> , %	h/d	C <sub>18:1</sub> , %	h/d	C <sub>18:0</sub> , %	h/d	C <sub>18:1</sub> , %	h/d
ВК1-кп	3,3	-0,77	90,0	0,84	3,5	-0,74	89,8	0,60
F <sub>1</sub> (ВК1-кп × ЛГ31)	5,1		88,5		5,4		86,4	
ЛГ31	18,6		70,5		18,0		72,4	

**Таблица 5. Гибридологический анализ мутации высокостеариновости в семенах F<sub>2</sub> ВК1-кп × ЛГ31, n = 148**

**Table 5. Hybridological analysis of the high-stearic mutation in the F<sub>2</sub> seeds of VK1-klp × LG31, n = 148**

Поколение	Фенотип (C <sub>18:0</sub> , %)	Генотип	Расщепление	Число семян в классе, шт.
P <sub>1</sub> (ВК-1 кп)	3,5	<i>Es<sub>1</sub>Es<sub>1</sub>Es<sub>2</sub>Es<sub>2</sub></i>	–	–
P <sub>2</sub> (ЛГ31)	18,0	<i>es<sub>1</sub>es<sub>1</sub>es<sub>2</sub>es<sub>2</sub></i>	–	–
F <sub>1</sub>	5,4	<i>Es<sub>1</sub>es<sub>1</sub>Es<sub>2</sub>es<sub>2</sub></i>	–	–
F <sub>2</sub>	1,8–6,9	<i>Es<sub>1</sub>–Es<sub>2</sub>–</i>	9	93
	7,0–14,7	<i>Es<sub>1</sub>–es<sub>2</sub>es<sub>2</sub>es<sub>1</sub>es<sub>1</sub>Es<sub>2</sub>–</i>	6	45
	14,8–22,5	<i>es<sub>1</sub>es<sub>1</sub>es<sub>2</sub>es<sub>2</sub></i>	1	10
$\chi^2 9 : 6 : 1 = 3,59, p_0 > 0,05$				

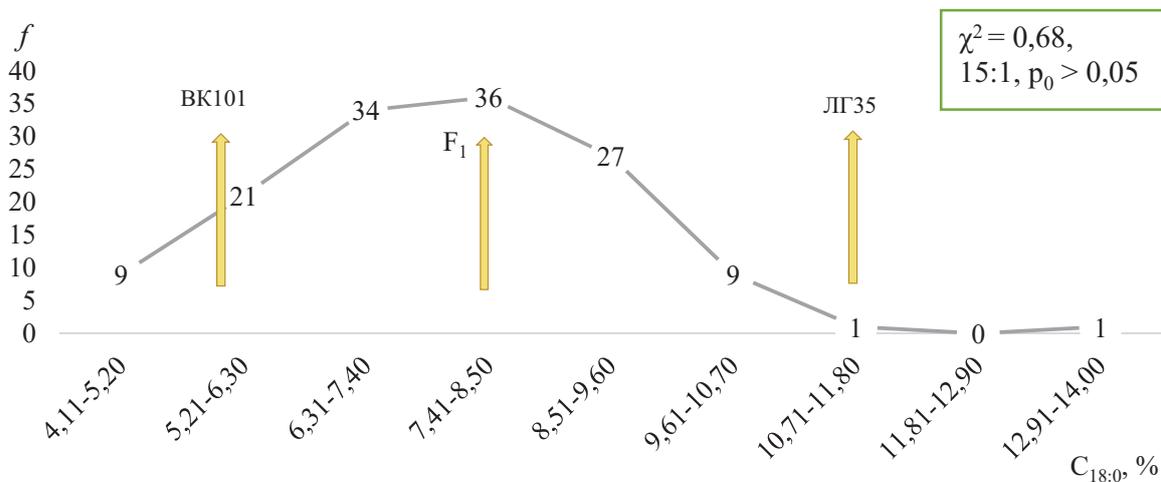
**Таблица 6. Наследование высокого содержания стеариновой кислоты в поколении F<sub>1</sub> рецiproкных скрещиваний линий ВК101 и ЛГ35**

**Table 6. Inheritance of high stearic acid content in the F<sub>1</sub> generation from reciprocal crosses between the VK101 and LG35 lines**

Генотип	C <sub>18:0</sub> , %	h/d
ВК101	6,1	–
ЛГ35	11,6	–
F <sub>1</sub> ВК101 × ЛГ35	8,4	-0,16
F <sub>1</sub> ЛГ35 × ВК101	8,5	0,13

В 2019 г. в полевых условиях растения  $F_1$  ЛГ35 × ВК101 принудительно самоопылили под индивидуальными изоляторами для получения семян  $F_2$  с последующим анализом жирнокислотного состава масла (рис. 2).

В нашей работе использовали три линии, полученные из двух разных источников высокостеариновости. Линии ЛГ31 (15%  $C_{18:0}$ ) и ЛГ33 (22%  $C_{18:0}$ ) происходят из расщепляющейся популяции иностранного гибрида, од-



**Рис. 2.** Распределение значений содержания стеариновой кислоты в масле семян поколения  $F_2$  ЛГ35 × ВК101,  $n = 138$

**Fig. 2.** Distribution of stearic acid content values in the seed oil of the  $F_2$  generation from LG35 × VK101,  $n = 138$

При этом наблюдали континуальное варьирование без разделения на дискретные фенотипические классы с частотой появления 1/16 семян (11 из 138 шт.) с мутантным фенотипом, соответствующим линии ЛГ35, что согласуется с дигибридной схемой наследования рецессивного признака 15 : 1 ( $\chi^2 = 0,68$ ,  $p_0 > 0,05$ ).

### Обсуждение

После обнаружения у подсолнечника мутаций высокого содержания стеариновой кислоты испанскими учеными в 90-е годы прошлого века (Osorio et al., 1995) было начато изучение генетического контроля этих мутаций, их биохимических особенностей, физико-химических свойств нового типа масла, а также предпринято их селекционное использование.

Если обобщить все публикации, то в генетическом контроле признака высокостеариновости участвуют рецессивные аллели как минимум пяти различных *Es*-генов: четыре в линии CAS-3 и один в линии CAS-14. Очевидно, что такой многофакторный контроль определяется многоэтапностью биосинтеза жирных кислот и триглицеридов.

Гипотетически максимальное фенотипическое проявление признака высокостеариновости возможно: (1) при блокировке активности фермента десатуразы, катализирующего превращение стеариновой кислоты в олеиновую в пластидах; (2) при повышении селективной активности фермента тиоэстеразы, высвобождающего стеариновую кислоту от АПБ с интенсификацией ее выхода из пластиды в цитоплазму; (3) при повышении селективной активности фермента ацилтрансферазы, способствующего избирательному встраиванию стеариновой кислоты в триглицериды на структурах ЭПР при биосинтезе олеосом.

Предложено обоснованное предположение о связи мутации *es<sub>1</sub>* с нарушением активности десатуразы стеариновой кислоты в клетках зародыша при созревании семян (Cantisán et al., 2000).

нако первая создана на высокоолеиновом фоне, а вторая – на линолевом. Тем не менее в обоих случаях рецессивный мутантный фенотип контролируется дигенно. Эти наши данные соответствуют результатам изучения наследования признака высокостеариновости испанскими учеными. Кроме того, мы также подтверждаем не имеющий доказательного объяснения факт более высокого содержания стеариновой кислоты в фенотипе двойной гомозиготы *es<sub>1</sub>es<sub>1</sub> es<sub>2</sub>es<sub>2</sub>* на линолевом фоне по отношению к высокоолеиновому (Salas et al., 2014).

Второй источник признака высокостеариновости – линия ЛГ35 (14%  $C_{18:0}$ ) – происходит из селекционного материала ВНИИМК. Он также показал дигенный контроль изучаемой мутации с промежуточным наследованием в  $F_1$ . В ходе дальнейшей работы предполагается провести тест на аллелизм двух наших источников высокостеариновости. Подобная работа испанских ученых по совмещению в одном генотипе разных мутаций высокостеариновости не привела к повышению уровня этой кислоты в масле, однако позволила установить важный факт эпистаза *es<sub>1</sub>* над *es<sub>3</sub>* (Pérez-Vich et al., 2006b).

В последнее время для расширения размаха наследственной изменчивости жирнокислотного состава масла наряду с химическим и физическим мутагенезом предлагается использовать и биологический мутагенез за счет активации транспозонов (Kirov, 2023).

Создание гибридов подсолнечника с высоким содержанием не атерогенной насыщенной стеариновой кислоты для получения твердых жиров без атерогенных транс-изомеров обосновано с диетологической точки зрения. При любом генетическом контроле биохимических признаков качества масла генотипом зародыша семени – рецессивном, как в случае с высокостеариновостью или доминантном, как в случае с высокоолеиновостью, – требуется создание обеих родительских линий с измененным признаком для сохранения желаемого уровня качества масла в товарных семенах гибрида.

### Заключение

На основании менделевского генетического анализа признака высокого содержания стеариновой кислоты в масле семян подсолнечника – от 14 до 21% (при диком типе – от 2 до 6%) – у гибридов первого и второго поколений комбинации скрещивания высокостеариновых линий ЛГ31, ЛГ33 и ЛГ35 с низкостеариновыми ВК580, ВК1-кп и ВК101 сделано предположение о дигенном контроле высокостеаринового фенотипа. При этом для линий ЛГ31 и ЛГ33 в  $F_1$  наблюдали неполное доминирование дикого типа, а для линии ЛГ35 – промежуточное наследование. Мутация высокоолеиновости *O1* в гомозиготном состоянии снижает фенотипическую экспрессивность мутаций высокостеариновости у генотипа  $es_1es_1es_2es_2$  с 21,2 до 15,4% при сравнении линий ЛГ33 и ЛГ31.

### References / Литература

- Cantisán S., Martínez-Force E., Garcés R. Enzymatic studies of high stearic acid sunflower seed mutants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2000;38(5):377-382. DOI: 10.1016/S0981-9428(00)00758-0
- Demurin Y., Chebanova Y., Zemtseva T. Variability and inheritance of high stearic acid content in the seed oil of sunflower inbred lines. *Helia*. 2022;45(77):127-133. DOI: 10.1515/helia-2022-0016
- Demurin Ya.N., Chebanova Yu.V., Zemtseva T.A., Peretyagina T.M., Rubanova O.A., Frolov S.S. High stearic sunflower hybrid Stearin. *Oil Crops*. 2024;2(198):126-129. [in Russian] (Демури́н Я.Н., Чебанова Ю.В., Земцева Т.А., Перетягина Т.М., Рубанова О.А., Фролов С.С. Высокостеариновый гибрид подсолнечника Стеарин. *Масличные культуры*. 2024;2(198):126-129). DOI: 10.25230/2412-608X-2024-2-198-126-129
- Fernández-Moya V., Martínez-Force E., Garcés R. Temperature effect on a high stearic acid sunflower mutant. *Phytochemistry*. 2002;59(1):33-38. DOI: 10.1016/S0031-9422(01)00406-X
- GOST 31663-2012. Interstate standard. Vegetable oils and animal fats. Determination of methyl esters of fatty acids by gas chromatography method. Moscow: Standartinform; 2019. [in Russian] (ГОСТ 31663-2012. Межгосударственный стандарт. Масла растительные и жиры животные. Определение методом газовой хроматографии массовой доли метиловых эфиров жирных кислот. Москва: Стандартинформ; 2019). URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200104486> [дата обращения: 30.11.2024].
- GOST R 31665-2012. Interstate standard. Vegetable oils and animal fats. Preparation of methyl esters of fatty acids. Moscow: Standartinform; 2019. [in Russian] (ГОСТ Р 31665-2012. Межгосударственный стандарт. Масла растительные и жиры животные. Получение метиловых эфиров жирных кислот. Москва: Стандартинформ; 2019). URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200104357> [дата обращения: 30.11.2024].
- Honfo F.G., Akissoe N., Linnemann A.R., Soumanou M., Van Boekel M.A.J.S. Nutritional composition of shea products and chemical properties of shea butter: a review. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2014;54(5):673-686. DOI: 10.1080/10408398.2011.604142
- Kirov I. Toward transgene-free transposon-mediated biological mutagenesis for plant breeding. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(23):17054. DOI: 10.3390/ijms242317054
- Mather K., Jinks J.L. Components of means: additive and dominance effects. In: K. Mather, J.L. Jinks (eds). *Biometrical Genetics*. 3rd ed. Boston, MA: Springer; 1982. p.65-81. DOI: 10.1007/978-1-4899-3406-2
- Naik B., Kumar V. Cocoa butter and its alternatives: a review. *Journal of Bioresource Engineering and Technology*. 2014;1:7-17.
- Osorio J., Fernández-Martínez J.M., Mancha M., Garcés R. Mutant sunflowers with high concentration of saturated fatty acids in the oil. *Crop Science*. 1995;35(3):739-742. DOI: 10.2135/cropsci1995.0011183x003500030016x
- Pérez-Vich B., Garcés R., Fernández-Martínez J., Genetic control of high stearic acid content in the seed oil of the sunflower mutant CAS-3. *Theoretical and Applied Genetics*. 1999;99:663-669. DOI: 10.1007/s001220051282
- Pérez-Vich B., Garcés R., Fernández-Martínez J.M. Genetic relationships between loci controlling the high stearic and the high oleic acid traits in sunflower. *Crop Science*. 2000;40(4):990-995. DOI: 10.2135/cropsci2000.404990x
- Pérez-Vich B., Knapp S.J., Leon A.J., Fernández-Martínez J.M., Berry S.T. Mapping minor QTL for increased stearic acid content in sunflower seed oil. *Molecular Breeding*. 2004a;13(4):313-322. DOI: 10.1023/B:M OLB.0000034081.40930.60
- Pérez-Vich B., Leon A.J., Grondona M., Velasco L., Fernández-Martínez J.M. Molecular analysis of the high stearic acid content in sunflower mutant CAS-14. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006a;112(5):867-875. DOI: 10.1007/s00122-005-0188-8
- Pérez-Vich B., Muñoz-Ruz J., Fernández-Martínez J.M. Developing midstearic acid sunflower lines from a high stearic acid mutant. *Crop Science*. 2004b;44(1):70-75. DOI: 10.2135/cropsci2004.7000b
- Pérez-Vich B., Velasco L., Muñoz-Ruz J., Fernández-Martínez J.M. Inheritance of high stearic acid content in the sunflower mutant CAS-14. *Crop Science*. 2006b;46(1):22-29. DOI: 10.2135/cropsci2004.0723
- Salas J.J., Martínez-Force E., Harwood J.L., Venegas-Calerón M., Aznar-Moreno J.A., Moreno Pérez A.J. et al. Biochemistry of high stearic sunflower, a new source of saturated fats. *Progress in Lipid Research*. 2014;55:30-42. DOI: 10.1016/j.plipres.2014.05.001
- Sanyal A., Merrien A., Decocq G., Fine F. Stearic sunflower oil as a sustainable and healthy alternative to palm oil. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 2017;37(3):18. DOI: 10.1007/s13593-017-0426-x
- Valenzuela A., Delplanque B., Tavella M. Stearic acid: A possible substitute for trans fatty acids from industrial origin. *Grasas y Aceites*. 2011;62(2):131-138. DOI: 10.3989/gya.033910
- Zzaman W., Issara U., Febrianto N., Yang T. Fatty acid composition, rheological properties and crystal formation of rambutan fat and cocoa butter. *International Food Research Journal*. 2014;21(3):1019-1023.

### Информация об авторах

**Яков Николаевич Демури́н**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный научный центр Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта, 350038 Россия, Краснодар, ул. Филатова, 17, [genetic@vniimk.ru](mailto:genetic@vniimk.ru), <https://orcid.org/0000-0003-3903-020X>

**Юлия Владимировна Чебанова**, 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, aqvablue@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7421-4800>

**Татьяна Александровна Земцева**, младший научный сотрудник, Федеральный научный центр Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта, 350038 Россия, Краснодар, ул. Филатова, 17, kovalenko\_tanya2010@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7912-904X>

**Илья Владимирович Киров**, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, 127550 Россия, Москва, ул. Тимирязевская, 42, kirovez@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-3885-3837>

#### *Information about the authors*

**Yakov N. Demurin**, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, 17 Filatova St., Krasnodar 350038, Russia, genetic@vniimk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3903-020X>

**Yulia V. Chebanova**, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, 17 Filatova St., Krasnodar 350038, Russia, aqvablue@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7421-4800>

**Tatiana A. Zemtseva**, Associate Researcher, V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, 17 Filatova St., Krasnodar 350038, Russia, kovalenko\_tanya2010@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7912-904X>

**Ilya V. Kirov**, Cand. Sci. (Biology), Head of a Laboratory, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, 42 Timiryazevskaya St., Moscow 127550, Russia, kirovez@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-3885-3837>

**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 26.11.2024; одобрена после рецензирования 03.12.2024; принята к публикации 03.02.2025.  
The article was submitted on 26.11.2024; approved after reviewing on 03.12.2024; accepted for publication on 03.02.2025.