

DOI:10.30901/2227-8834-2018-3-167-178

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 633.854:575.12

В. А. Гаврилова,
И. Н. Анисимова,
Т. Г. Ступникова

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических
ресурсов растений имени Н. И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург,
ул. Б. Морская, д. 42, 44
e-mail: v.gavrilova@vir.nw.ru

Ключевые слова:

Подсолнечник, линии, генеалогия,
отечественные сорта, самоопыление

Поступление:

16.05.2018

Принято:

19.09.2018

ЛИНИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА, ПОЛУЧЕННЫЕ НА ОСНОВЕ ВЫСОКОМАСЛИЧНЫХ СОРТОВ

Актуальность. Становление подсолнечника как масличной культуры произошло в России. Именно в нашей стране получены однокорзиночные продуктивные формы, изобретено промышленное получение масла, созданы первые сорта народной селекции, В. С. Пустовойтом и его учениками выявлены образцы с повышенной масличностью в семенах, созданы впервые в мире высокомасличные (50–60% масла в семенах) и высокоурожайные сорта ('Передовик', 'ВНИИМК 8883' и т. д.). Получены мутанты с измененным жирно-кислотным составом и на их основе создан высокоолеиновый сорт 'Первенец'. Сорта советской селекции легли в основу мировой селекции подсолнечника и в дальнейшем селекции промышленных гибридов с использованием эффекта гетерозиса. В статье показано генетическое разнообразие линий, родоначальниками которых явились отечественные сорта подсолнечника. Обсуждается генеалогия многих отечественных линий, а также американской линии НА89, которая служит стандартом при проведении селекционных испытаний и при генетических исследованиях. Представлены данные о линиях, созданных сотрудниками ВИР в филиале Кубанская опытная станция в период 1970–2015 гг., а также известные нам сведения зарубежных исследователей о линиях, полученных с использованием сортов отечественной селекции. **Материал и методы.** Линии создавали путем многократного самоопыления сортов и отбора в потомстве после каждого самоопыления по морфологическим признакам, ЦМС, способности восстанавливать fertильность пыльцы, длине вегетационного периода, устойчивости к ложной мучнистой росе. Как правило, линии были выровнены после 7–8-ми поколений от самоопыления. **Результаты и обсуждение.** Проанализирована информация о генеалогии 38 линий, созданных сотрудниками ВИР, 2 линий ВНИИМК, 16 линий зарубежной селекции, а также данные о происхождении источника ЦМС РЕТ1. Проведенный анализ генеалогии линий позволяет говорить о происхождении признаков высокой масличности и высокоолеиновости. Именно эти признаки отличают в первую очередь культурный подсолнечник от дикорастущих видов рода *Helianthus* L. Линии, созданные на основе одного и того же сорта, могут различаться по наличию диагностических маркеров гена *Rf1*, контролирующего восстановление fertильности пыльцы у форм с цитоплазматической мужской стерильностью, аллельным вариантам генов запасных белков и морфологическим признакам.

DOI:10.30901/2227-8834-2018-3-167-178

ORIGINAL ARTICLE

**V. A. Gavrilova,
I. N. Anisimova,
T. G. Stupnikova**

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

Key words:
Sunflower, lines, genealogy, domestic varieties, self-pollination

Received:
16.05.2018

Accepted:
19.09.2018

SUNFLOWER LINES ORIGINATED FROM VARIETIES WITH HIGH OIL CONTENT IN THEIR SEED

Background. Sunflower as an oilseed crop originated from Russia. It was in this country that single-headed highly productive forms were obtained, industrial oil production was invented, first local varieties were developed, accessions with increased oil content in seeds were identified by V. S. Pustovoit and his associates, and the first high-yielding cultivars ('Perekovik', 'VNIIMK 8883') with high oil content in seeds (50–60%) were produced. Mutants with modified fatty acid composition were obtained, and high oleic cultivar 'Pervenets' was created. Soviet varieties formed the basis for the world's sunflower breeding, and further for breeding commercial hybrids using the effect of heterosis. In the article, the genetic diversity of lines originated from domestic varieties is demonstrated. The genealogy of many domestic lines and also of the American line HA89 which served as the reference in breeding trials and genetic experiments is discussed. The information on the lines developed by the researchers of VIR at Kuban Experiment Station in the years 1970–2015 as well as the available data of foreign researchers on the lines obtained from domestic varieties are presented. **Materials and methods.** The lines were developed using repeated self pollination of the varieties and selection by morphological characters, CMS, pollen fertility restoration ability, duration of the growing season, and downy mildew resistance in each inbred generation. As a rule, lines were homogeneous after 7–8 generations. **Results and discussion.** The information on the genealogy of 38 lines developed by the researchers of VIR, two VNIIMK lines, 16 foreign lines, and also the data on the origin of the CMS PET1 source are analyzed. The genealogical overview of the lines has allowed us to draw a conclusion on the origin of the high oil content and high oleic content traits. It is these characters that in the first place distinguish cultivated sunflower from the wild species of the genus *Helianthus* L. Lines originated from one and the same variety can differ by the presence of diagnostic markers of the *Rf1* gene controlling pollen fertility restoration in forms with cytoplasmic male sterility, and also by allelic variants of storage protein genes and morphological characters.

Введение

Культурный подсолнечник произошел от дикорастущих представителей однолетнего вида *Helianthus annuus* L. Вероятно, предковые формы *H. annuus* были высокорослые, однокорзиночные (т. е. у них отсутствовало ветвление) или с незначительным верхним ветвлением, поскольку такое описание подходит к тем формам, семена которых были обнаружены при раскопках в ряде американских штатов, Мексике и Канаде. Предполагается, что семена подсолнечника использовались в пищу индейцами. Ирокезы добывали масло и использовали его в основном при приготовлении красок для ритуальных церемоний. На основании археологических раскопок предполагают, что используемые растения подсолнечника имели центральную более крупную корзинку (7,5 см в диаметре) и несколько мелких. Однако имеются свидетельства произрастания и неветвистых форм (Gilmor, 1919). В Европу подсолнечник был завезен в ботанический сад Испании в 1510 году после открытия Колумбом Америки и получил распространение как декоративное растение. Возделывание подсолнечника как масличной культуры началось в России после «промышленного добывания» масла, осуществленного Д. И. Бокаревым в 1861 г. в Воронежской области. Первые сорта подсолнечника ‘Маслянка’ (к-619), ‘Успенка’ (к-768) и другие содержали около 28–33% масла в семенах (Кирсов, 1931). Создание высокомасличных сортов с содержанием масла в семенах 47–56% осуществлено В. С. Пустовойтом и его учениками (Морозов, 1964, Pustovojt, 1975). Отечественные высокомасличные сорта легли в основу мировой селекции подсолнечника, из них были получены линии для селекции на гетерозис как в России, так и в других странах, возделывающих подсолнечник. Некоторые из первых сортов сохранены в коллекции ВИР. Создание линий путем самоопыления сортов подсолнечника началось в нашей стране в 1930-е годы (Plachek, 1930). После открытия цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) (Leclerq, 1966, Anashchenko, 1968) и источника восстановления fertильности пыльцы (Kinman, 1970) созданием линий подсолнечника из сортов отечественной селекции занялись также в странах Восточной Европы и США (Friedt, 1992; Seiler, 1997). Многие линии были созданы на Кубанской опытной станции ВИР в Краснодарском крае А. В. Анащенко, В. Т. Рожковой, Ф. К. Виличку (Rozhkova et al., 1977), а затем и авторами статьи.

Анализ генеалогии линий позволяет представить, какими качествами может обладать тот или иной генотип, исходя из характеристик сорта или гибрида, явившихся его родоначальниками. Это особенно важно в современных условиях, когда при создании родительских линий гибридов селекционеры используют один и тот же исходный материал, что неизбежно приводит к элиминации ценных аллелей и обеднению генофонда. Если признаки были утрачены в процессе селекции линии, возвращаясь к ее истокам, можно их восстановить. В настоящей работе показано генетическое разнообразие линий, родоначальниками которых явились отечественные сорта подсолнечника.

Материал и методы

Для создания линий использовали сорта-популяции отечественной селекции, имеющиеся в коллекции ВИР, в генотипах которых встречались аллели самосовместимости, выявляемые при самоопылении. Выбирали сорта, обладающие устойчивостью к болезням: ‘Чернянка 35’ (к-1091), ‘Спутник’ (к-1755), ‘Прогресс’ (к-2233). Серия линий получена из высокомасличных сортов с содержанием 47–55% масла в семенах селекции Всероссийского (тогда

Всесоюзного) института масличных культур (ВНИИМК, г. Краснодар). Это сорта ‘ВНИИМК 6540’ (к-1872), ‘ВНИИМК 8883’ (к-1961), ‘ВНИИМК 8931’ (к-1942), а также сорта селекции Армавирской опытной станции ВНИИМК: ‘Армавирский 1813’ (к-1588), ‘Армавирский 3497’ (к-1960), ‘Армавирец’ (к-2116) и другие. Использован был высокомасличный сорт ‘Передовик’ (к-2051) селекции ВНИИМК, обладающий устойчивостью к болезням, повышенной урожайностью семян и повышенной пластичностью, т. е. способностью реализовывать свой наследственный потенциал в разных условиях. Все линии с высоким содержанием олеиновой кислоты в масле получены из сорта ‘Первенец’ (к-1798).

Инбредные линии получены путем многократного самоопыления сортов – популяций. В потомстве от самоопыления сорта происходил отбор генотипов, способных к самоопылению. После каждого самоопыления проводился отбор по выровненности по морфологическим признакам и признакам, важным в селекционном отношении: наклону корзинки, ее толщине, прикреплению к стеблю, продолжительности вегетационного периода. На первом этапе получали нерасщепляющиеся по морфологическим признакам автофертильные линии. Затем путем многократного беккроссирования источника ЦМС PET1, полученного от Леклерка, создавали стерильный аналог линии. Линии высоких поколений инбридинга анализировались с привлечением методов анализа полиморфизма белков семян (Anisimova et al., 1991) и молекулярно-генетического анализа. В частности, молекулярные маркеры, специфичные для aberrантного митохондриального гена *orfH522* (Schnabel et al., 2008) и ядерного гена восстановления фертильности *Rf1* (Horn et al., 2003), использовались для определения типа цитоплазмона (фертильный-стерильный) линий, а также для выявления присутствия в их генотипах гена восстановления фертильности. Отбирая растения, несущие гены восстановления фертильности пыльцы с использованием парных скрещиваний, создавали линии-восстановители.

Результаты

Анализируя информацию, представленную Государственной комиссией по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур за 1958–1961 гг., можно установить генеалогию некоторых отечественных высокомасличных масличных сортов (рис. 1). В посевах местного подсолнечника, выращиваемого в бывшем Мариупольском округе Украинской ССР, были обнаружены растения с повышенным содержанием масла. Многократный индивидуальный отбор по признаку содержания масла, проводимый в бывшем Всесоюзном научно-исследовательском институте масличных и эфиромасличных культур, привел к созданию сорта ‘ВНИИМК 1646’, который был районирован в 1938 году. Содержание масла в семенах сорта ‘ВНИИМК 1646’ составляло 40–46% (Sorta podsolnechnika, 1962). Этот сорт явился основой многих высокомасличных сортов, из него были выведены ‘ВНИИМК 1813’ (‘Армавирский 1813’), ‘ВНИИМК 6540’, ‘Армавирский 3497’. Последний был использован П. Леклерком (Leclercq, 1966) во Франции в качестве опылителя при скрещивании с *H. petiolaris* Nutt. В поколении BC4 от скрещивания, выполненного в 1964 году, была обнаружена мужская стерильность (Christov, 1999), названная впоследствии ЦМС PET1, до сего времени являющаяся основным источником стерильности для создания промышленных гибридов. От скрещивания сортов ‘ВНИИМК 1646’ и ‘ВНИИМК 1813’ получен сорт ‘ВНИИМК 6540’, явившийся в свою очередь родоначальником сорта ‘ВНИИМК 8883’ с содержанием масла в семенах от 38 до 45 процентов. В результате

гибридизации сортов № 5452 и ‘ВНИИМК 6540’ и последующего отбора выведен сорт ‘ВНИИМК 8931’, масличность которого составляла 43–48%. Сорт ‘Передовик’ с масличностью 44–48% в семенах получен из межсортового гибрида ВНИИМК 8931 × № 6420.

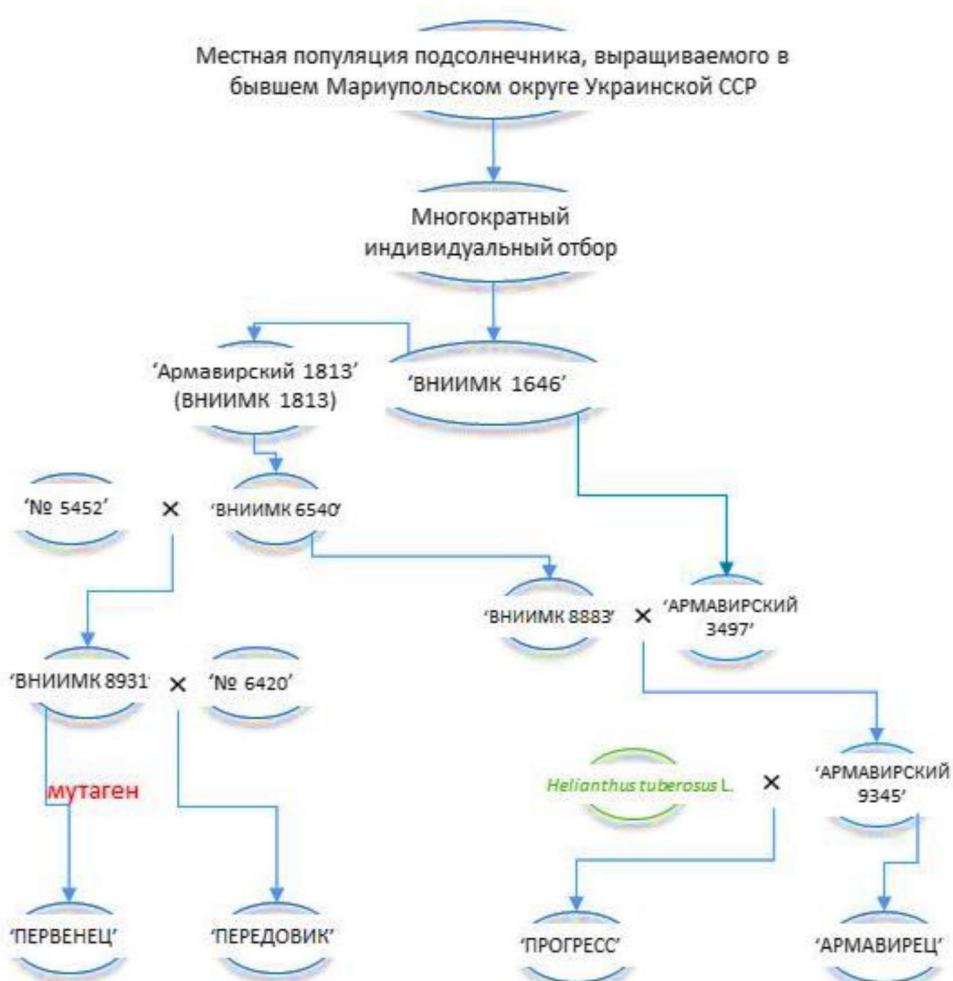


Рис. 1. Генеалогия некоторых высокомасличных сортов подсолнечника отечественной селекции

Fig. 1. The genealogy of some Russian sunflower varieties

В потомстве от самоопыления сортов происходит постепенное снижение высоты растения. После 5–8-ми поколений инбридинга высота растения остается стабильной, значительно ниже, чем у исходного сорта. Уменьшаются размеры листьев. Во втором и последующих поколениях после самоопыления наблюдается выщепление форм, отличающихся от фенотипа исходного сорта по ветвлению, окраске листовой пластинки, форме черешка и т. д.

Из отечественных сортов ‘Армавирский 1813’, ‘Чернянка’, ‘ВНИИМК 6540’, ‘ВНИИМК 8883’, ‘Юго-Восточный’, ‘Армавирский 3497’, ‘Прогресс’ и др. были получены первые линии, использованные затем в гетерозисной селекции: американская линия НА113 – из сорта ‘ВНИИМК 1646’, линии ВИР100, ВИР101, ВИР106 – из сорта ‘Армавирский 1813’, линия НА62 – из сорта ‘Армавирский

3497', линии ВК (ВК1, 3, 35, 36) – из сорта 'ВНИИМК 6540' и т. д. (Anazchenko, 1968; Anashchenko et al., 1992).

Линии, полученные на основе сорта 'ВНИИМК 8931'

Сорт 'ВНИИМК 8931' районированный в 1953 году (Sorta podsolnechnika, 1962), был устойчив к распространенным в то время расам заразихи и подсолнечной моли (панцирных семянок 97–100%), масличность семян составляет 43–48%, лужистость – 24–29%, масса 1000 семян 50–70 граммов. Из сорта 'ВНИИМК 8931' (рис. 2) канадскими селекционерами получена серия линий СМ (СМ303, 359, 361), а затем в США из линии СМ303 после скрещивания с источником ЦМС РЕТ выведена линия ЦМС НА89, которая является современным стандартом при селекции линий подсолнечника, а также при генетических исследованиях (Friedt, 1992). На основе линии НА89 получено множество ценных в селекционном отношении линий НА (НА335, 336, 337, 338, 339), а также, после скрещивания с *H. argophyllus* Torg. & A. Gray, линий восстановителей fertильности на стерильной основе (RHA 340).

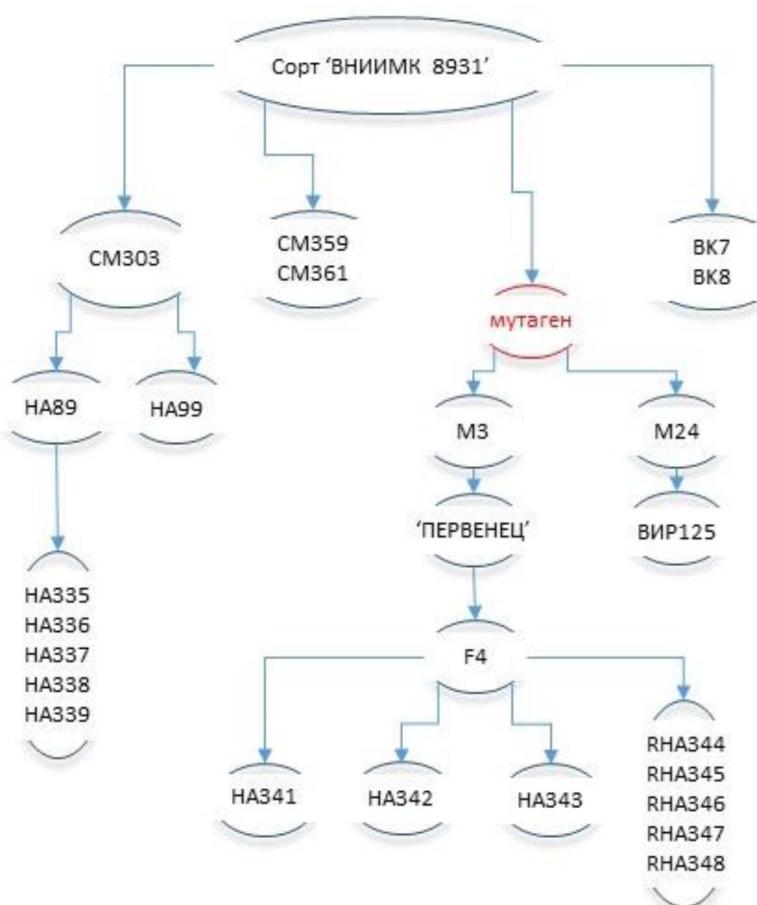


Рис. 2. Генеалогия линий, полученных на основе сорта 'ВНИИМК 8931'
Fig. 2. The genealogy of the lines obtained on the basis of the cultivar 'VNIIMK 8931'

В результате обработки семян сорта 'ВНИИМК 8931' раствором диметилсульфата К. И. Солдатовым в 1970 г. в институте масличных культур

(г. Краснодар) получена серия мутантов, которые отличались от исходного сорта высотой растения, продолжительностью вегетационного периода и жирнокислотным составом масла (Soldatov, 1976). В поколении М3 выделено мутантное растение с содержанием олеиновой кислоты 50,3%, тогда как содержание олеиновой кислоты у исходного сорта ‘ВНИИМК 8931’ около 30%. В потомстве мутанта содержание олеиновой кислоты в среднем составляло 72%. На основе этой популяции создан первый высокоолеиновый сорт ‘Первенец’ (см. рис. 1, 2). Олеиновая кислота препятствует окислению, и масло высокоолеиновых образцов остается стабильным долгое время, что важно для консервирования и технического использования при изготовлении лаков, красок. ‘Первенец’ – единственный источник признака высокоолеиновости в мире (Fernandez-Martinez et al., 1979). На базе этого сорта в США получены высокоолеиновые линии ЦМС НА341, 342, 343, линии-восстановители фертильности RHA344, 345, 346, 347, 348 и другие, производные от них линии (Friedt, 1992). Линия RHA345 чаще других используется в качестве отцовской формы при создании промышленных гибридов с 70%-ным содержанием олеиновой кислоты в масле. На основе других мутантных растений получены линии с измененными морфологическими признаками, например, линии ВИР125 (M24) и ВИР708. Жирнокислотный состав масла в семенах линий не изменен по сравнению с исходным сортом. Для линии ВИР125 характерно разделение стебля в средней его части на две равные половины с образованием двух равноценных корзинок. Признак этот проявляется примерно у 70% растений линии. Растения с двумя корзинками образуются в потомстве как однокорзиночных, так и двукорзиночных. Проявление признака зависит от внешних условий: в дождливые годы образуется больше растений с двумя корзинками, чем в засушливые. Линия ВИР708 отличается очень коротким черешком листа, настолько, что лист кажется сидячим. Все перечисленные признаки не характерны для растений сорта ‘ВНИИМК 8931’ и проявились в различных поколениях от самоопыления растений, обработанных мутагеном. Обе линии имеют фертильный тип цитоплазмона, но у линии ВИР125 выявлены SCAR-маркеры гена *Rf1*, восстанавливающего фертильность PET1-типа, а у линии ВИР708 эти маркеры отсутствуют.

Линии, полученные на основе сорта ‘Передовик’

Линии, полученные из сорта ‘Передовик’, отличаются между собой высотой растения и продолжительностью вегетационного периода и практически не отличаются морфологически.

На основе сорта ‘Передовик’ (рис. 3) получены линии ВИР: ВИР310, 311, 312, 313 (Gavrilova et al., 2014), линии ЦМС американской селекции: НА277, 289, 300, 301, 302, 821, 853, линии-восстановители фертильности RHA329, 330, 331, 332, 333, 334, линии канадской селекции СМ607 и СМ611 (Friedt, 1992). Все линии характеризуются стабильностью и хорошей продуктивностью. Интересно, что сорт ‘Передовик’ оказался источником генов восстановления фертильности пыльцы для ЦМС PET1, в популяции сорта ‘Передовик’ отмечена высокая частота встречаемости генотипов, несущих молекулярные маркеры гена *Rf1* (78%) (Anisimova et al., 2011).

Линии, полученные на основе сорта подсолнечника ‘Армавирский 1813’

Линии на основе сортов ‘Чернянка’, ‘Прогресс’, ‘Спутник’, ‘Армавирский 1813’ имеют значительные различия по морфологическим и хозяйственным признакам, при этом каждая линия фенотипически своеобразна (Anashchenko et al., 1992).

Линии отличаются размерами и формой черешка (короткий, удлиненный, эрктоидный), размерами и окраской листовой пластинки. Линии ВИР100 – ВИР106 (рис. 4) не имеют ветвления, после многократных скрещиваний с источником ЦМС РЕТ1 переведены на стерильную основу и каждая линия существует в виде фертильного и стерильного аналогов.

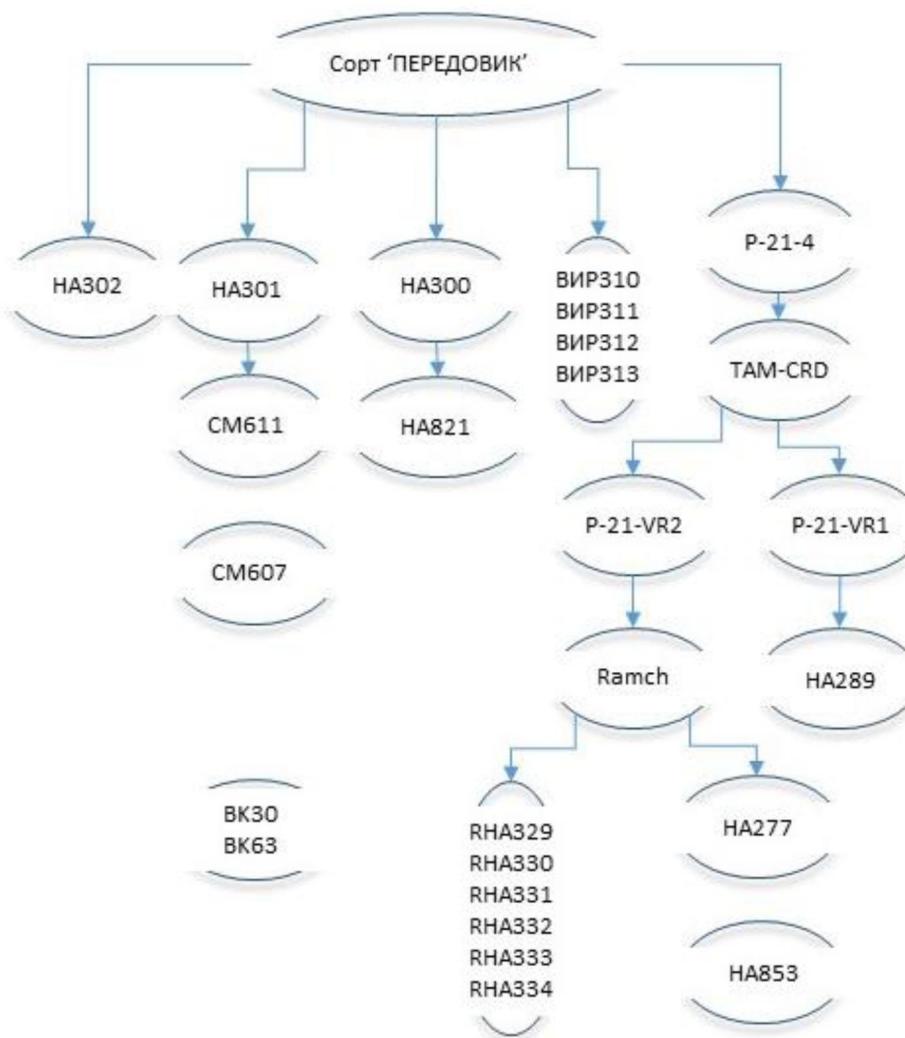


Рис. 3. Генеалогия линий, полученных на основе сорта 'Передовик'
Fig. 3. The genealogy of the lines obtained on the basis of the cultivar 'Peredovik'

Линии, полученные на основе сорта подсолнечника 'Прогресс'

Сорт 'Прогресс' создан на основе межвидового гибрида, полученного от скрещивания дикорастущего вида *H. tuberosus* L. с культурным подсолнечником Г. В. Пустовойт (Pustovojt, 1975). 'Прогресс' несет устойчивость ко многим болезням, поражающим подсолнечник, в том числе к ржавчине, ложной мучнистой росе (расам 2 и 5 возбудителя – согласно старой классификации рас) (Pustovojt, Krohin, 1978). Сорт 'Прогресс' является родоначальником многих линий селекции ВИР: (ВИР244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 285, 286, 287, 288, 365, 366, 411, 415, 737) (Gavrilova et al., 2014), а также линий американской селекции: DM1, DM2, DM3 (Friedt, 1992).

Генотип сорта ‘Прогресс’ хранит такой потенциал наследственной изменчивости, что все линии, полученные путем самоопыления сорта, фенотипически отличаются друг от друга (рис. 5).

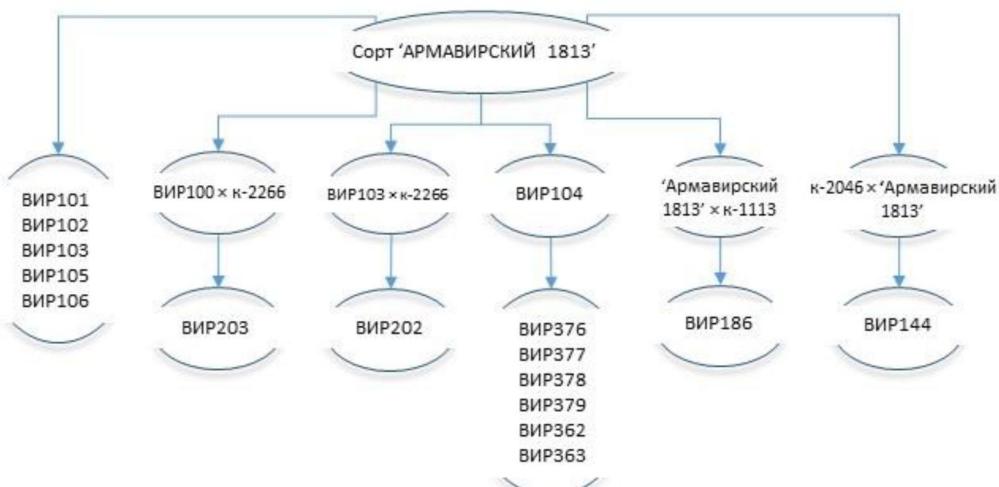


Рис. 4. Генеалогия линий, полученных на основе сорта ‘Армавирский 1813’
Fig. 4. The genealogy of the lines obtained on the basis of the cultivar ‘Armavirskii 1813’

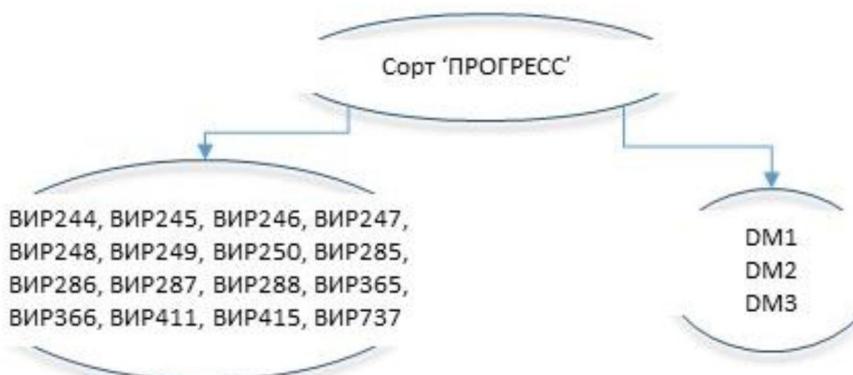


Рис. 5. Генеалогия линий, полученных на основе сорта ‘Прогресс’
Fig. 5. The genealogy of the lines obtained on the basis of the cultivar ‘Progress’

Многие из них (но не все) устойчивы к ложной мучнистой росе, а линии ВИР247, ВИР249, ВИР365, ВИР415 показывают устойчивость не только к старым (выявленным до 1978 г.), но и к новым, появившимся на полях Российской Федерации в 90-е годы прошлого столетия, расам возбудителя болезни (№ 300, 700 и 710) и фомопсису одновременно (Antonova et al., 2011). Линии различаются по способности к восстановлению фертильности пыльцы ЦМС PET1, что свидетельствует об их различиях по аллельному состоянию локуса *Rf1*. Для отдельных линий присутствие доминантного аллеля гена *Rf1*, восстанавливающего фертильность ЦМС PET1, подтверждено с помощью молекулярных маркеров. В частности, у линий ВИР249 и ВИР365 с помощью STS-маркера *orfH522* идентифицирован стерильный (PET1) тип цитоплазмы. Несмотря на то, что линия ВИР365 не имеет SCAR-маркеров HRG01 и HRG02, тесно сцепленных с геном *Rf1*,

присутствие доминантного аллеля гена в ее генотипе подтверждено результатами тест-скрещиваний и последующего гибридологического анализа. В то же время линия ВИР366, закреплявшая стерильность при скрещиваниях, имеет фертильный тип цитоплазмона, а маркеры гена *Rf1* у нее не обнаружены. Линия ВИР249 также является восстановителем фертильности пыльцы, характеризуется стерильным типом цитоплазмы и присутствием SCAR-маркеров гена *Rf1* в генотипе. Эти факты показывают, что, по крайней мере, при создании отдельных линий были использованы методы межлинейной гибридизации с привлечением линий с ЦМС PET1 в качестве материнских форм. Об уникальности линий, полученных на основе сорта ‘Прогресс’, свидетельствуют и данные анализа полиморфизма белков семян. Так, линия ВИР365 несет уникальный аллель структурного гена богатого метионином альбумина SFA8 (Anisimova et al., 2003).

В последние (2000–2015) годы появились новые более агрессивные расы ложной мучнистой росы и цветкового растения – паразита подсолнечника – заразики (*Orobanche cinctana* Wallr.). Поиск генотипов подсолнечника, устойчивых к этим расам, чрезвычайно актуален. Для достижения этой цели необходимо использовать все доступные методы. В процессе создания селекционных линий необходима их предварительная оценка по устойчивости к болезням на естественном и искусственном фоне, а также использование методов маркер-вспомогательной селекции. Необходимо проводить и скрининг коллекции ВИР. Анализ генеалогии селекционных линий, изложенный нами, также будет полезен для решения проблемы устойчивости. Кроме того, необходимо отметить, что селекционеры традиционно работают со своим собственным исходным материалом, неохотно привлекая новый. Они получают новые селекционные линии путем самоопыления уже используемых гибридов. Это ведет к обеднению генетического разнообразия (Sivolap et al., 1998; Popov et al., 2001; Anisimova et al., 2009; Anisimova et al., 2011), уменьшению адаптивного потенциала гибридов и, как следствие – снижению устойчивости к болезням и неблагоприятным факторам среды. И наоборот, разнородность родительских линий при высоком уровне гомозиготности каждой из них, способствует проявлению максимально возможного уровня гетерозиса. Иллюстрацией генетического разнообразия линий, созданных на основе отечественных сортов подсолнечника, являются результаты анализа полиморфизма запасного белка семян гелиантинина 11S глобулина. Современные сорта и селекционные линии характеризуются удивительной мономорфностью белка, в то время как отдельные линии, созданные на основе отечественных сортов, несут уникальные, не встречающиеся в селекционном материале, аллели структурных генов гелиантинина. Так, уникальные аллели гелиантинин-кодирующих генов обнаружены у ряда линий (RHA340, RHA345, СМ44, ВИР104, ВИР130, ВИР131, ВИР302, ВИР369), в том числе и упоминаемых в настоящей работе (Anisimova et al., 2004).

Выводы

Представлены данные по генеалогии 46 российских и зарубежных линий. Благодаря анализу литературных сведений и собственных данных прослежено происхождения признаков высокой (свыше 50% масла в семенах) масличности, высокого содержания олеиновой кислоты в масле, устойчивости к ложной мучнистой росе и цитоплазматической мужской стерильности. Впервые высокомасличное растение было обнаружено в посеве местного подсолнечника, выращиваемого в бывшем Мариупольском округе Украинской ССР и с использованием многократного индивидуального отбора получен сорт ‘ВНИИМК 1646’, явившийся родоначальником большинства отечественных сортов, а затем и линий мировой селекции. Единственный источник

цитоплазматической мужской стерильности, активно используемый при создании промышленных гибридов подсолнечника (ЦМС РЕТ1), получен П. Леклерком во Франции при скрещивании *H. petiolaris* и высокомасличного сорта ‘Армавирский 3497’. Эффективными источниками устойчивости к ложной мучнистой росе является сорт ‘Прогресс’ и линии, полученные на его основе. Источник высокого содержания олеиновой кислоты в масле (свыше 70%) – сорт ‘Первенец’ – создан на основе мутанта, полученного из высокомасличного сорта ‘ВНИИМК 8883’. Все высокоолеиновые линии и гибриды в мировой практике имеют в своей генеалогии сорт ‘Первенец’. Таким образом, следует признать, что вклад отечественных ученых и селекционеров в развитие гетерозисной селекции подсолнечника является основополагающим.

Мы надеемся, что наши данные по генеалогии будут полезны для понимания экспериментальных данных по молекулярному скринингу и секвенированию генома подсолнечника.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2018-0018 «Разработка системного подхода к структурированию и формированию ex situ коллекций культурных растений, репрезентативных по видовому, сортовому и генетическому разнообразию, изучение внутривидовой наследственной изменчивости селекционно значимых признаков важнейших сельскохозяйственных культур и формированию признаковых и стержневых коллекций», номер государственной регистрации ЕГИСУ НИОКР AAAA-A16-116040710373-1.

References/Литература

- Anashchenko A. V. Muzhskaya steril'nost' podsolnechnika (*Helianthus annuus*) : avtoref. dis. kand. biol. nauk. L., 1968, 24 p. [in Russian] (Анащенко А. В. Мужская стерильность подсолнечника (*Helianthus annuus*) : автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1968. 24 с.)
- Anashchenko A. V., Gavrilova V. A., Anisimova I. N., Rozhkova V. T., Smirnova N. G. Samoopylennye markirovannye linii podsolnechnika/Katalog mirovoj kollekci VІR. 1992. 26 p. [in Russian] (Анащенко А. В., Гаврилова В. А., Анисимова И. Н., Рожкова В. Т., Смирнова Н. Г. Самоопыленные маркированные линии подсолнечника / Каталог мировой коллекции ВИР. 1992. 26 с.).
- Anisimova I. N., Gavriljuk I. P., Konarev V. G. Identification of sunflower lines and varieties by helianthinin electrophoresis // Plant Varieties and Seeds, 1991, vol. 4, pp. 133–141.
- Anisimova I. N., Gavrilova V. A., Loskutov A. V., Rozhkova V. T., Tolmachev V. V. Polymorphism and inheritance of seed storage protein in sunflower // Rus. J. Gen., 2004, vol. 40, no. 9, pp. 995–1002. DOI: 10.1023/B:RUGE.0000041378.5180.06.
- Anisimova I. N., Konarev A. V., Gavrilova V. A., Rozhkova V. T., Fido R. J., Tatham A. S., Shewry P. R. Polymorphism and inheritance of methionine-rich 2S albumins in sunflower // Euphytica, 2003, vol. 129, no 1, pp. 99–107. DOI: 10.1023/A:1021562712945.
- Anisimova I. N., Gavrilova V. A., Rozhkova V. T., Timofeeva G. I., Tikhonova M. A. Molecular markers in identification of pollen fertility restoration genes in sunflower // Russian Agricultural Sciences, 2009, vol. 35, no. 6, pp. 367–370. DOI: 10.3103/S1068367409060020.
- Anisimova I. N., Gavrilova V. A., Rozhkova V. A., Timofeeva G. I., Duca M. V. Genetic diversity of sources pollen fertility restoration genes in sunflower // Russian Agricultural Sciences, 2011, vol. 37, no. 3, pp. 6–11. DOI: 10.3103/S1068367411030025.
- Antonova T. S., Ivezbor M. V., Rozhkova V. T., Araslanova N. P., Gavrilova V. A. Results of evaluation of accessions from the VIR sunflower collection for resistance to powdery mildew strains spread in the Krasnodar Territory // Bulletin of Applied Botany, Genetics and Breeding, 2011, vol. 167, pp. 90–95 [in Russian] (Антонова Т. С., Извбор М. В., Рожкова В. Т., Арасланова Н. П., Гаврилова В. А. Результаты оценки образцов коллекции подсолнечника ВИР по устойчивости расам ложной мучнистой росы, распространенным в Краснодарском крае // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 167. С. 90–95).
- Christov M. Production of new CMS sources in sunflower // Helia, 1999, vol. 22, no. 31, pp. 1–12.
- Fernandes-Martines J., Jimenez A., Dominguez J., Garcia J., Garces R., Mancha M. Genetic analysis of the high oleic acid content in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Euphytica, 1979, vol. 41, pp. 39–

- 51.
- Friedt W. Present state and future prospects of biotechnology in sunflower breeding // Field Crop Research, 1992, vol. 30, pp. 425–442.
- Gavrilova V. A., Rozhkova V. T., Anisimova I. N. Sunflower genetic collection at the Vavilov Institute of Plant Industry // Helia., 2014, vol. 37, no. 60, pp. 1–16. DOI: 10.1515/helia-2014-0001.
- Horn R., Kusterer B., Lazarescu E., Prufe M., Friedt W. Molecular mapping of the *Rf1* gene restoring pollen fertility in PET1-based F1 hybrids in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Theor. Appl. Genet., 2003, vol. 106, pp. 599–606. DOI: 10.1007/s00122-002-1078-y.
- Kirsov A. I. Podsolnechnik. Moscow ; Leningrad : Sel'hozgiz., 1931, 39 p. [in Russian] (Кирсов А. И. Подсолнечник. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1931, 39 с.).
- Kinman M. L. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs: Proc. 4th Int. Sunflower Conf.–Memphis, 1970, pp. 181–183.
- Leclercq P. Une sterilite male utilisable pour la production de hybrides simples de tournesol // Ann. Amelior. Plant., 1966, vol. 16, pp. 135–144.
- Morozov V. K. Sputnik solnca. Saratov : Privolzhskoe knizhnoe izd-vo, 1964. 79 p. [in Russian] (Морозов В. К. Спутник солнца. Саратов : Приволжское книжное изд-во, 1964. 79 с.).
- Plachek E. M. Formoobrazovatel'nye processy u podsolnechnika pod vliyaniem gibridizacii i inculta // Trudy Vsesoyuz. s"ezda po genet., sel., semen. i plem. zhivotnovodstvu. Leningrad, 1930, vol. 2 [in Russian] (Плачек Е. М. Формообразовательные процессы у подсолнечника под влиянием гибридизации и инкульта // Труды Всесоюз. съезда по ген., сел., сем. и плем. животноводству. Л., 1930. Т. 2).
- Pustovoit V. S. Osnovnye napravleniya selekcionnoj raboty / Podsolnechnik. Moscow : Kolos, 1975, pp. 153–163 [in Russian] (Пустовойт В. С. Основные направления селекционной работы / Подсолнечник. М. : Колос, 1975. С. 153–163).
- Pustovoit G. V. Selekcija podsolnechnika na gruppoj immunitet metodom mezhvidovoj gibridizacii / Podsolnechnik. Moscow : Kolos, 1975. pp. 164–209. [in Russian] (Пустовойт Г. В. Селекция подсолнечника на групповой иммунитет методом межвидовой гибридизации / Подсолнечник. М. : Колос, 1975. С. 164–209).
- Pustovoit G. V., Krohin E. L. Nasledovanie ustojchivosti k osnovnym patogenam u mezhvidovyh gibridov podsolnechnika // Byull. nauch.-tekhnich. inform. po maslichnym kul'turam VNIIMK. Krasnodar, 1978. pp. 40–44 [in Russian] (Пустовойт Г. В., Крохин Е. Л. Наследование устойчивости к основным патогенам у межвидовых гибридов подсолнечника // Бюлл. науч.-технич. информ. по масличным культурам ВНИИМК. Краснодар, 1978. С. 40–44).
- Popov V. N., Kirichenko V. V. Ocenka geneticheskogo raznoobraziya i vzaimootnoshenij mezhdru liniyami podsolnechnika s ispol'zovaniem izofermentov i RAPD-markerov // Trudy po fundamental'noj i prikladnoj genetike: k 100-letnemu yubileyu genetiki. 2001. pp. 210–218 [in Russian] (Попов В. Н., Кириченко В. В. Оценка генетического разнообразия и взаимоотношений между линиями подсолнечника с использованием изоферментов и RAPD-маркеров // Труды по фундаментальной и прикладной генетике: к 100-летнему юбилею генетики. 2001. С. 210–218).
- Rozhkova V. T., Anashchenko A. V. Sozdanie samoopylennyh linij i geterozisnyh gibridov podsolnechnika na materiale mirovoj kollekcii // Byull. Vses. in-ta rastenievodstva, 1977, no. 69, pp. 53–55 [in Russian] (Рожкова В. Т., Анащенко А. В. Создание самоопыленных линий и гетерозисных гибридов подсолнечника на материале мировой коллекции // Бюлл. Всес. ин-та растениеводства. 1977. № 69. С. 53–55).
- Seiler G. J., Rieseberg L. H. Germplasm resources of sunflower/Sunflower technology and Production, 1997, pp. 21–25.
- Schnabel U., Engelmann U., Horn R. Development of markers for the use of the PEF1 cytoplasm in sunflower hybrid breeding // Plant Breed., 2008, no. 6. pp. 541–652. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2008.01516.x.
- Soldatov K. I. Ispol'zovanie himicheskogo mutageneza v selekcii podsolnechnika / Materialy VII Mezhdunarodnoj konferencii po podsolnechniku. Krasnodar, 1976. Moscow : Kolos, 1978, pp. 179–182 [in Russian] (Солдатов К. И. Использование химического мутагенеза в селекции подсолнечника / Материалы VII Международной конференции по подсолнечнику. Краснодар, 1976. М. Колос, 1978. С. 179–182).
- Sivolap Yu. N., Solodenko A. E., Burlov V. V. RAPD-analiz molekuljarno-geneticheskogo polimorfizma podsolnechnika // Genetika, 1998, vol. 34, no. 2, pp. 266–271 [in Russian] (Сиволап Ю. Н., Солоденко А. Е., Бурлов В. В. RAPD-анализ молекуллярно-генетического полиморфизма подсолнечника // Генетика. 1998. Т.34, № 2. С. 266–271).
- Sorta podsolnechnika. Rezul'taty gosudarstvennogo sortoispytaniya za 1958–1961 gg. Moscow : Izd-vo sel'skohozyajstvennoj literatury, zhurnalov i plakatov, 1962. 117 p. [in Russian] (Сорта подсолнечника. Результаты государственного сортотестирования за 1958–1961 гг. М. : Изд-во сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов. 1962. 117 с.).