Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр «ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В. С. ПУСТОВОЙТА»

На правах рукописи

ЧЕБАНОВА Юлия Владимировна

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА СРЕДНЕОЛЕИНОВОСТИ МАСЛА В СЕМЕНАХ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Специальность 06.01.05 — Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор Я. Н. Демурин

СОДЕРЖАНИЕ

В	ВЕДІ	ЕНИЕ	4
1	ГЕН	ЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА НА	
	CPE,	ДНЕОЛЕИНОВОСТЬ (обзор литературы)	10
	1.1	Подсолнечник как объект исследований (общая характеристика,	
		биология, экология)	10
	1.2	Биохимия жирных кислот	12
	1.3	Основные направления селекции подсолнечника	15
	1.4	Генетика и селекция масличных культур на содержание	
		олеиновой кислоты	17
	1.5	Генетика и селекция подсолнечника на качество масла	24
		1.5.1 Генетический контроль содержания насыщенных жирных	
		кислот в масле семян подсолнечника	24
		1.5.2 Генетический контроль содержания олеиновой кислоты в	
		масле семян	26
		1.5.3 Молекулярно-генетические исследования состава жирных	
		кислот	29
	1.6	Фенотипическая изменчивость состава жирных кислот в масле	
		семян подсолнечника	31
	1.7	Окислительная стабильность масла семян подсолнечника	34
	1.8	Селекция подсолнечника на качество масла	37
	1.9	Жирно-кислотный профиль масла семян диких видов	
		подсолнечника	40
2	УСЛ	ОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	43
	2.1	Почвенно-климатические особенности проведения опытов	43
	2.2	Материал и методы исследования	46
3	ГЕН	ЕТИЧЕСКАЯ КОЛЛЕКЦИЯ ЛИНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА С	
	PA3J	ПИЧНЫМ СОСТАВОМ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В МАСЛЕ СЕМЯН	52
	3.1	Морфологическая характеристика линий генетической коллекции	

		подсолнечника	52
	3.2	Основные показатели семян линий генетической коллекции	
		подсолнечника	55
	3.3	Характеристика среднеолеиновых линий подсолнечника из	
		коллекции USDA, США	58
	3.4	Осевой градиент содержания олеиновой кислоты	61
4	HAC	ледование признака среднеолеиновости линии	
	ГЕН	ЕТИЧЕСКОЙ КОЛЛЕКЦИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА ЛГ27	64
	4.1	Наследование признака среднеолеиновости в F_1 и BC_1	64
	4.2	Наследование признака среднеоле иновости в ${\rm F}_2$ и ${\rm F}_3$	68
	4.3	Создание среднеолеиновых рекомбинантных инбредных линий	
		подсолнечника	73
5	XAP	АКТЕРИСТИКА МЕЖЛИНЕЙНЫХ ГИБРИДОВ	
	ПОД	СОЛНЕЧНИКА С РАЗЛИЧНЫМ СОДЕРЖАНИЕМ	
	ОЛЕ	ИНОВОЙ КИСЛОТЫ	78
6	ОКИ	СЛИТЕЛЬНАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ СРЕДНЕОЛЕИНОВОГО	
	MAC	СЛА СЕМЯН ПОДСОЛНЕЧНИКА	85
3.	АКЛН	ОЧЕНИЕ	88
P	EKON	ИЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ И ПРОИЗВОДСТВЕННОЙ	
П	PAKT	гики	91
C	ПИС	ОК ЛИТЕРАТУРЫ	92
П	РИЛО		115

ВВЕДЕНИЕ

Подсолнечник — главная масличная культура в России. В 2017 г. в нашей стране под посевами этой культуры было занято около 80 % площадей всех масличных растений (7,9 млн. га). В последнее десятилетие наблюдается устойчивый рост посевных площадей подсолнечника благодаря стабильно высокому спросу на семена и масло, как на внутреннем, так и на внешнем рынках.

Современные селекционные программы по подсолнечнику ориентированы на получение сортов и гибридов с измененным качеством масла, детерминируемым типом его использования. Возможен отбор необходимых форм как на крайние проявления признака, т.е. минимальное или максимальное значение, так и на сбалансированное содержание веществ. Перспективным направлением в генетике и селекции этой культуры является изучение признака среднеолеиновости и создание гибридов с данным типом масла.

В промышленном производстве существуют три типа подсолнечного масла: традиционное (14-39 % олеиновой кислоты), высокоолеиновое (до 90 % олеиновой кислоты) и среднеолеиновое (43-72 % олеиновой кислоты). В данный момент на мировом рынке возрастает спрос на среднеолеиновое масло. Среднеолеиновые гибриды (NuSun) занимают 80 % посевных площадей подсолнечника в США. Масло данного типа импортируется в Тайвань, Мексику и ОАЭ (National Sunflower Association, 2009). В России главной сложностью коммерческого развития этого направления является инертность маслоперерабатывающей промышленности в создании новой сырьевой базы.

Степень разработанности темы.

В 1976 г. во ВНИИМК при использовании метода химического мутагенеза впервые в мире был создан высокоолеиновый сорт подсолнечника Первенец (Солдатов, 1976). Этот сорт был разнородным по составу биотипов со средним содержанием олеиновой кислоты в масле около

70 %. Сорт Первенец стал уникальным источником признака высокоолеиновости в селекции подсолнечника по всему миру.

Первоначальные исследования показали, что наследование высокоолеиновости контролируется одним геном Ol с полным (Urie, 1984), либо частичным доминированием (Fick, 1984). Последующие работы, однако, показали, что наследование этого признака имеет более сложный тип. Так сообщается о присутствии генов малого действия (Urie, 1985). Miller et al. (1987) определили локус Ml, который действует как модификатор локуса Ol. При изучении наследования признака содержания олеиновой кислоты в поколениях F_1 , F_2 и BC_1 , Fernandez-Martinez *et al.* (1989) обнаружили, что высокоолеиновости контролировался тремя доминантными комплементарными генами Ol_1 , Ol_2 и Ol_3 . Во ВНИИМК был описан сложный генетический контроль ЭТОГО признака В различных комбинациях скрещиваний. В результате проведенного гибридологического анализа установили, признак высокоолеиновости ЧТО контролируется доминантным геном Ol с неполным проявлением в гетерозиготе при наличии нестабильного супрессора, находящегося в генотипе некоторых нормальных линий (Демурин, 1999; Demurin et al., 1996; Demurin et al., 2004; Демурин и др., 2004). Изучению наследования признака среднеолеиновости уделялось гораздо меньше внимания. В во ВНИИМК была предложена гипотеза о том, что признак повышенного содержания олеиновой кислоты инбредной линии $\Pi\Gamma$ 27 контролируется рецессивным аллелем ol^{1} . А также обнаружен сильный материнский эффект линии ЛГ27 при скрещивании с обычной линией (Demurin et al., 2000; Демурин и др., 2011). Однако систематического изучения наследования признака среднеолеиновости масла не проводилось.

Цель исследования:

Изучить закономерности наследования признака среднеолеиновости масла в семенах для научного обеспечения селекции подсолнечника на улучшение качества масла.

Задачи исследования:

- изучить признаковую коллекцию линий по содержанию олеиновой кислоты в масле семян подсолнечника;
- провести гибридологический анализ признака среднеолеиновости масла;
- создать рекомбинантные инбредные линии с различным содержанием олеиновой кислоты;
- оценить зависимость содержания олеиновой кислоты в семенах F_2 от генетических формул межлинейных гибридов;
- получить данные об окислительной стабильности среднеолеинового масла.

Научная новизна исследований.

Впервые для среднеолеиновых линий НА421, НА422 и НА424 обнаружена генотипическая разнородность по содержанию олеиновой кислоты в семенах, включающая гомозиготные высокоолеиновые генотипы и гетерозиготные расщепляющиеся инбредные потомства. Для линий подсолнечника ЛГ27, ВК678, ЛГ28 установлено наличие положительного осевого градиента содержания олеиновой кислоты в зародыше от геммулы к семядолям. Материнский эффект признака среднеолеиновости линии ЛГ27 в F_1 не приводит к материнскому наследованию в F_2 и F_3 . Признак среднеолеиновости масла в семенах этой линии находится под аддитивным олигогенным контролем.

Практическая значимость работы.

Генетическая коллекция подсолнечника по содержанию олеиновой кислоты является исходным материалом для создания межлинейных гибридов с различным жирно-кислотным профилем масла. Феномен осевого градиента содержания олеиновой кислоты в семенах подсолнечника должен учитываться при изучении наследования признака жирно-кислотного состава и практической селекции на качество масла с использованием метода половинок семян. Созданные рекомбинантные инбредные линии

подсолнечника с различным жирно-кислотным составом могут эффективно использоваться в молекулярно-генетических исследованиях. Для максимального повышения окислительной стабильности среднеолеинового масла следует использовать верхнюю границу содержания олеиновой кислоты около 75 % для товарных семян гибридов.

Методология и методы исследований. Исследования проводили с использованием полевых и лабораторных методов. Закладку опытов, фенологические наблюдения, полевые учеты выполняли согласно методике Государственного сортоиспытания (1989) и основам полевого опыта по Б. А. Доспехову (2014). В полевых условиях растения, отобранные для исследований, принудительно самоопыляли. Гибридизацию осуществляли с использованием ЦМС-форм и ручной кастрации. Гибриды F_2 и F_3 получали самоопылением соответствующих растений предыдущих поколений (Гундаев, 1971). Анализ жирно-кислотного состава проводили в лаборатории с использованием метода газожидкостной хроматографии метиловых эфиров на приборах Хром-5 и Хроматэк-Кристалл 5000.

Экспериментальные данные обрабатывали статистическими методами по Рокицкому (1978), Мазеру и Джинксу (1985) с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 10.

Личный вклад автора состоит в проведении полевых экспериментов и лабораторных анализов, гибридизации, статистической обработке и оформлении результатов исследований.

Достоверность и обоснованность научных положений, выводов, рекомендаций подтверждается необходимым объемом результатов экспериментальных исследований. Вся работа поэтапно выполнена в согласии с обозначенными целью и задачами. Результаты были получены на основании полевых опытов и лабораторных биохимических анализов. обработка Выполнена соответствующая данных использованием статистических методов. Выводы логично вытекают из полученных результатов.

Основные положения, выносимые на защиту:

Генетическая коллекция подсолнечника, состоящая из пяти фенотипических классов по содержанию олеиновой кислоты в масле семян, включающая созданные рекомбинантные инбредные линии.

Генетический контроль признака среднеолеиновости, включающий материнский эффект в F_1 без материнского наследования в следующих поколениях и аддитивную олигогенную систему.

Возможность получения среднеолеинового фенотипа гомозиготным и сегрегационным методами.

Повышение устойчивости масла к окислению за счет селекционногенетического увеличения содержания в нем олеиновой кислоты.

Апробация результатов.

Основные результаты диссертационной работы И выводы докладывались на ежегодных заседаниях методической комиссии ученого совета ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта» (2013-2016 гг.). Отдельные исследований были доложены 7-ой международной результаты на конференции молодых ученых и специалистов «Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки масличных культур», посвященной 100-летию со дня основания ВНИИМК (г. Краснодар, 2013), всероссийской научно-практической конференции молодых ученых «Инновационные разработки ученых – АПК России», посвященной памяти Р. Г. Гареева (г. Казань, 2013), 2-ой международной научно-практической конференции молодых ученых, преподавателей, аспирантов, студентов «Инновационные разработки молодых ученых для развития АПК» (г. Краснодар, 2014), международной конференции «Генетические ресурсы растений – основа продовольственной безопасности и повышения качества жизни» (г. Санкт-Петербург, 2014), Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых «Научное обеспечение АПК» (г. Краснодар,

2014), VIII международной конференции молодых учёных и специалистов «Конкурентная способность отечественных гибридов, сортов и технологий 2015), возделывания масличных культур» **(**Γ. Краснодар, научнообразовательной конференции молодых ученых «Инновационные биотехнологии в развитии АПК» (г. Краснодар, 2015), IX всероссийской конференции молодых учёных и специалистов «Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки масличных и других технических культур» (г. Краснодар, 2017).

Публикация результатов исследования.

По материалам диссертации опубликовано 12 научных работ, в том числе 3 – в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы.

Диссертация изложена на 132 страницах текста в компьютерном исполнении, состоит из введения, 6 глав, выводов, рекомендаций для селекционной и производственной практики, и приложений. Работа иллюстрирована 15 рисунками, 22 таблицами в тексте, и 12 таблицами в приложении. Список литературы включает 205 источников, в том числе, 137 иностранных авторов.

Работа частично выполнена в рамках проекта «Разработка технологии ускоренной селекции масличных культур на основе высокопроизводительных методов генотипирования И молекулярного фенотипирования для обеспечения продовольственной безопасности России» по Соглашению между Сколковским Институтом науки и технологий и Министерством образования и науки РФ № 14.609.21.0099 от «3» октября 2016 г.

1 ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА НА СРЕДНЕОЛЕИНОВОСТЬ (обзор литературы)

1.1 Подсолнечник как объект исследований (общая характеристика, биология, экология)

Подсолнечник относится к роду *Helianthus* L. семейства Asteraceae (Compositae). По классификации А.В. Анащенко (1974) род *Helianthus* включает 9 многолетних и один однолетний вид. Возделываемый подсолнечник относится к виду *Helianthus annuus* L., который включает три подвида и 6 форм. Разновидность var. *annuus* включает древние культурные и декоративные формы. Масличный подсолнечник относится к var. *pustovojtii* (Анащенко, 1979).

Подсолнечник – однолетнее растение с прямостоячим грубым, травянистым стеблем до 3-4 м, покрытым волосками (трихомами).

Листья у подсолнечника простые, шершавые, черешковые, без прилистников. Первая и вторая пары настоящих листьев расположены на стебле супротивно, остальные — спирально. Инбредные линии и гибриды имеют более низкие коэффициенты вариации признака количества листьев по отношению к сортам. Среднее число листьев у инбредных линий изменяется в диапазоне от 21 до 32 и у их гибридов от 23 до 33 (Marinković *et al.*, 1984). Генотипы с большим количеством листьев имеют более длинный вегетационный период (Гаврилова и др., 2003).

Подсолнечник имеет три основных типа ветвления: апикальномедиальный, медиальный и базальный с различной степенью проявления (Толмачев и др., 2009; Гаврилова и др., 2003).

Соцветие подсолнечника — многоцветковая корзинка, включающая цветоложе, в котором располагаются цветки, а также обертку из нескольких рядов листочков. Язычковые цветки — стерильные, расположены по периметру корзинки, обычно бывают желтыми, оранжевыми, темно-

оранжевыми, лимонно-желтыми или лимонно-желтыми с антоцианом. Кроме того, есть декоративные образцы с различной окраской и другими типами ветвления. Трубчатые цветки – фертильные, имеют хорошо развитые мужские и женские органы (Васильев, 1990; Miller et al., 1997). Форма корзинки бывает выгнутая, плоская и выпуклая, волнистая, изогнутая пополам (Никитчин, 1993; Гаврилова и др., 2003). Miller *et al.* (1997) отмечают, что диаметр корзинки сильно зависит от плотности популяции растений, воздействия окружающей среды, почвенной влаги и плодородия почвы. Высокопродуктивные сорта подсолнечника должны иметь тонкую корзинку среднего размера (20-25 см в диаметре) и с твердым эпидермисом (Škorić, 1980). У подсолнечника в период между окончанием цветения и спелостью можно выделить четыре типа наклона корзинки: 0-45°, 45-90°, 90-135° и 135-180° (Škorić *et al.*, 2012). Размер корзинки непосредственно определяет формирование продуктивности семян с одного растения, что влияет на урожайность с единицы площади.

Плод подсолнечника — семянка, включающая семя и околоплодник (перикарпий). Семя состоит из семенной оболочки, остатка эндосперма и зародыша, который, в свою очередь, подразделяется на геммулу и две семядоли. При этом все части зародыша содержат клетки с высоким содержанием депонируемого жира с масличностью семени около 65 % (Дьяков и др., 1975; Попов и др., 1975). Окраска семянок определяется присутствием или отсутствием пигментов в эпидерме и гиподерме перикарпия, а также зависит от наличия фитомеланового слоя в лузге (Putt, 1940; Демурин и др., 1986; Толмачев, 2005). Наиболее часто встречаются черные или полосатые семянки, реже белые, серые, темно-фиолетовые, темно-рыжие, бежевые (Гаврилова и др., 2003).

Подсолнечник имеет стержневую корневую систему. Главный и боковые корни покрыты густой сетью более мелких корешков, что позволяет подсолнечнику использовать влагу и питательные вещества из большого объема почвы (Никитчин, 1993). Подсолнечник является засухоустойчивой

культурой (Дьяков, 2004), хорошо растет на черноземах и луговочерноземных почвах с нейтральной или слабощелочной реакцией почвенного раствора.

Подсолнечник относится к энтомофильным перекрестноопыляющимся менее, переносит видам, который, тем не определенный уровень (Škorić самоопыления al., 2012). Пчелы наиболее etявляются распространенными опылителями подсолнечника, НО есть другие насекомые, которые также играют важную роль в опылении. Недостаточное пчелоопыление может привести к потере урожая у сортов подсолнечника до 25 %, а у гибридов до 10 % (Бочковой и др., 2017).

1.2 Биохимия жирных кислот

Жиры или триацилглицеролы – наиболее распространенный тип липидов, являющихся энергетическими веществами для живых организмов. Жиры И масла состоят строительных блоков, ИЗ называемых триглицеридами, получаемых в результате сочетания одной молекулы глицерина и трех остатков жирных кислот (Food fats..., 2006). По массе жиры масла на 95 % состоят из жирных кислот. Физико-химические характеристики жиров определяются видом и соотношением компонентов и расположением жирных кислот на молекуле глицерина (Тютюнников, 1992). Жирные органические длинноцепочечные кислоты _ ЭТО кислоты, включающие четное число атомов углерода (от 4 до 24) и одну карбоксильную группу (Биоорганическая химия, 2010). Жирные кислоты, встречающиеся пищевых жирах И маслах, классифицируются зависимости от степени их насыщения: насыщенные (содержат только одинарные связи), ненасыщенные (содержат одну или несколько двойных связей) (Ленинджер, 1985; Food fats..., 2006). У большинства жирных кислот двойная связь находится между $\Delta 9$ и $\Delta 10$ атомами углеродной цепи. Двойные связи в жирных кислотах не могут быть сопряженными, между ними всегда расположены три углеродных атома. Насыщенные кислоты наиболее часто имеют вытянутую линейную конфигурацию. Двойные связи практически во всех жирных кислотах находятся в *цис*-конфигурации, что приводит к изгибу алифатической цепи (Щербаков, 1991; Ленинджер, 1985). Благодаря наличию двойных связей ненасыщенные жирные кислоты являются химически более реакционными, чем насыщенные. Эта реакционная способность возрастает по мере увеличения числа двойных связей (Food fats..., 2006). В таблице 1 представлены основные жирные кислоты, содержащиеся в натуральных растительных маслах.

Таблица 1 – Жирные кислоты липидов растений (Щербаков, 1991)

Тривиальное название	Систематическое название	Химическая формула соединения	Сокращенная формула					
Насыщенные								
капроновая	гексановая	CH ₃ (CH ₂) ₄ COOH	C _{6:0}					
каприловая	октановая	CH ₃ (CH ₂) ₆ COOH	C _{8:0}					
каприновая	декановая	CH ₃ (CH ₂) ₈ COOH	C _{10:0}					
лауриновая	додекановая	CH ₃ (CH ₂) ₁₀ COOH	C _{12:0}					
миристиновая	тетрадекановая	CH ₃ (CH ₂) ₁₂ COOH	C _{14:0}					
пальмитиновая	гексадекановая	CH ₃ (CH ₂) ₁₄ COOH	C _{16:0}					
стеариновая	октадекановая	CH ₃ (CH ₂) ₁₆ COOH	C _{18:0}					
арахиновая	эйкозановая	CH ₃ (CH ₂) ₁₈ COOH	C _{20:0}					
бегеновая	докозановая	CH ₃ (CH ₂) ₂₀ COOH	C _{22:0}					
лигноцериновая	тетракозановая	CH ₃ (CH ₂) ₂₂ COOH	C _{24:0}					
Ненасыщенные								
пальмитолеиновая	цис-9-гексадеценовая	CH ₃ (CH ₂) ₅ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	C _{16:1}					
олеиновая	цис-9-октодеценовая	CH ₃ (CH ₂) ₇ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	$C_{18:1}$					
нино народ	цис-9-12-	CH ₃ (CH ₂) ₄ CH=CHCH ₂ CH=CH(CH ₂) ₇						
линолевая	октадекадиеновая	СООН	C _{18:2}					
HILLO HOUGHOUG	цис-9-12-15-	CH ₃ CH ₂ CH=CHCH ₂ CH=CHCH ₂ CH=						
линоленовая	октадекатриеновая	CH(CH ₂) ₇ COOH	C _{18:3}					
эруковая	цис-13-докозеновая	CH ₃ (CH ₂) ₇ CH=CH(CH ₂) ₁₁ COOH	C _{22:1}					

Синтез жирных кислот связан со сложным многокомпонентным комплексом, ключевым ферментом начальной стадии которого считается пластидная ацетил-КоА-карбоксилаза (АККаза), преобразующая ацетил-КоА

в малонил-КоА. На этой стадии к углеродной цепи жирной кислоты добавляется одновременно пара атомов углерода. Далее процесс синтеза жирной кислоты проходит с участием мультиферментного комплекса, называемого синтетазой (Новиков, 2012). Центральной частью ферментного комплекса являются молекулы специфического ацил-переносящего белка (АПБ). Сначала фермент малонил-КоА транспортирует двухуглеродный малонильный блок на ацил-переносящий белок (АПБ), который удерживает промежуточные продукты удлинения ацильной цепи за счет высокоэнергетической тиоэфирной связи на протяжении всего процесса синтеза жирной кислоты. Малонил-АПБ служит в качестве С₂-донора для акцепторов различной длины в реакции конденсации, катализируемой 3-кетоацил-АПБ-синтазой (Лось, 2014).

Продуктами этого синтеза являются жирные кислоты с 16 и 18 атомами углерода в цепи. Насыщенные пальмитиновая (C_{16}) и стеариновая (C_{18}) кислоты могут быть удлинены последовательным добавлением двух углеродных единиц до цепей, содержащих 24 и более атомов углерода. Насыщенные кислоты могут претерпевать десатурацию в определенных местах углеводородной цепи, в результате чего в ней образуются цисдвойные связи. Ферменты, образующие двойные связи, называются десатуразами жирных кислот. Первая двойная связь всегда образуется в центре цепи пальмитиновой кислоты между 9 и 10 углеродными атомами $(\Delta 9, \text{ считая от карбоксильного конца})$. Для образования олеиновой кислоты из стеариновой необходим фермент стреароил-АПБ-десатураза ($\Delta 9$ -десатураза). Последующая десатурация линолевой кислоты происходит с участием олеоил-АПБ-десатуразы или сокращенно $\Delta 12$ -десатуразы (Лось, 2001). Десатурация протекает при участии О2, восстановленных динуклеотидов НАДФ-Н, НАДН-цитохромь редуктазы, ферредоксина, при этом донором электронов служит цитохром b₅ (Новиков, 2012; Лось, 2014).

1.3 Основные направления селекции подсолнечника

Родина подсолнечника — Северная Америка. Около 2000 лет назад древние люди в Северной Америке совершили первые попытки выращивания подсолнечника (Fick, 1978).

В Европе в XVI веке подсолнечник использовался в качестве декоративного растения в ботанических садах и парках. В России с начала XIX века из семян подсолнечника стали получать растительное масло. Широкое применение подсолнечника как масличной культуры началось в России в 1830-х годах (Škorić *et al.*, 2012).

В 1912 г. были начаты программы развития селекции сортов на опытной станции Круглик, на Харьковской и Саратовской станциях. В первое десятилетие после начала научной селекционной работы были созданы сорта Харьковская Зеленка, Саратовский 169, Круглик 7-15-163, однако их масличность не превышала 33 % (Форпост ..., 2012). Пустовойтом В. С. (1975) был разработан метод, основанный на индивидуальном отборе с резервом семян, для получения высокоурожайных масличных сортовпопуляций. Первым сортом с повышенным содержанием масла в семянках стал Круглик А-41 (36-37 %), а к 1938 г. масличность сортов достигла 50,7 %. В дальнейшем были созданы сорта: ВНИИМК 8931, ВНИИМК 8883, ВНИИМК 6540, Передовик, Салют, которые занимали огромные посевные площади (Бородин, 2012). Пустовойтом В. С. (1975) были определены основные направления в селекции сортов подсолнечника: устойчивость к заразихе и болезням, высокие продуктивность и масличность, устойчивость к подсолнечниковой моли, скороспелость.

Большой вклад в селекцию сортов подсолнечника внесла Г. В. Пустовойт (1977). Она использовала метод межвидовой гибридизации, провела ряд скрещиваний между лучшими сортами и многолетним гексаплоидным видом подсолнечника *Helianthus tuberosus* var. *purpurelus* L. Однако единственным источником качественного исходного материала для

селекции новых продуктивных сортов, оказался гибрид с сортом ВНИИМК 8931. В результате были получены новые сорта, послужившие источником для селекции инбредных линий и гибридов с генами устойчивости к болезням.

В начале XX века, параллельно работе над созданием новых сортов, селекционеры также изучали инбридинг и гетерозис у подсолнечника. Плачек Е.М. в 1915 г. получила первые линии и гибриды подсолнечника с высокой урожайностью (Плачек, 1930). Морозов В.К. в 1947 г. проводил диаллельные скрещивания инбредных линий и получил продуктивное потомство (Škorić *et al.*, 2012).

В конце 60-х гг. XX века был обнаружен стабильный источник цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) от гибрида между диким видом *Helianthus petiolaris* Nutt. и культурным подсолнечником, что позволило применять эффект гетерозиса в селекции (Leclercq, 1969).

Кіптап в 1970 г. выделил линии, несущие ген-восстановитель фертильности – RHA 265 и RHA 266 (Кіптап, 1970). В этот же период другие авторы Leclercq (1971) и Enns (1972) также идентифицировали генывосстановители фертильности пыльцы (Škorić *et al.*, 2012). В 1974 г. Fick и Zітте получили линии-восстановители фертильности пыльцы с рецессивным ветвлением – RHA 273 и RHA 274 (Fick *et al.*, 1974).

Škorić (1980, 1988, 1989, 1992) впервые разработал модель гибридов подсолнечника для агроэкологических условий Югославии и других регионов. Он обосновал идеатип гибрида, в частности, какие гены должны быть включены в предполагаемый генотип, основные компоненты урожая семян и масла на единицу площади (Škorić *et al.*, 2012).

Вторая половина XX века свидетельствует о быстром увеличении площадей под посевами подсолнечника и росте урожайности, которые были связаны с созданием продуктивных российских сортов, а также гибридов на основе цитоплазматической мужской стерильности.

Современные селекционные программы подсолнечника ориентированы на получение максимальных показателей урожая семян с единицы площади и высокое содержание масла. Кроме того, широко развиты такие направления в селекции подсолнечника, как создание кондитерских, скороспелых, силосных, устойчивых к вирулентным расам заразихи, болезням, с измененным качеством масла в семенах сортов и гибридов.

1.4 Генетика и селекция масличных культур на содержание олеиновой кислоты

Соевое масло получают из семян сои *Glycine max* Метг. Эта культура родом из Восточной Азии, в настоящее время возделывается во многих странах мира. Соевое масло представляет собой смесь из пяти основных жирных кислот: пальмитиновая (10,6 %), стеариновая (4 %), олеиновая (23,3 %), линолевая (53,7 %) и линоленовая кислоты (7,6 %) (О'Брайен, 2007).

Исследователями фирмы DuPont разработано производство трансгенных семян сои с содержанием олеиновой кислоты около 80 % в масле (Kinney, 2003). Высокоолеиновая соя была получена путем понижающей регуляции экспрессии генов FAD2, кодирующих фермент, который превращает мононенасыщенную олеиновую в полиненасыщенную линолевую кислоту. В 2002 г. получены семена сои с содержанием $C_{18:1}$ более 85 % посредством уменьшения экспрессии генов FAD2 и FATB, которые контролируют продуцирование пальмитиновой кислоты (Buhr et al., 2002). В дополнение к повышенному содержанию олеиновой, эти масла содержат линолевой относительно низкие количества И линоленовой полиненасыщенных жирных кислот (3-5 %).

Новые источники генетической изменчивости для признака высокоолеиновости сои были идентифицированы с помощью химического мутагенеза. Мутантные линии содержали 30-40 % олеиновой кислоты. Девять из идентифицированных линий имели новые точечные мутации в гене

FAD2-1A (Тhараа *et al.*, 2015). Также была идентифицирована мутация в гене FAD2-1B, увеличивающая количество олеиновой кислоты в семенах на 30 %. Для определения синергических эффектов мутации в обоих генах на содержание олеиновой кислоты в масле семян сои были получены двойные мутантные комбинации с четырьмя ранее выделенными мутантными аллелями гена FAD2-1A. Во всех случаях мутантные аллели FAD2-1A и FAD2-1B объединяли для получения семян, содержащих более 70 % олеиновой кислоты. Эти линии являются генетическими источниками для селекции высокоолеиновых соевых семян (Sweeneya *et al.*, 2015).

Линии сои с концентрацией олеиновой кислоты от 75-80 % были получены также путем скрещивания образцов, содержащих мутантные аллели FAD2-1A и FAD2-1B. Из 40 растений F₄ семь были высокоолеиновыми с мутантными генами FAD2-1A и FAD2-1B, семь линий с нормальным содержанием олеиновой кислоты (25 %) (Laa *et al.*, 2014). Концентрация олеиновой кислоты у высокоолеиновых генотипов может зависеть от условий окружающей среды. Проведены исследования с целью оценки стабильности концентрации олеиновой кислоты среди 10 линий сои с повышенным содержанием олеиновой кислоты и восьми обычных линий в шести экологических средах. Высокоолеиновые генотипы накапливали меньше олеиновой кислоты (55-72 %) в некоторых средах (Lee *et al.*, 2012).

Рапс (*Brassica napus* L.) — вторая по важности масличная культура умеренной климатической зоны. Сорта с очень низким содержанием глюкозинолатов и без эруковой кислоты в масле семян содержат в среднем 7 % пальмитиновой, 2 % стеариновой, 61 % олеиновой, 20 % линолевой, 10 % линоленовой кислот (Bocianowski *et al.*, 2012).

В Германии около 20 лет назад были начаты исследования по изучению признака высокоолеиновости у рапса. Rücker и Röbbelen (1996) получили первый мутант с высоким содержанием олеиновой кислоты. Генетические исследования подтвердили, что повышенное количество олеиновой кислоты у данной линии наследовалось одним аддитивным геном. Schierholt *et al*

(2001) также установили, что мутация увеличивала содержание олеиновой кислоты до 71 % по сравнению с диким типом. Немецкие ученые провели ряд опытов с озимым рапсом, содержащим более 65 % олеиновой и менее 2 % линоленовой кислот, и выявили, что высокое содержание первой отрицательно влияет на урожайность, всхожесть семян, и положительно на масличность семян (Schierholt et al., 2010). Канадские ученые увеличили содержание олеиновой кислоты в рапсовом масле до показателя, значительно превышающего значения у существующих сортов. Их работа подтвердила точное число аллелей гена FAD2, обнаруженного у В. napus. Посредством подробных генетических исследований и секвенирования они обнаружили, что существует четыре аллеля гена FAD2 в генотипе рапса. Сочетая свойства каждого отдельного аллеля FAD2, они создали оптимальную комбинацию аллелей для получения новых линий рапса с содержанием олеиновой кислоты до 86 % (Nath et al., 2016). Использование подходов традиционной селекции и биотехнологические методы позволили достичь увеличения олеиновой кислоты в семенах рапса до 89 % (Сахно, 2010).

Масличная пальма (Elaeis guineensis Jacq.) – многолетнее, перекрестноопыляемое растение, принадлежащие к семейству Arecaceae. Из плодов масличной пальмы производят два разных растительных масла: сырое (красное) пальмовое, извлекаемое ИЗ мезокарпа, И пальмоядровое, получаемое из ядра семени (Vegetable oils ..., 2012).

Пальмовое масло включает приблизительно 50 % насыщенных жирных кислот: 44 % пальмитиновой, 5 % стеариновой и следовые количества миристиновой. Пальмоядровое масло на 82 % состоит из насыщенных жиров, главные из которых: лауриновая (48,2 %), миристиновая (16,2 %), пальмитиновая (8,4 %); 15,3 % моноеновых и 2,4 % полиеновых жирных кислот (О'Брайен, 2007; Aravie et al., 2015).

В некоторых исследованиях изучалась фенотипическая изменчивость и генетические факторы, определяющие состав жирных кислот пальмового масла (Noh *et al.*, 2002). Эти исследования показали, что существует

значительная изменчивость в жирно-кислотном профиле среди популяций E. guineensis. Кроме того, состав пальмового масла существенно отличается между E. guineensis и E. oleifera, последний вид характеризуется более высоким содержанием ненасыщенных жирных кислот в масле (47-69 %). Высокоолеиновое сырое пальмовое масло (45-65 % $C_{18:0}$) было получено в Южной Америке. Его источником является генотип, полученный из беккроссных потомств гибрида двух видов $Elaeis\ guineensis\ u\ Elaeis\ oleifera$. (Genetic Architecture ..., 2014).

Сафлор (*Carthamus tinctorius* L.) в течение последних десятилетий возделывается главным образом для получения масла пищевого и промышленного назначения. Семена сафлора обычно белого или кремового цвета и состоят из жесткой оболочки и ядра, которое составляет 55-65 % от общей массы семени. Масличность семян сафлора около 27-45 % (Gecgel *et al.*, 2007).

Одним из основных преимуществ сафлора является разнообразие генотипов для получения масла, с контрастными жирно-кислотными профилями от 90 % линоленовой до 90 % олеиновой кислоты (Velasco et al., 2005). Основными жирными кислотами в семени сафлора являются линолевая (75,8-77,8 %), олеиновая (12,5-13,7 %), пальмитиновая (6,1-7,1 %) и стеариновая (2,2-2,6 %) (Velasco et al., 2001; Vosoughkia et al., 2011). Очень высокое содержание линолевой (87-89 %) и очень низкое количество олеиновой кислоты (3-7 %) были обнаружены в образцах из Португалии (Futehally et al., 1981). Fernández-Martinz et al. (1993) сообщили о составе жирных кислот 200 образцов сафлора, происходящих из 37 стран, и установили, что олеиновая и линолевая кислоты имеют огромный диапазон изменений: от 3,1 % до 90,60 % и от 3,9 % до 88,8 %, соответственно. В Турции были проведены исследования по изучению содержания масла и состава жирных кислот в семенах сафлора. Образцы имели большие различия в жирно-кислотном профиле: пальмитиновая (4,1-7,9 %),

стеариновая (1,1-4,6 %), олеиновая (15,6-81,4 %), линолевая (7,2-77,3 %) и линоленовая (0,1-1,2 %) кислоты (Burhan, 2007).

Для определения типа наследования жирных кислот, масла и белка в семенах сафлора использовались родословные F_1 и F_2 от диаллельных скрещиваний восьми родительских линий. Результаты показали значительные различия родителями ДЛЯ общей (GCA) между специфической комбинационной способности (SCA). Для жирных кислот установлена относительно высокая наследуемость, в том числе для линолевой (0.84), олеиновой (0.77), пальмитиновой (0.61) и стеариновой (0.6)кислот (Golkar et al., 2011).

В Индии в 1957 г. была выделена линия с содержанием олеиновой (64-83 %) и линолевой (12-13 %) кислот. В 1964 г. Knowles et al. провели гибридологический анализ и установили, что основной локус гена, ol, регулирует соотношение олеиновой и линолевой кислот. Генотип olol приводит к содержанию олеиновой кислоте около 72-80 %, генотип OLOL имеет 72-80 % линолевой кислоты, тогда как генотип ol'ol' или $OLol_1$ содержит примерно равные количества (45 %) каждой кислоты. В 1989 г. они сообщили, что генотипы *OLOL* и *olol* более стабильны в отношении изменений температуры, в отличие от гена ol_1 . При самой высокой температуре, в генотипах ol_1ol_1 и $OLol_1$, содержание линолевой кислоты было немного снижено, а олеиновой – пропорционально увеличено (Knowles et al., 1964; Knowles et al., 1965; Knowles et al., 1989; Liu et al., 2016). В 1964 г. в Палестине найдена линия сафлора, масло семян которой содержало около 43 % олеиновой кислоты, и не имеющая в генотипе OlOl и olol. Генанализ показал, что количество олеиновой кислоты в масле семян указанной линии определяется одним аллелем ol', который расположен в том же локусе, что и аллели *Ol* и *ol* (Burknazdt *et al.*, 1971).

Сырое хлопковое масло получают из семян Gossypium hirsutum или Gossypium barbadense L. Хлопчатник является шестым по величине источником для получения растительного масла в мире. Хлопковое масло

обычно содержит 26 % пальмитиновой, 15 % олеиновой и 58 % линолевой кислот (Liu *et al.*, 2002; Dowd *et al.*, 2010).

Конструкции генов с инвертированными повторами, нацеленными на два ключевых гена десатуразы жирных кислот хлопкового семени, ghSAD-1 для дельта-9-десатуразы и ghFAD2-1 для омега-6-десатуразу, были трансформированы. Экспрессия ghSAD-1 и ghFAD2-1 в ориентации с инвертированным повтором приводила к увеличению значения стеариновой и олеиновой кислот. Интересно, что содержание пальмитиновой кислоты как у высокостеариновых, так и у высокоолеиновых линий существенно уменьшилось (Liu et al., 2000).

Американские ученые в 2001 г. сообщили о создании трансгенных растений хлопчатника с более высоким содержанием олеиновой кислоты в семенах. Эти растения были получены путем трансформации, опосредованной Agrobacterium. Бинарный вектор был разработан для подавления экспрессии fad2 путем субклонирования мутантного аллеля рапсового гена fad2 ниже гетерологичного промотора семян (фазеолина). Увеличение количества олеиновой кислоты в семенах составляло от 21 до 30 % (по массе) от общего содержания жирных кислот у 22 первичных трансформантах. Оно происходило за счет линолевой кислоты, что соответствовало ХЛОПКОВОГО FAD2. Потомство снижению активности некоторых линий дало содержание олеиновой кислоты до 47 %, что в три раза больше чем в стандартном хлопковом масле (Chapman *et al.*, 2001).

Арахис (*Arachis hypogaea* L.) – одна из главных масличных культур в мире. Масличность семян арахиса около 45-51 %. Масло арахиса состоит главным образом из двух ненасыщенных жирных кислот: олеиновой (35-72 %), линолевой (20-45 %), а также других – пальмитиновой (6-18 %), стеариновой (1,3-6,5 %) и арахидоновой (1-3 %) (Barkley *et al.*, 2011).

Содержание олеиновой кислоты у арахиса контролируют два рецессивных гена ol_1 и ol_2 (Moore et al., 1989). Позже были обнаружены генымодификаторы, участвующие в экспрессии олеиновой кислоты от среднего

до низкого количества (Lopez et al., 2001). Мегсег et al. (1990) обнаружили, что аддитивные эффекты более важны, чем неаддитивные в наследовании содержания олеиновой, линолевой кислот и их соотношения. Промежуточные и высокие оценки наследуемости для олеиновой, линолевой кислот и их соотношения показали возможность улучшения этих признаков в исходной популяции арахиса (Singkham et al., 2010). Состояние зрелости семян также влияет на содержание олеиновой кислоты (Hinds, 1995). Высокая температура увеличивает содержание олеиновой кислоты в семенах арахиса (Golombek et al., 1995).

В 1987 г. были обнаружены первые мутанты арахиса (F435-2-1 и F435-2-2) с высоким содержанием олеиновой кислоты (80 %) и низким количеством линолевой (2 %) (Norden et al., 1987). Соотношение олеиновой и линолевой кислот (O/L) в большинстве коммерческих сортов арахиса варьирует от 1,0 до 2,5 (Lopez et al., 2000), тогда как F435 имеет соотношение O/L около 35 (Norden et al., 1987). Этот высокоолеиновый фенотип имел две рецессивные мутации ahFAD2A и ahFAD2B (Moore et al., 1989; Jung et al., 2000). В 2010-2016 гг. в Индии были проведены скрещивания между образцами арахиса с низким, средним и высоким содержанием олеиновой кислоты, которые подтвердили, что фермент, который катализирует десатурацию олеиновой до линолевой во время биосинтеза жирных кислот, кодируется генами FAD2A и FAD2B (Gangadhara et al., 2016).

Солнечная радиация и температура увеличивали процент олеиновой кислоты у кукурузы и сои на 9-30 % в зависимости от вида и генотипа. У обоих видов генотипы с повышенным содержанием олеиновой кислоты демонстрировали более высокую чувствительность вариациям К перехваченной солнечной радиации, традиционные. Влияние чем температуры на количество олеиновой кислоты также было выше у генотипов кукурузы с увеличенным значением $C_{18:1}$, чем у традиционных генотипов. Такая же закономерность установлена и для различных по содержанию олеиновой кислоты генотипов сои. Процент олеиновой кислоты линейно коррелирует со среднесуточной температурой, и криволинейно связан с ISR на растение, достигая максимальной концентрации при высоком уровне освещенности (Zuil *et al.*, 2012).

1.5 Генетика и селекция подсолнечника на качество масла

Подсолнечное масло содержит до 90 % ненасыщенных жирных кислот. Основными являются олеиновая ($C_{18:1}$, 16-19 %) и линолевая ($C_{18:2}$, 68-72 %) кислоты, а затем пальмитиновая ($C_{16:0}$, 6 %) и стеариновая ($C_{18:0}$, около 5 %). Масло семян подсолнечника также содержит небольшие количества миристиновой ($C_{14:0}$), миристолеиновой ($C_{14:1}$), пальмитолеиновой ($C_{16:1}$), арахиновой ($C_{20:0}$), бегеновой ($C_{22:0}$) и несколько других жирных кислот. Наряду с обычным, существует возможность создания различных типов подсолнечного масла на основе мутантных линий: низконасыщенных (<7 %), высокопальмитиновых (>25 %), высокостеариновых (>25 %), высокоолеиновых (>85 %), высоколинолевых (>75 %) и их различных комбинаций (Fernández-Mártinez *et al.*, 2004; Fernández-Mártinez *et al.*, 2007). Попытки создать гибриды, обладающие максимальной фенотипической экспрессией одной кислоты ограничены пределами, установленными эволюцией культурного подсолнечника (Кириченко, 2005).

1.5.1 Генетический контроль содержания насыщенных жирных кислот в масле семян подсолнечника

Ряд авторов занимались исследованием генетического контроля содержания насыщенных жирных кислот в масле у гибридов подсолнечника первого и второго поколений. Болгарские ученые изучали наследование высокого содержания пальмитиновой кислоты в мутантной линии 275 НР и определили, что признак был частично рецессивным (Ivanov *et al.*, 1988).

Perez-Vich et al. (1999) исследовали наследование содержания пальмитиновой кислоты у мутантной линии CAS-5 и обнаружили, что оно контролировалось тремя независимыми локусами, P_1 , P_2 и P_3 , с частичным доминированием низкого содержания пальмитиновой кислоты и отсутствием материнского эффекта. В мутантной линии CAS-12, также как и в CAS-5 высокое количество С_{16:0} контролируется частично рецессивными аллелями $(p_1, p_2 u p_3)$ в трех локусах (Perez-Vich et al., 2002). Эти авторы, изучая генетический контроль значения стеариновой кислоты масле подсолнечника, обнаружили, что в мутантной линии CAS-3 признак высокого содержания изучаемой кислоты находился под контролем двух рецессивных аллелей в двух различных локусах (Es_1 и Es_2). Низкое значение стеариновой кислоты проявляло частичное доминирование. Авторы также провели гибридизацию высокостеариновой линии CAS-14 и линии с обычным содержанием данной кислоты, и пришли к выводу, что высокое количество стеариновой кислоты определяется одним рецессивным геном es₃ (Perez-Vich et al., 2006).

Miller и Vick (1999) установили, что низкое содержание пальмитиновой кислоты в семенах мутантной линии RHA-274-LP-1 контролируется одним геном и наблюдается присутствие аддитивных генов. Они также показали, что низкое содержание стеариновой кислоты находилось под контролем одного гена fas_1 с межаллельным взаимодействием по аддитивному типу. Эти же авторы сообщили о наличии двух генов-модификаторов, обозначенных fas_2 и fas_3 , в генотипе мутантной линии RHA-274-LS-2.

Vick et al. (2002, 2004) проанализировали 884 генотипа по содержанию насыщенных жирных кислот, провели ряд скрещиваний с другими линиями, и пришли к выводу, что пониженное содержание предельных жирных кислот носит частично доминантный характер. Согласно их исследованиям, низкие значения пальмитиновой и стеариновой кислот контролировались более чем одним геном у генотипов RS1 и RS2 с пониженным содержанием насыщенных жиров.

В исследовании Velasco *et al.* (2007) была определена отрицательная взаимосвязь между масличностью семян и содержанием пальмитиновой кислоты, и положительная корреляция между масличностью и количеством олеиновой кислоты, однако, не наблюдали достоверной корреляции между содержанием масла и значением стеариновой кислоты.

Friedt *et al.* (1994) при обработке семян рентгеновскими лучами и гамма-лучами получили генотипы с высоким количеством $C_{16:0}$ и $C_{16:1}$, а при обработке химическими мутагенами — генотипы с большим содержанием $C_{18:0}$ и $C_{18:2}$.

Источниками высокого содержания пальмитиновой кислоты для разработки гибридов являются мутантные линии CAS-5, CAS-12 (Osario *et al.*, 1995; Fernandez-Martinez *et al.*, 1997); линия HP (Demurin, 2003), CAS-37 (Salas *et al.*, 2004), линия ЛГ30 (Ефименко и др., 2005). Линия LP-1 (Miller *et al.*, 1999) может быть использована в качестве исходного материала для низкопальмитиновых гибридов.

Для создания гибридов с высоким количеством стеариновой кислоты (C_{18:0}) могут быть использованы линии CAS-3 (Osario *et al.*, 1995) и CAS-14 (Fernandez-Moya *et al.*, 2002). Линии CAS-4, CAS-8 (Osario *et al.*, 1995), CAS-19 и CAS-20 (Perez-Vick *et al.*, 2006) являются исходным материалом для гибридов со средним содержанием стеариновой кислоты. Линии LS-1 и LS-2 (Miller *et al.*, 1999) могут быть использованы для создания гибридов с низким содержанием стеариновой кислоты.

1.5.2 Генетический контроль содержания олеиновой кислоты в масле семян

Солдатов К. И. (1976) обработал семена сорта ВНИИМК 8931 раствором диметил сульфата (DMS) и получил мутанты с высоким содержанием олеиновой кислоты (80 %), из которых был выведен сорт Первенец.

Первоначальные исследования показали, что наследование высокоолеиновости контролируется одним доминантным геном *Ol* (Urie, 1984), либо одним частично доминантным геном (Fick, 1984). Последующие работы, однако, показали, что наследование этого признака имеет более сложный характер. Так сообщается о присутствии гена-модификатора (Urie, 1985). Miller *et al.* (1987) определили локус *Ml*, который действует как модификатор локуса *Ol*. Было установлено, что, когда рецессивный аллель *ml* присутствует в гомозиготной форме в генотипе с доминантным геном *Ol*, будет проявляться высокое содержания олеиновой кислоты более 80 %. Генотип *OlolMlml* относится к промежуточному фенотипическому классу с содержанием олеиновой кислоты около 48-72 %.

При изучении наследования количества олеиновой кислоты в поколениях F_1 , F_2 , и BC_1 , Fernandez-Martinez *et al.* (1989) обнаружили, что признак высокоолеиновости контролировали три доминантных комплементарных гена Ol_1 , Ol_2 и Ol_3 .

Был проведен эксперимент по изучению генетического контроля содержания олеиновой кислоты в реципрокных скрещиваниях между линиями НА89 (стандартный профиль жирных кислот) и НАОL9 (высокое содержание олеиновой кислоты) в контролируемой среде. В отличие от результатов, полученных в полевых условиях, семена F_1 , сформировавшиеся в камере фитотрона, демонстрировали расщепление по содержанию олеиновой кислоты. На основании этого была разработана гипотеза о существовании пяти комплементарных генов, контролирующих содержание олеиновой кислоты, обозначенных Ol_1 , Ol_2 , Ol_3 , Ol_4 и Ol_5 (Velasco et al., 2000).

Результаты Perez-Vich *et al.* (2002) показали три различных модели расщепления в поколении F_2 для высокого количества олеиновой кислоты, что говорит о существовании трех комплементарных генов (Ol_1 , Ol_2 и Ol_3), контролирующих признак высокоолеиновости.

Демурин Я. Н. с коллегами получили ряд интересных результатов в своих многолетних исследованиях типа наследования высокого содержания олеиновой кислоты y подсолнечника. Был проведен всесторонний гибридологический анализ признака содержания олеиновой кислоты в семенах, выполненный в поколениях F_1 , F_2 , BC и F_3 . Установлено, что признак высокоолеиновости контролируется одним доминантным геном Ol. Однако, пенетрантность гена Ol в гетерозиготе может варьировать в диапазоне от 0 до 100 % в различных генотипических средах. В среднем, пенетрантность составила 87 %, что связано с аномальным расщеплением и сменой доминирования в F_1 , а также нехваткой высокоолеиновых семян в F_2 и F₃. Неполная пенетрантность определялась генотипическим фактором присутствующим у некоторых нормальных (линолевых) инбредных линий (Демурин, 1999; Demurin *et al.*, 1996).

Также были испытаны четыре инбредные линии с различными значениями олеиновой кислоты. Скрещивания между повышеноолеиновыми и высоко- × низкоолеиновыми линиями показали генетический контроль содержания $C_{18:1}$ при наличии множественного аллелизма. Доминантный аллель Ol, рецессивный ol_1 и рецессивный ol в гомозиготном состоянии показывают высокоолеиновые, повышеноолеиновые и низкоолеиновые фенотипы, соответственно (Demurin et al., 2000). Изменчивость содержания олеиновой кислоты в отдельных семенах F₁ от высокоолеиновых до обычных значений объясняться неполным проявлением гена Ol в гетерозиготном состоянии при наличии супрессора (Demurin et al., 2004; Демурин и др., 2004). У низкоолеиновой линии RIL100 установлено наличие мутации Ol в гипостатическом состоянии. Обнаружено, что линия ЛГ26 характеризуется устойчивостью мутации Ol к действию супрессора (Демурин и др., 2009).

Одновременно ведется работа по изучению признака низкого содержания олеиновой, т.е. высокого количества линолевой кислоты. Hristova и Georgieva-Todorova (1975) определили, что проявление высокого

содержания линолевой кислоты было доминантным в некоторых скрещиваниях, в то время как в других проявлялось промежуточное наследование или рецессивность. Simpson *et al.* (1989) сообщили, что наследование признака высокого содержания линолевой кислоты находилось под контролем частично рецессивного гена с материнским влиянием. В США выведены и зарегистрированы четыре высоколинолевые линии НА413, НА414, НА415, НА416 (С_{18:2} 76-78 %) (Miller *et al.*, 2001).

1.5.3 Молекулярно-генетические исследования состава жирных кислот

В последние 10-15 лет были достигнуты значительные успехи в исследованиях качества масла подсолнечника на молекулярном уровне. Молекулярная основа изменения содержания жирных кислот в масле семян подсолнечника была изучена Fernández-Martínez *et al.* (2004) с помощью QTL-анализа и генов-кандидатов. В соответствии с теми же авторами, гены, кодирующие ферменты биосинтеза жирных кислот в семенах подсолнечника, были клонированы и изучен их полиморфизм.

Первые ДНК-маркеры, связанные с высоким содержанием олеиновой кислоты в подсолнечнике, были идентифицированы Dehmer и Friedt (1998). Это были два маркера RAPD, связанные с геном Ol_1 .

Lagravere *et al.* (2000) анализировали состав масла и накопление жирных кислот у новых высокоолеиновых гибридов и указали, что на молекулярном уровне транскрипт $\Delta 12$ десатуразы не накапливался.

Изучая мутантный сорт Первенец, Lacombe *et al.* (2000, 2001) обнаружили, что высокое содержание олеиновой кислоты контролировалось двумя независимыми локусами, первый представлен *oleHOS* аллелем, а другой *FAD2-1* аллелем. Один аллель в другом локусе может подавлять влияние *oleHOS* аллеля в проявлении признака высокоолеиновости. Используя подход гена-кандидата, французские исследователи изучили 180 генотипов подсолнечника и установили существование Δ12-RFLP маркера

для признака высокоолеиновости. У растений, гомозиготных по low-oleic (LO) $\Delta 12$ -RFLP, содержание олеиновой кислоты было в среднем 50,7 % (15,5-61,3 %), тогда как у растений, гомозиготных по high oleic (HO) $\Delta 12$ -RFLP, среднее значение было 90,6 % (85,2-91,9 %). Гетерозиготные растения по HO/LO $\Delta 12$ -RFLP содержали в среднем 83,7 % олеиновой кислоты (67,5-91,3 %). Расщепление составляло 1:2:1, а доминантный аллель был связан с $\Delta 12$ -RFLP и признаком высокоолеиновости.

Недавнее изучение молекулярной структуры мутации сорта Первенец показывает, что она связана с дупликацией гена микросомальной олеат десатуразы (ОD). Авторы предположили, что дупликация вызывает молчание нормального ОD гена, что приводит к отсутствию накопления мРНК. По мнению авторов, обнаружение миРНК в мутантных семенах сорта Первенец подтверждает механизм молчания генов. Результаты этого исследования показывают, что аллель состоит из двух частей. Первая часть аллеля присутствует в обоих генотипах НО и LO и содержит нормальный ген ОD, в то время как вторая является специфичной для НО генотипов и содержит дупликацию. На основании накопления мРНК у LO и НО генотипов сформулирован вывод о доминантной природе мутации и существовании миРНК в регуляции ОD (Lacombe *et al.*, 2008; Lacombe *et al.*, 2009).

Hongtrakul *et al.* (1998) объединяют ген Ol с геном OLD-7 (FAD 2-1), проявление которого слабо выражено у высокоолеиновых генотипов, но сильно выражено у обычных генотипов.

Ре́геz-Vich *et al.* (2002) установили, что QTL для олеиновой кислоты расположен в локусе OLD-7 (14 группа сцепления) и предположили, что он является модификатором Ol.

Schuppert et~al.~(2006) показали, что мутация Ol~ коррелирует со значительно сниженной экспрессией FAD2-1. Было обнаружено, что мутант несет тандемные повторы FAD2-1, разделенные межгенной областью. Ученые разработали кодоминантные маркеры SSR и INDEL для FAD2-1 для диагностики наличия или отсутствия мутации Ol.

В Индии провели изучение двух линий и их гибрида с использованием молекулярных маркеров SSR и INDEL, которые связаны с высоким содержанием олеиновой кислоты. Результаты позволили проверить один из SSR (N1-3F/N1-3R) из пяти и два INDEL (F4/R1 и F4/R2) из шести в генотипах подсолнечника для идентификации признака высокой олеиновой кислоты (Tilak *et al.*, 2017).

Было выполнено скрещивание ЦМС-линии COSF7A (33-35 % $C_{18:1}$) и инбредной линии с высоким содержанием $C_{18:1}$ НО5-13 (88-90 % $C_{18:1}$) и изучено содержание олеиновой и линолевой кислот в поколении F_2 . Ген Ol был зафиксирован в 14 группе сцепления (LG) и связан с маркером HO_Fspb. Кроме того, в LG8 и LG9 были идентифицированы еще два QTL для содержания олеиновой кислоты. Также были идентифицированы два QTL для количества масла и два QTL для значения линолевой кислоты (Premnath $et\ al.$, 2016).

В Сербии протестировали несколько молекулярных маркеров для использования в селекции для сокращения периода обнаружения высокоолеиновых генотипов. Было доказано, что маркер F4-R1 наиболее эффективен при обнаружении генотипов с мутацией Ol в поколении F_2 (Dimitrijević et al., 2017).

1.6 Фенотипическая изменчивость состава жирных кислот в масле семян подсолнечника

Содержание масла и относительные пропорции олеиновой и линолевой жирных кислот сильно зависят от факторов окружающей среды во время созревания семян в обычных генотипах подсолнечника. Температура и количество влаги в почве первоначально считались основными факторами, влияющими на состав масла и, особенно, на соотношение олеиновой/линолевой кислот (Baldini *et al.*, 2002).

Высокие температуры в течение всего вегетационного периода приводили к увеличению содержания олеиновой кислоты и уменьшению количества линолевой кислоты в стандартных сортах подсолнечника (Harris *et al.*, 1978).

Было обнаружено, что в условиях с контролируемой средой высокие температуры во время развития семян и особенно ночной температуры приводят к уменьшению количества линолевой и соответствующему увеличению значения олеиновой кислоты в масле (Izquierdo *et al.*, 2002; Sobrino *et al.*, 2003).

Французские ученые изучали различных режимов влияние дневных/ночных температур в первые дни после цветения на содержание олеиновой кислоты у обычного и двух высокоолеиновых гибридов. Сильный эффект температуры был подтвержден для обычных гибридов с большими величинами изменения среди трех условий (снижение содержания олеиновой 15 %). Для высокоолеиновых гибридов на кислоты влияние температурных условий на количество олеиновой кислоты было незначительным (Lagravere *et al.*, 2000).

Содержание олеиновой кислоты у среднеолеиновой линии и среднеолеиновых гибридов подсолнечника варьировало на 25 % при различных температурных условиях (Triboï-Blondel et al., 2000). В ЮАР стабильности обычных, также был проведен анализ средневысокоолеиновых генотипов по отношению к условиям окружающей среды. Установлено, что только один высокоолеиновый генотип был устойчивым (содержание олеиновой кислоты выше 80 %) в разных условиях. Нестабильность большинства генотипов в разных средах может быть следствием места и даты посева, которая привела к различным температурам на стадиях созревания, разного количества осадков в течение вегетационного периода, наличия генов-модификаторов в генотипе образцов, которые сделали их более чувствительными к воздействию окружающей среды (Van Der Merwe et al., 2013). В исследовании, проведенном в Бразилии, также

было установлено, что размах варьирования содержания олеиновой кислоты у низкоолеиновых генотипов составлял около 25 %, у высокоолеиновых – 13 % в различных температурных условиях (Neto et al., 2016). Ученные из Аргентины сообщили о получении нового мутантного генотипа с содержанием олеиновой кислоты > 90 %. Мутант, в отличие от традиционного подсолнечника и высокоолеиновых генотипов, происходящих из сорта Первенец, не проявляет линейного положительного ответа на изменение ночных температур в период налива семени (Alberioab et al., 2016).

Другие факторы окружающей среды, которые, как было показано, влияют на концентрацию олеиновой кислоты в масле подсолнечника, это продолжительность дня и перехваченное солнечное излучение (Seiler, 1983; Echarte et al., 2010). Сообщалось, что процент олеиновой кислоты увеличивался с перехваченной солнечной радиацией на растение, в то время как затенение растений вызывало снижение доли олеиновой кислоты. Условия водного стресса приводит к увеличению концентрации олеиновой кислоты у высокоолеинового гибрида по сравнению с другими образцами. У обычных Δ -12 генотипов подсолнечника активность десатуразы продолжается в течение длительного периода времени, и на нее могут влиять многочисленные факторы, в том числе изменения температуры, к которым она очень чувствительна. Однако, у гибрида с высоким содержанием олеиновой кислоты, тот же фермент Δ -12 десатураза демонстрирует определенную активность только на самых ранних стадиях развития зародыша семени до 10-12 дней после окончания цветения (Baldini et al., 2000). В условиях орошение накопление пальмитиновой и олеиновой кислот ниже, чем при возделывании в более засушливых условиях (Flagella et al., 2002).

Echarte *et al.* (2012) сделан вывод о том, что влияние перехваченной солнечной радиации (ISR) на состав жирных кислот является следствием изменений в доступности ассимилянта для синтеза масла в семени. Авторы

предложили концептуальную модель: когда ассимиляция веществ ограничивает рост семени и накопление масла, синтезируется главным образом линолевая кислота. По мере увеличения поступления ассимилянта процесс десатурации олеиновой кислоты становится интенсивным и происходит накопление этой кислоты.

Таким образом, жирно-кислотный профиль семян подсолнечника обусловлен генотипом с различным проявлением признака в зависимости от факторов окружающей среды.

1.7 Окислительная стабильность масла семян подсолнечника

Одним из показателей качества масла, получаемого из масличных семян, является устойчивость масла к автоокислению в процессе его переработки, во время хранения и при применении. Окислительная стабильность масла зависит от состава жирных кислот и наличия в масле сопутствующих веществ, таких как естественные антиоксиданты токоферолы. Традиционное подсолнечное масло – это жидкое салатное масло хорошего качества, однако количество линолевой кислоты в подсолнечном масле слишком высоко для высокотемпературных применений, таких как жарка. Первый шаг в селекционном улучшении оксистабильности был сделан во ВНИИ масличных культур имени В. С. Пустовойта – создан высокоолеиновый сорт Первенец (Солдатов и др., 1976). За 40 лет был разработан целый ряд гибридов подсолнечника, у которых содержание олеиновой кислоты было > 80 % с целью повышения стабильности масла для обжаривания без необходимости гидрирования (Purdy, 1996). Также были разработаны гибриды подсолнечника NuSun со средним количеством олеиновой кислоты (около 43-73 %). С другой стороны, в подсолнечном масле состав токоферолов на 90-95 % представлен α-формой (Попов, 1991). Создан селекционный материал с измененным составом α-, β-, γ- и δ-токоферолов (Demurin *et al.*, 1996; Демурин и др., 2006).

Высокоолеиновое масло повышает оксистабильность по сравнению с традиционным подсолнечным маслом с высоким содержанием линолевой кислоты (Kiatsrichart *et al.*, 2003). Хотя стабильность подсолнечного масла усиливалась за счет снижения количества линолевой кислоты, исследование о содержании токоферолов в подсолнечном масле показало, что масло можно улучшить, добавляя γ - и δ -токоферолы (Gottstein *et al.*, 1990).

Warner *et al.* (2000) провели анализ оксистабильности различных образцов масла NuSun. В результате установлено, что после пяти часов жарки нет различий в количестве полярных соединений в исследуемых маслах. Однако, масло с 75 % олеиновой кислоты имеет значительно меньше полярных соединений, чем масло с 60 % олеиновой кислотой после 20 часов жарки.

Магтеваt *et al.* (2008) измеряли оксистабильность высокоолеиновых масел с α- и γ-токоферолами с помощью Rancimat при 120 и 180 °C. При 120 °C оксистабильность была намного выше у масла, содержащего γ-токоферол, что указывает на его более высокую эффективность по сравнению с α-токоферолом для замедления окисления. Эксперименты при высокой температуре (180 °C), имитирующие условия, применяемые в процессе обжаривания, показали, что для тех же периодов нагрева оксистабильность была значительно выше у масла, содержащего γ-токоферол.

Warner *et al.* (2008) обнаружили, что, когда содержание γ -токоферола у среднеолеинового подсолнечного масла MOSFO (NuSun) было увеличено с регулярного значения от 20 до 300-700 ррт, окисление масла значительно уменьшилось по сравнению с MOSFO с его регулярным низким показателем у-токоферола. Масло с лучшей окислительной стабильностью имело содержание токоферолов: 470 ppm γ-, 100 ppm δ- и 300 ppm α-фомы. Это указывает на то, что среднеолеиновое масло с измененным содержанием более токоферолов может быть устойчивым К окислению. Для высокоолеиновых образцов масел HOSFO увеличение количества у- и δ-токоферолов влияло на ингибирование образования первичных продуктов окисления.

Во ВНИИМК проведен ряд опытов с помощью Ранцимат-теста при 120 °C по определению индукционного периода окисления масла различных генотипов по составу жирных кислот и токоферолов. Установлено, что увеличение содержания олеиновой кислоты в масле до 80 % повышает оксистабильность масла в 4-7 раз. Изменение состава токоферолов в сторону увеличения содержания γ- и δ-токоферолов способствует улучшению устойчивость масла к окислению в 1,5-3 раза. Объединение в одном генотипе мутаций высокоолеиновости *Ol* и состава токоферолов *tph1*, *tph2* дает возможность получить максимальный показатель индукционного периода окисления масла в 15 раз выше, чем у традиционного подсолнечного масла (Ефименко, 2011).

Aladedunye et al. (2013) оценивали влияние содержания линолевой токоферолов эффективность кислоты изомерной композиции на обжаривания высокоолеинового подсолнечного масла в течение 14 дней при обжаривании в ресторане. При равном содержании линолевой кислоты не наблюдалось существенной разницы между высокоолеиновым подсолнечным маслом, содержащим только α-токоферол, и образец, содержащий смесь α-, γ- и δ-изомеров, измеренную количеством полных полярных компонентов, олигомеров, анизидина и свободных жирных кислот. Напротив, аналогичной изомерной композиции токоферолов при высокоолеиновое подсолнечное масло, содержащее более низкое количество линолевой кислоты, показало превосходную стабильность обжаривания по сравнению с образцом с более высоким содержанием линолевой кислоты, что указывает характеристики жарки высокоолеинового на TO, ЧТО подсолнечного масла определялись, прежде всего, количеством линолевой кислоты, а состав токоферолов масла не имеет существенного влияния.

В исследовании, проведенном в ЮАР, установлено, что высокоолеиновое подсолнечное масло было самым стабильным из трех

типов масла со средним индексом стабильности масла (OSI) в 8,15 ч, за которым следовало среднеолеиновое масло (4,10 ч) и традиционное подсолнечное масло (2,70 ч) (Van der Merwe *et al.*, 2012).

1.8 Селекция подсолнечника на качество масла

Во ВНИИМК проведен ряд исследований по изучению состава жирных кислот семян сортов-популяций подсолнечника, установлено наличие растений с различным жирно-кислотным профилем. В результате, сделан вывод о том, что все изученные сорта-популяции подсолнечника селекции ВНИИМК гетерогенны по содержанию жирных кислот, а также о эффективного отбора генотипов и создания сортов с возможности измененным качеством масла семян (Пустовойт и др., 1980; Харченко, 1979, 1984). Для решения проблемы целенаправленного отбора наследственных изменений качества масла сортов подсолнечника был разработан метод «прижизненного» анализа жирно-кислотного профиля в запасающей части зародыша последующим посевом части семени сочетании самоопылением полученных из них растений, а в следующих поколениях групповым опылением отобранных биотипов (Харченко и др., 1976). Благодаря использованию данного метода возможно в течение нескольких лет выделить из сортов-популяций биотипы с измененным соотношением жирных кислот (Харченко и др., 1979; Харченко, 1984). С использованием метода направленного отбора растений на качество масла и переопыления потомств выделили из сорта Передовик отдельные биотипы с содержанием олеиновой кислоты 74 %, линолевой – 72 %, пальмитиновой – 9,0 % и стеариновой – 18 %. В результате трехлетнего отбора с использованием этого материала были получены семьи с концентрацией олеиновой кислоты 76,7 и 78,7 % (Пустовойт и др., 1980).

Солдатов К. И. внёс ключевой вклад в селекцию подсолнечника на качество масла. В 1976 г. на VII Международной конференции по

подсолнечнику было сделано сообщение о первом в мировой селекционной практике сорте подсолнечника Первенец с содержанием олеиновой кислоты 70-75 % в масле семян (Солдатов и др., 1976; Харченко и др., 1976). Используя химический мутагенез, К. И. Солдатов и Л. Н. Харченко создали сорт Первенец, который послужил источником гена высокого содержания олеиновой кислоты для селекционеров во всем мире. Позже были получены и другие гибриды с аналогичным качеством масла Краснодарский-885 и Краснодарский-906 (Шмыгля, 1993). Однако они не получили широкого применения в селекции. Эти гибриды содержали около 72-75 % олеиновой кислоты, что по современной классификации относится к среднеолеиновому подсолнечному маслу (mid-oleic, 43-72 % $C_{18:1}$ по международному стандарту CODEX Stan 210). При свободном опылении растений сорта Первенец значение олеиновой кислоты снижалось на 6-9 %, а в некоторые годы до 16 %. Для сорта Первенец была впервые установлена положительная между стеариновой И концентрация линолевой кислотой (0.61) и значительная отрицательная между пальмитиновой и олеиновой (-0,73), чего не наблюдали у стандартного сорта ВНИИМК 8931 (Харченко, 1984).

В июле 1995 г. Национальная ассоциация подсолнечника (NSA) США решила принять новый тренд в селекции подсолнечника, направленный на увеличение олеиновой и уменьшение линолевой кислоты в масле (Kleingartner, 2002). В 1998 г. в США на рынке появляются новые гибриды подсолнечника, называемые NuSun, позволяющие получать пищевое масло, в котором содержание олеиновой кислоты выше, чем в обычном подсолнечном масле, и достигает около 65 % (Hardin, 1998). Под посевами гибридов подобного типа (NuSun) в США занято более 80 % от общей площади.

В генетической коллекции USDA, США зарегистрированы четыре среднеолеиновые линии HA421, HA422, HA423 и HA424 (Miller *et al.*, 2002).

В лаборатории генетики ВНИИМК из образца К2210 коллекции ВИР путем индивидуального отбора и самоопыления выделена инбредная линия ЛГ27, обладающая среднеолеиновым фенотипом (около 67 % C_{18:1}) и не

имеющая ген Ol. Признак повышенного содержания олеиновой кислоты линии ЛГ27 находится под контролем рецессивного аллеля ol (Demurin et al., 2000). В реципрокных скрещиваниях линии ЛГ27 с обычной линией ВК580 изучаемый признак подвергался сильному материнскому эффекту (Демурин и др., 2011).

Demurin *et al.* (2008) изучили скрещивания между семью инбредными линиями с разными параметрами качества масла. Кроме того, масло, полученное из семядолей линии LG27, имело более высокое содержание олеиновой кислоты, чем полученное из геммул зародышей.

В генетической коллекции ВНИИМК имеются три высокоолеиновые линии ВК508, ВК867 и ЛГ26, две среднеолеиновые линии ЛГ27 и ВК805, однако последняя несет мутацию Ol, но обладает средним содержаним олеиновой кислоты за счет высокого значения пальмитиновой (Demurin $et\ al.$, 2011).

Анализируя гибриды с измененным составом жирных кислот, можно с уверенностью сказать, что основные успехи были сделаны в развитии высокоолеиновых гибридов. Большое количество высокоолеиновых генотипов было создано в нескольких селекционных центрах в различных частях мира. В 1998 г. включен в Государственный реестр селекционных достижений и допущен к использованию высокоолеиновый сорт Круиз (Бородин, 1999). В 90-е гг. ХХ века был создан трехлинейный гибрид Кубанский 341 со среднеолеиновым типом масла за счет использования высокоолеиновой линии ВК464 (Бочковой, 1993). В Госреестре РФ зарегистрированы 26 высокоолеиновых гибрида подсолнечника, в том числе Гермес и Окси (Государственный реестр.., 2017).

Гибрид Окси был разработан во ВНИИМК, г. Краснодар и зарегистрирован в Госреестре в 2014 г. Межлинейный гибрид подсолнечника Окси был создан от скрещивания линий ВК876А×ВК195 (мутации Ol, tph_1 , tph_2 , tph_3). Этот гибрид обладает приемлемым потенциалом урожайности семян около 3 т/га, устойчивостью к расам заразихи A-E, толерантен к

фомопсису. Содержание масла в семенах составляет в среднем 48 % (Демурин и др., 2012; Demurin *et al.*, 2016).

Ряд селекционных компаний предлагают среднеолеиновые гибриды. Например, Dow Seeds — 3 гибрида (8Н27ОКЛДМ, 8Н358КЛДМ и 8Н421КЛДМ); Агроплазма — 3 гибрида (Вперёд, АП333 и Орфей) (Государственный реестр..., 2017). Во всех вышеуказанных генотипах использована мутация высокоолеиновости *Ol*.

1.9 Жирно-кислотный профиль масла семян диких видов подсолнечника

Многочисленные исследования проведены с целью оценки семян диких видов подсолнечника по содержанию основных жирных кислот: пальмитиновой, стеариновой, олеиновой и линолевой кислот.

Концентрация линолевой кислоты выше среднего (> 700 г/кг) была зарегистрированы в однолетних видах *H. exilis* (778 г/кг), *H. debilis* ssp. *tardiflorus* (776 г/кг), *H. petiolaris* (800 г/кг), *H. annuus* (797 г/кг), *H. bolanderi* (700 г/кг) и *H. porteri* (820 г/кг) (De Haro *et al.*, 1991; Dorrell *et al.*, 1978; Seiler, 1985; Seiler *et al.*, 1999; Christov, 2008). *Helianthus anomalus* является редким эндемичным видом, концентрация линолевой кислоты в популяциях этого вида приближается к 700 г/кг, необычно высокую концентрацию для вида, произрастающего в пустынном климате. В отличие от этого, сопутствующий вид, *H. deserticola* имел концентрацию линолевой кислоты только 542 г/кг (Seiler, 2007).

Средняя концентрация линолевой кислоты в *H. porteri* 817 г/кг является самым высоким значением, зарегистрированным для диких видов подсолнечника. Насыщенные пальмитиновые и стеариновые жирные кислоты в *H. porteri* составляют 88 г/кг, что примерно на 30 % меньше, чем в обычном подсолнечном масле — 120 г/кг (Seiler *et al.*, 2010).

Концентрация линолевой кислоты, превышающая 700 г/кг, широко распространена в многолетних диких видах, 25 видов имеют содержание между 700 и 770 г/кг. Популяции *H. maximiliani*, *H. rigidus* (= pauciflorus), *H. giganteus*, *H. hirsutus* и *H. eggertii* имели концентрацию линолевой кислоты 800 г/кг и более (Dorrell *et al.*, 1978; Christov, 2008). Две популяции *H. verticillatus* имели среднее содержание линолевой кислоты 750 г/кг, а олеиновой – 138 г/кг (Seiler *et al.*, 2008).

В диком подсолнечнике, концентрация олеиновой отрицательно связана с содержанием линолевой кислоты (r = -0,98). Известно также, что в диких видах, содержание олеиновой кислоты зависит от минимальной температуры и солнечной радиации (Seiler, 1986). Дикие виды рода *Helianthus* и культурный подсолнечник одинаково реагируют на факторы окружающей среды. Самые высокие концентрации олеиновой кислоты наблюдались в однолетних *H. argophyllus* (366-475 г/кг), *H. annuus* (463 г/кг) и *H. praecox* ssp. *runyonii* (410 г/кг), а самые низкие значения наблюдались в однолетнем *H. porteri* 65 г/кг и многолетнем *H. radula* 93 г/кг (Thompson *et al.*, 1981; De Haro *et al.*, 1991; Seiler *et al.*, 2008). На сегодняшний день потенциальные источники высокой концентрации олеиновой кислоты не были выявлены в диких видах.

Пониженные концентрации предельных жирных кислот на 50 % ниже, чем в масле культурного подсолнечника, были обнаружены в популяции дикого *Н. аппии* (Seiler, 2002). Популяция *Н. pauciflorus* идентифицирована с 45 г/кг пальмитиновой и 23 г/кг стеариновой кислот, в сумме 68 г/кг насыщенных жиров (Seiler, 2004; Christov, 1996). У вида *Н. porteri* количество пальмитиновой и стеариновой кислот 55,8 г/кг и 32,1 г/кг, соответственно (Seiler *et al.*, 2008). Высокое значение пальмитиновой кислоты найдено в видах *Н. decapetalus* 103 г/кг (Christov, 1996), *Н. pumilus* 10,2 % (Seiler, 1994) и более 111 г/кг в одной популяции *Н. hirsutus* и *Н. divaricatus* (Ruso *et al.*, 1996). Наибольшая концентрация стеариновой

кислоты, описанная в диких видах, отмечена в популяции *H. annuus* 101 г/кг (Christov, 1996).

Значительные различия, наблюдаемые у многих видов, могут быть использованы для дальнейшего отбора. Интрогрессия генов диких видов в культурный подсолнечник не должна изменять реакцию содержания жирных кислот на окружающую среду, так как это явление, очевидно, подчиняется одинаковым биохимическим закономерностям.

2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в г. Краснодар на базе Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр «Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур имени В. С. Пустовойта», в лаборатории генетики отдела подсолнечника в период 2012-2018 гг.

2.1 Почвенно-климатические особенности проведения опытов

Почвенный покров ВНИИМК опытных полей представлен слабогумусными выщелоченными сверхмощными легкоглинистыми чернозёмами. Гумусный горизонт распространяется 150-180 см. ДО Содержание гумуса в верхнем горизонте A_{π} около 3,7-3,8 %, а на глубине 150-200 cм – 0,6-1,3 % (Вальков, 1996; Система земледелия, 2015). Структура почвы в пахотном горизонте - комковатая, в подпахотном - комковатозернистая (Слюсарев, 2013). Выщелоченный чернозём имеет высокую водопроницаемость, гигроскопичность и низкую влагоемкость (в пахотном слое почвы – 30,4 %). Запасы продуктивной влаги составляют 251-298 мм. Максимальная гигроскопичность гумусового горизонта почвы составляет 10,3-11,2 % (Блажний, 1971; Терпелец, 2010). Влажность завядания повышается вниз от горизонта и составляет 11-12,5 % (Онищенко, 2013).

В соответствии с агроклиматическим районированием Краснодарского края территория опытных полей ВНИИМК находится в третьем агроклиматическом районе. Район относится к умерено-влажному, средняя сумма осадков за год — 643 мм, коэффициент увлажнения — 0,3-0,4 (Атлас Краснодарского ..., 1996). За период вегетации подсолнечника выпадает около 370 мм осадков.

Средняя годовая температура воздуха составляет +11,3 °C на метеостанции «Круглик» в г. Краснодар, наименьшие значения отмечены в

январе -2,6 °C, наивысшие – в июле +23,3 °C. Сумма положительных температур воздуха достигает 4000-4050 °C. Температуры выше 10 °C суммарно равны 3600 °C (Агроклиматические ресурсы ..., 1975; Климат Краснодара, 1990; Зеленцов, 2006). Зима малоснежная с частыми оттепелями.

В г. Краснодар наиболее часто зарегистрированы: восточный (22 %), северо-восточный (20 %), западный (15 %) и юго-западный (15 %) ветра. В году около 15 дней с сильным ветром (Климат Краснодара, 1990). Практически ежегодно регистрируются засухи и суховеи (50-75 дней в году). (Агроклиматические ресурсы ..., 1975).

По данным А.Б. Дьякова и др. (2013) оптимальной агроэкологической зоной для подсолнечника является зона с климатической нормой осадков около 600 мм в год, расположенной по правобережью р. Кубань на выщелоченных и слабовыщелоченных черноземах.

Для роста и развития растения подсолнечника главным лимитирующим фактором в условиях Краснодарского края является влагообеспеченность. Не редко в период прорастания семян наблюдается дефицит осадков, так в 2013-2014 гг. в апреле сумма осадков была ниже на 60 %. В 2015 г. в сентябре выпало 2,5 нормы осадков, по данным метеостанции Круглик, г. Краснодар, что могло существенно снизить качество семян (рис. 1). Среднее годовое количество осадков в период проведения полевых опытов превышало среднюю многолетнюю норму и составило в 2013 – 697 мм, 2014 – 658 мм, 2015 – 797,3 мм.

Средняя температура воздуха в течение года в период проведения экспериментов находились в пределах 13,3-13,8 °C, что выше климатической нормы на 2-2,5 °C. Одним из важнейших факторов, оказывающих влияние на накопление жирных кислот у подсолнечника, является температура на налив семян (июль-август). Среднесуточная температура воздуха в эти месяцы в 2012-2015 гг. превышала климатическую норму на 0,1-1,9 °C по данным метеостанции Круглик, г. Краснодар (рис. 2).

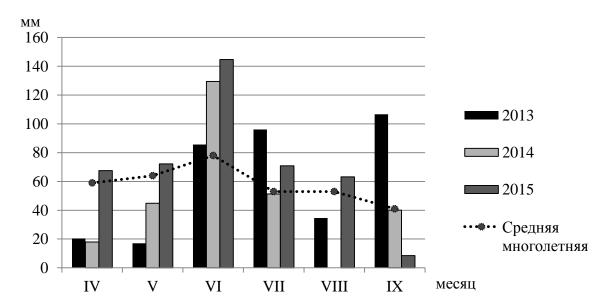


Рисунок 1 — Суммарное количество осадков в период вегетации подсолнечника в 2013-2015 гг.

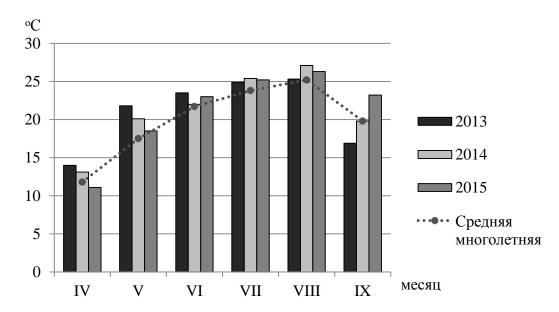


Рисунок 2 — Среднесуточная температура воздуха в период вегетации подсолнечника в 2013-2015 гг.

Таким образом, агроклиматические условия, сложившиеся в период проведения исследований можно считать удовлетворительными для получения достоверных результатов.

2.2 Материал и методы исследования

Всего в работе использовали 118 образцов подсолнечника различного происхождения, в том числе 21 генотип с различным жирно-кислотным профилем:

- селекционные линии ВНИИМК ВК195, ВК580, ВК508, ВК541, ВК678, ВК850, ВК876, ВК680;
 - линии генетической коллекции ВНИИМК ЛГ26, ЛГ27, ЛГ28;
 - линии коллекции подсолнечника ВИР К235, К824;
- линии USDA, США, г. Фарго HA413, RHA416, HA421, HA422, HA424, RHA435;
 - линии INRA, г. Монпелье, Франция RIL100, 83HR4.

Исследования проводили с использованием полевых и лабораторных методов.

Опытные посевы находились на полях селекционного севооборота ВНИИМК. В период с 2013 по 2015 гг. предшественником подсолнечника была озимая пшеница. После уборки урожая озимой пшеницы проводилось дискование стерни, в осенний период — вспашка. Весной проводили выравнивание почвы, предпосевную культивацию осуществляли в период прорастания однолетних сорных растений, одновременно вносился почвенный гербицид трефлан.

Посев подсолнечника на опытных делянках проводили с помощью ручных сажалок по традиционной схеме. В одно гнездо помещали 2-5 семян. Образцы сеяли на 1-4 рядных делянках по 25 гнезд в каждом ряду. После прорывки оставляли одно растение в гнезде при расстановке 70 × 35 см (Доспехов, 1985). На протяжении периода вегетации подсолнечника проводили две междурядных культивации и регулярные ручные прополки.

В полевых условиях растения, отобранные для исследований, принудительно самоопыляли, в случае необходимости проводили гибридизацию по стандартной методике. Корзинки изолировали в фазе

появления краевых цветков из-под обертки изоляторами из материала «Агроспанбонд». Каждое растение маркировали этикеткой, в которой отмечали номер делянки, дату начала цветения, и морфологические особенности растения. Принудительное самоопыление корзинок проводили раз в два дня.

Гибридизацию осуществляли с использованием ЦМС-форм и ручной кастрации. В утренние часы в течение периода цветения растения с помощью пинцета удаляли пыльники из раскрывшихся трубчатых цветков. Руки и пинцет тщательно ополаскивали водой после кастрации каждой корзинки. Пыльцу отцовских растений собирали в бумажные конверты, и при необходимости хранили при + 5 °C в холодильнике. Наносили пыльцу на рыльца пестиков материнских растений с использованием листочков обертки. Следующие поколения получали самоопылением соответствующих растений предыдущих генераций (Гундаев, 1971).

Для изучения морфологических и фенологических особенностей линий подсолнечника с различным жирно-кислотным составом масла семян, в 2013-2014 гг. для каждого генотипа на 10 типичных растениях фиксировали высоту, число листьев, диаметр корзинки. Всего изучали 42 признака гипокотиля (наличие и интенсивность антоциановой окраски, опушение), листа (размер, окраска, зубчатость, пузырчатость, форма поперечного сечения, форма верхушки, размер ушек, наличие боковых крыльевидных сегментов, угол между самыми нижними боковыми жилками, высота относительно прикрепления черешка), кончика пластинки цветка (расположение, плотность, форма, длина и окраска язычковых цветков, окраска трубчатого цветка, наличие и интенсивность антоциановой окраски, образование пыльцы), листочков обертки (форма, длина, окраска, положение по отношению к корзинке), стебля (высота, наличие ветвления и его тип), корзинки (размер и форма семенной стороны) и семянки (размер, форма, толщина относительно ширины, окраска, полоски и их окраска, наличие пятен на семенной кожуре) по методике проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность сорта, утвержденной Госсорткомиссией от 11 июля 2011 г.

Для получения семян F_3 , семена F_2 , после определения состава жирных кислот в масле в 1/3 части семядолей, были отдельно высеяны в поле. Каждое растение F_2 изолировали, провели самоопыление, зафиксировали дату цветения и морфологическое данные при необходимости.

Каждую корзинку обмолачивали отдельно в индивидуальный изолятор, в который также помещали этикетку с растения. В лаборатории ворох перебирали, чистые семена помещали в индивидуальный бумажный пакет, на который переносили всю информацию с полевой этикетки. Для определения масличности, лузжистости, массы 1000 семян, содержания свободных жирных кислот в масле собирали семена от свободно цветущих растений в отдельный изолятор с каждой делянки.

В отделе физических методов исследований ФГБНУ «ФНЦ «ВНИИМК» на ЯМР-анализаторе АМВ-1006М оценивали масличность семян. Лузжистость и массу 1000 семян определяли по стандартным методикам (ГОСТ 10855-64 и ГОСТ 12042-80, соответственно).

Анализ жирно-кислотного профиля масла семян проводили с помощью газо-жидкостной хроматографии метиловых эфиров жирных кислот на приборе Хром-5 с пламенно ионизационным детектором, интегрированным с АЦП и компьютерной программой Хроматэк Аналитик 2.5 по методике принятой во ВНИИМК. Для анализа жирно-кислотного состава отдельные очищенные от лузги семена или 1/3 часть семядолей (метода половинок семян) помещали в пробирку, добавляли 20-30 мг Na₂SO₄, содержимое измельчали с помощью стеклянной палочки, после чего приливали 0,2 мл раствора КОН(3N) в метаноле, 1 мл гексана. Пробирки выдерживали при комнатной температуре 2 часа, периодически встряхивая. После приливали 0,2 мл воды, содержимое в пробирке центрифугировали в течение 4 мин на скорости 3000 оборотов, и отбирали верхний гексановый слой с метиловыми эфирами жирных кислот. Растворитель выпаривался под вентилятором.

Для определения состава жирных кислот пробах В средних использовали по 10-50 семян. Семена измельчали с помощью пестика, навеску помещали в пробирку, добавляли 2 мл гексана, выдерживали пробирки, периодически встряхивая, при комнатной температуре 2 часа. После чего отбирали 1 мг гексанового слоя, добавляли 0,5 мл раствора КОН(3N) в метаноле и 0,5 мл гексана, и выдерживали пробирки при комнатной температуре 30 мин. Затем приливали 0,5 мл воды. Содержимое пробирки центрифугировали в течение 4 мин на скорости 3000 оборотов, и отбирали верхний гексановый слой с метиловыми эфирами жирных кислот. растворяли Растворитель упаривали под вентилятором, остаток определенном объеме гексана и вводили в хроматограф с помощью микрошприца. Условия хроматографирования: температура термостата колонки 184 °C; расход азота, как газа-носителя – 30 мл/мин, водорода – 25 мл/мин; стеклянная колонка длиной 1,5 м и диаметром 3 мм; жидкая фаза – (15%)этиленгликольсукцинат на твёрдом носителе Хроматон-N дисперсностью 0,1 мм. Всего за 2013-2015 гг. проанализировано около 2100 проб.

Хроматографический анализ 12 жирных кислот в масле семян подсолнечника проводили также на газовом хроматографе «Хроматэк-Кристалл 5000» с автоматическим дозатором ДАЖ-2М на капиллярной колонке SolGelWax 30 м × 0,25 мм × 0,5 мкм в потоке газа носителя – гелия, со скоростью 25 см/с, при программировании температуры в пределах 185-230 °С. Получение метиловых эфиров и их хроматографирование выполняли в соответствии с нормативными методами (ГОСТ Р 51483-99, ГОСТ Р 51486-99). Образец семян подсолнечника (4-5 г, 50-60 шт.) измельчали на кофемолке, тщательно перемешивали и отбирали 0,5 г навески на экстракцию в 4 мл гексана. Затем отбирали 2 мл мисцеллы для метилирования по методике описанной выше.

В лабораторных условиях изучали разнокачественность частей целого семени по содержанию олеиновой кислоты у четырех инбредных линий. Для

этого отдельные семянки были очищены от лузги, и зародыш семени разделен на геммулу, среднюю и дистальную часть семядолей, которые анализировались отдельно (рис. 3).



Рисунок 3 — Нарезание семени на примере линии ЛГ27 (1 — геммула, 2 — средняя часть семядолей, 3 — дистальная часть семядолей)

Для анализа состава жирных кислот использовали средние пробы отдельных частей семени (25 штук), использовали навеску 20 г. Анализ выполняли в трехкратной повторности.

Обработку хроматограмм выполняли с помощью компьютерной программы Хроматэк Аналитик 2.5. Вычисление процентного содержания каждой жирной кислоты проводили в мануальном режиме.

Оценка оксистабильности выполнена с помощью ранцимат-теста при температуре 120 °C на приборе Rancimat 743. Этот метод позволяет быстро и точно определить устойчивость масел к окислению (окислительной стабильности), также известной как Индекс стабильности масла (ИСМ). Для исследования использовали навеску масел 3 г. Опыт выполняли в двукратной повторности.

Значение материнского эффекта и степени доминирования признака среднеолеиновости рассчитывали по формуле, разработанной К. Мазером и Дж. Джинксом (1985), как отношение h/d, где h – отклонение фенотипа F_1 от среднего (m) между ранжированными родителями P_1 и P_2 , а d – половина

разности между родителями P_1 и P_2 или модуль разности любого родителя и m (рис. 4).

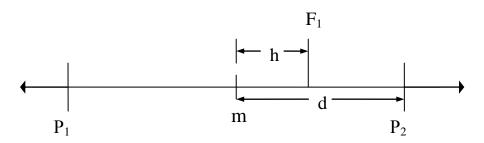


Рисунок 4 – Степень доминирования h/d

Значение наследуемости определяли как квадрат коэффициента корреляции в ряду родитель-потомок (Рокитский, 1978).

С помощью χ^2 критерия Пирсона проверяли соответствие экспериментальных соотношений расщепления в поколениях теоретическим моделям (Орлова, 1991; Инге-Вечтомов, 2015).

Статистическую обработку проводили с помощью дисперсионного анализа, входящего в пакет StatSoft 6.0 STATISTICA и программы Excel.

3 ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОЛЛЕКЦИЯ ЛИНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА С РАЗЛИЧНЫМ СОСТАВОМ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В МАСЛЕ СЕМЯН

Генетическая коллекция подсолнечника ФГБНУ «ФНЦ «ВНИМК» содержит около 118 образцов, в том числе линии с различным жирно-кислотным составом масла семян.

3.1 Морфологическая характеристика линий генетической коллекции подсолнечника

Для изучения было отобрано 18 линий подсолнечника, различающихся по содержанию олеиновой кислоты в масле семян.

Результаты двухлетних (2013-2014 гг.) исследований морфологической характеристики линий подсолнечника объединили и обработали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа, позволяющего достоверно оценить долю влияния каждого фактора на проявление конкретного признака, а также их взаимодействие. Наибольшую долю влияния на изменчивость признаков оказывает генотип — 0,80, 0,66 и 0,62 для высоты, диаметра корзинки и числа листьев, соответственно (табл. 2). Условия года влияют также достоверно, но значительно слабее. Взаимодействие факторов год × генотип также вносит небольшой вклад в изменчивость.

Так как достоверность влияния генотипической составляющей не отражает различие конкретными между линиями, И вследствие вклада незначительного условий общую года В изменчивость морфологических признаков инбредных линий, мы сочли возможным объединить выборки по годам.

Таблица 2 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа ВНИИМК, Краснодар, 2013-2014 гг.

Фактор	SS	Степени свободы	MS	F	p	Доля влияния фактора
		Высот	га растени	ІЯ		
Генотип	210931	17	12408	197,65	0	0,8
Год	8106	1	8106	129,12	0	0,06
Генотип × Год	8643	17	508	8,1	0	0,06
Внутригрупповой	20089	320	63	-	1	0,08
		Диаме	гр корзин	ки		
Генотип	3836,04	17	225,65	104,23	0	0,66
Год	44,8	1	44,8	20,69	0	0,01
Генотип × Год	600,21	17	35,31	16,31	0	0,2
Внутригрупповой	692,76	320	2,16	-	-	0,13
		Числ	о листьев	3		
Генотип	4098,2	17	241,1	62,34	0	0,62
Год	180,6	1	180,6	46,7	0	0,05
Генотип × Год	479,5	17	28,2	7,29	0	0,13
Внутригрупповой	1237,5	320	3,9	-	-	0,2

SS- общая сумма квадратов, MS- средний квадрат, F- эмпирический критерий Фишера, p- вероятность H_0

Величины коэффициента вариации каждого признака в среднем около 8-13 %, что свидетельствует об однородности и константности линий подсолнечника (табл. 3). При этом биометрические признаки некоторых линий, например ЛГ26, К235, ВК876 и ВК580, варьируют менее чем у других генотипов.

В генетической коллекции по содержанию олеиновой кислоты имеются линии с высотой от 77 до 167 см (низкорослые — K824, 83HR4; высокорослые — ЛГ27, ЛГ26, RHA345). Число листьев на одном растении колеблется от 20 до 33 (наименее облиственна линия BK850, наиболее — линия HA413). Диаметр корзинки наибольший у однокорзиночных линий (от 24 см у линии HA413 до 14 см у линии BK678), наименьший у ветвистых линий (от 12 см у линии K235 до 17 см у линии RIL100).

Таблица 3 — Средние значения и коэффициенты вариации морфологических признаков линий подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, 2013-2014 гг.

Генотип	Высота растения,	CV, %	Диаметр корзинки,	CV, %	Число листьев,	CV, %
Tenormi	см	C V , 70	см	C V , 70	шт.	C V , 70
83HR4	77	12	14	14	22	8
K824	77	10	16	7	23	11
BK850	86	10	13	7	20	9
BK680	101	13	20	10	29	10
BK541	112	10	22	8	30	7
BK876	116	8	15	8	29	6
RHA416	119	7	14	15	23	9
BK580 (St)	123	8	14	6	28	8
K235	125	8	12	9	26	8
BK678	126	9	14	15	28	5
HA413	129	9	24	15	33	11
BK195	129	10	13	23	31	5
RIL100	131	5	17	8	30	10
BK508	142	6	13	6	29	10
ЛГ28	145	8	19	21	30	10
RHA345	146	5	15	7	28	11
ЛГ26	150	4	19	6	26	4
ЛГ27	167	8	18	9	28	8
HCP ₀₅	8		2		3	

Кроме того, на основании описания линий по методике проведения испытаний отличимость, однородность стабильность на И сорта, утвержденной Госсорткомиссией, можно сделать вывод о том, что линии генетической коллекции по комплексу морфологических признаков имеют существенные различия. Отмечены линии с антоцианновой окраской гипокотиля. Линии разнятся по размеру, окраске и форме листа, наличию пузырчатости. В генетической коллекции содержатся образцы с различной цветков формой язычковых (узкояйцевидные, веретенообразные, широкояйцевидные) и окраской язычковых и трубчатых цветков (желтые и оранжевые). Девять линий имеют антоциановую окраску рыльца пестика. Десять линий являются ветвистыми и имеют маленькие корзинки. Однокорзиночные образцы характеризуются различным размером корзинки от средней до большой. В коллекции имеются линии с различным размером семян: маленькие, средние и большие (ВК541 и ЛГ27) и формой (узкояйцевидные и широкояйцевидные). 14 линий имеют черные семена, две линии — серые, две линии — белые и одна линия — светло-коричневые (прил. 6).

3.2 Основные показатели семян линий генетической коллекции подсолнечника

Оценка селекционноценных показателей семян инбредных линий включала определение масличности, лузжистости, массы 1000 семян (табл. 4). Масличность изучаемых линий отличается широким интервалом значений: от 24 в образце К235 до 45 % в селекционных линиях ВК580 и ВК508. Подобный размах значений наблюдали в опыте по лузжистости: от 20 % в ВК195 до 50 % в К235. Коэффициент корреляции составляет -0,91, что показывает сильную отрицательную связь между данными признаками. По массе 1000 семян лидирует ЛГ27 (81 г), наименьшая масса в RHA416 (19 г). Кислотное число масла семян всех линий было низким – до 2 мг КОН/г.

Генетическая коллекция подсолнечника по признаку содержания олеиновой кислоты в семенах включает 18 константных линий и делится на пять генетически контролируемых фенотипических классов (табл. 4): низкоолеинового (22-29 %), обычного (30-40 %), повышенноолеинового (41-54 %), среднеолеинового (55-75 %), высокоолеинового (86-93 %).

Результаты двухлетних исследований содержания олеиновой кислоты в семенах линий RHA416, ВК678, ЛГ27 и ЛГ26 показали, что наибольшую долю влияния в изменчивости этого признака имеет генотип – 0,94 (табл. 5). Условия года и взаимодействие факторов генотип × год влияют также достоверно, но значительно слабее.

Таблица 4 — Жирно-кислотный профиль, масличность, лузжистость и масса 1000 семян линий подсолнечника коллекции

ВНИИМК, Краснодар, 2013-2014 гг.

Генотип	Содерж	ание жир	ных кисл	от, %	Масличность,	Лузжистость, %	Macca 1000
	$C_{16:0} / C_{16:1}$	$C_{18:0}$	C _{18:1}	C _{18:2}	70	70	семян, г
BK850	20,7/3,9*	1,6	15,2	58,6	38	27	37
RHA416	6,9	2,2	22,9	68,0	41	28	19
83HR4	7,5	2,8	25,1	64,6	37	28	55
HA413	5,4	3,8	27,7	63,0	36	30	41
BK580 (St)	5,6	2,9	28,2	63,3	45	26	37
ЛГ28	7,7	1,7	29,3	61,3	32	38	44
RIL100	7,0	3,3	31,4	58,2	42	25	38
К824	5,5	5,4	33,5	55,6	33	30	53
К235	7,3	2,4	34,3	55,9	24	50	34
ВК678	5,7	5,1	47,3	41,9	37	27	62
ЛГ27	4,2	3,4	65,9	26,5	31	42	81
BK876	4,1	5,1	87,9	2,9	37	30	32
BK195	4,5	2,5	88,0	4,9	44	20	27
ЛГ26	4,7	4,7	88,2	2,4	31	37	56
RHA345	3,5	2,9	89,4	4,2	41	25	30
ВК680	3,4	3,5	90,5	2,6	40	26	40
BK541	3,6	2,2	90,9	3,3	42	28	49
BK508	2,7	1,9	93,2	2,3	45	24	39

^{* -} пальмитолеиновая кислота (C16:1), накапливающаяся у линий, содержащих мутацию р, и составляющая у обычных линий величину не более 0,5%

Таблица 5 — Результаты двухфакторного дисперсионного анализа содержания олеиновой кислоты у линий подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, 2013-2014 гг.

Фактор	SS	df	MS	F	p	Доля влияния фактора
Год	318,97	1	319,0	13,24	0	0,01
Генотип	77339,14	3	25779,7	1070,32	0	0,94
Генотип × Год	799,80	3	266,6	11,07	0	0,02
Внугригрупповой	3661,06	152	24,1	_	_	0,03

SS — общая сумма квадратов, df — степени свободы, MS — средний квадрат, F — эмпирический критерий Фишера, p — вероятность H_0

Хроматографический анализ содержания двенадцати жирных кислот в масле семян 100 образцов генколлекции подсолнечника показал, что общее

содержание четырех главных жирных кислот, а именно – пальмитиновой, стеариновой, олеиновой и линолевой, составило 96,32 % (прил. 7). Суммарное количество остальных восьми минорных кислот достигло значения 3,68 %. Высокие показатели коэффициента вариации по каждой кислоте от 15 до 84 % указывают на значительные различия между изученными генотипами (табл. 6).

Содержание миристиновой кислоты было около 0,02-0,1 %. Содержание ω-9 олеиновой кислоты находится в широких пределах от 16,34 до 88,66 %. При этом два образца (ВК464 и ЛГ26) относятся к высокоолеиновым. Только одна линия ЛГ27 с содержанием олеиновой кислоты около 65 %, не содержащая мутацию высокоолеиновости, входит в среднеолеиновый класс. С другой стороны, линия ВК805 также показывает среднеолеиновый фенотип, но как результат совместного действия мутаций высокопальмитиновости и высокоолеиновости.

Таблица 6 – Биометрические параметры варьирования (%) жирно-кислотного профиля масла в семенах 100 образцов генетической коллекции подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, 2016-2017 гг.

Жирная кислота		Среднее	Стандартная ошибка	min	max	CV, %
Миристиновая	C _{14:0}	0,06	0,002	0,02	0,1	29
Пальмитиновая	C _{16:0}	6,43	0,094	3,98	9,05	15
Пальмитолеиновая	C _{16:1}	0,12	0,006	0,04	0,37	47
Стеариновая	C _{18:0}	4,52	0,13	1,62	7,5	29
Олеиновая	C _{18:1}	38,05	1,135	16,34	88,66	30
Линолевая	C _{18:2}	47,32	1,071	3,13	68,55	23
Линоленовая	C _{18:3}	0,13	0,011	0,05	0,88	84
Арахиновая	C _{20:0}	0,36	0,009	0,11	0,6	26
Эйкозеновая	C _{20:1}	0,18	0,007	0,1	0,56	41
Бегеновая	C _{22:0}	1,34	0,041	0,76	2,56	30
Эруковая (изомер)	C _{22:1}	1,2	0,082	0,03	4,75	69
Лигноцериновая	C _{24:0}	0,29	0,006	0,17	0,46	19

Большой размах варьирования ω -6 линолевой кислоты составляет от 3,13 до 68,55 %. Интервал изменчивости ω -3 линоленовой кислоты от 0,05 до 0,88 % показывает низкие значения ее концентрации в масле. У линии $I_3BC_4ANN2165$ обнаружено достаточно высокое для подсолнечника содержание изомера эруковой кислоты около 5-6 %.

3.3 Характеристика среднеолеиновых линий подсолнечника из коллекции USDA, США

Полученные из США среднеолеиновые линии подсолнечника НА421, НА422 и НА424 были выращены и самоопылены в 2012 г. В качестве использовали линии генетической коллекции высокоолеиновую ЛГ26, среднеолеиновую ЛГ27 и низкоолеиновую ЛГ28. Средние значения признака в отдельных семенах в контрольных линиях соответствовали заявленным фенотипам ПО содержанию олеиновой кислоты – 89,1, 69,2 и 32,0 %. Интервал варьирования был при этом в пределах модификационной изменчивости от 7,5 до 17,0 % для отдельных корзинок, что говорит о гомозиготности инбредных линий ЛГ26, ЛГ27 и ЛГ28.

Семена самоопылённых корзинок американских линий НА421, НА422 и НА424 разделились на два типа по среднему значению олеиновой кислоты — высокоолеиновые (87,3 и 91,9 %) без расщепления в отдельных семенах и среднеолеиновые (69,3, 69,4 и 69,6 %) с большой изменчивостью в отдельных семенах от 47,4 до 87,6 %. В последнем случае размах варьирования превысил пределы модификационной изменчивости и составил от 31,7 до 40,2 %.

В 2013 г. были высеяны раздельно семена из высокоолеиновых константных корзинок и из расщепляющихся в пределах каждого генотипа, и вновь самоопылены (5-9 растений на делянке). В 2014 г. отобрали для посева 23 растения, характеризующихся высоким, средним и низким содержанием

олеиновой получения инбредных линий кислоты, ДЛЯ различных признаку. На каждой делянке фенотипических классов по данному изолировали по несколько растений. В 2015 г. полученные семена проанализировали на содержание жирных кислот в средних пробах семян. Потомства шести растений І2 с высоким содержанием олеиновой кислоты также были высокоолеиновыми. В потомстве растений со средним содержанием олеиновой кислоты (70-80 %) имеются растения двух фенотипических классов – высокоолеинового и среднеолеинового (прил. 8). Так, у линии НА424 установлено, что при самоопылении высокоолеиновых растений I_1 в поколениях I_2 и I_3 получали только высокоолеиновые сублинии. А при самоопылении среднеолеиновых I_1 установили разделение сублиний в I_3 на повышеноолеиновые и среднеолеиновые с содержанием олеиновой кислоты на уровне 48-75 % в средних пробах семян. (рис. 5).

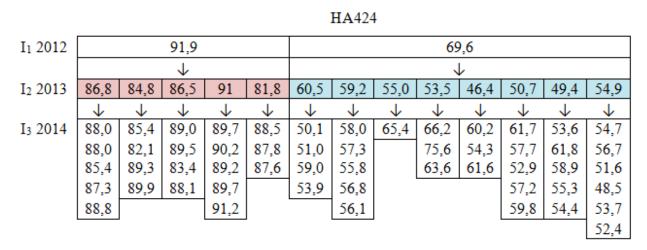


Рисунок 5 — Схема дизруптивного отбора сублиний подсолнечника НА424 по содержанию олеиновой кислоты (%) в средних пробах семянок (n = 50) самоопылённых корзинок

Кроме того, проведен анализ отдельных семянок самоопылённых корзинок растений со средним содержанием олеиновой кислоты, результаты которого представлены в таблице 7. Потомства девяти растений обладают большой изменчивостью в отдельных семенах от 19,8 до 87,9 % с

коэффициентом вариации 14-27 %. В отдельных семенах двух растений наблюдается содержание олеиновой кислоты около 60-87,9 % с коэффициентом вариации 9-11 %.

Следовательно, для линий НА421, НА422 и НА424 обнаружена генотипическая разнородность, связанная с наличием, как гомозиготных высокоолеиновых генотипов, так и гетерозиготных расщепляющихся инбредных потомств. Полученные результаты по средним значениям признака соответствуют данным американских исследователей, создавших линии НА421, НА422 и НА424. Однако полученные нами результаты указывают на гетерогенность этих линий по содержанию олеиновой кислоты.

Таблица 7 — Содержание олеиновой кислоты (%) в американских линиях подсолнечника НА424 и НА422 при анализе отдельных семянок самоопылённых корзинок I_3 , %

ВНИИМК, Краснодар, урожай 2013-2014 г., анализ 2015 г.

Генотип	Среднее	Стандартная ошибка	Интервал	min	max	CV, %
HA424, p. 1	52,4	4,56	55,3	19,8	75,1	27
HA424, p. 2	58,2	3,61	42,7	38,9	81,6	20
HA424, p. 3	58,7	3,92	39,9	31,7	71,6	21
HA424, p. 4	51,1	4,16	37,3	35,1	72,4	26
HA424, p. 5	62,5	3,35	39,6	46,2	85,8	17
HA424, p. 6	61,3	2,72	26,5	50,5	77,0	14
HA424, p. 7	78,3	2,82	27,3	60,0	87,3	11
HA424, p. 8	68,0	3,05	29,3	55,4	84,7	14
HA424, p. 9	52,2	3,97	50,9	29,6	80,5	24
HA422, p. 1	64,2	3,71	36,7	48,8	85,5	18
HA422, p. 2	79,3	2,20	19,6	68,3	87,9	9
ЛГ28	29,3	0,92	13,8	23,5	37,3	14
ЛГ27	66,1	0,54	22,5	53,7	76,2	6
ЛГ26	87,9	0,19	2,7	86,5	89,2	1

Фенотипическая среднеолеиновость смеси семян каждой из американских линий является совокупным значением при объединении высокоолеиновых, среднеолеиновых и обычных отдельных семян. Вероятно

в линиях НА421, НА422 и НА424 поддерживается гетерозиготное состояние мутации высокоолеиновости или присутствует супрессор этой мутации. Гомозиготного константного среднеолеинового фенотипа, характерного для линии ЛГ27, в американских линиях не обнаружено.

3.4 Осевой градиент содержания олеиновой кислоты

Для исследования явления осевого градиента содержания олеиновой кислоты отобрали четыре линии, относящиеся к различным дискретными фенотипическими классами по количеству олеиновой кислоты: низкоолеиновая ЛГ28 (30,6 %), повышенноолеиновая ВК678 (47,3 %) в пределах нормального фенотипа, среднеолеиновая ЛГ27 (67,4 %) и высокоолеиновая ЛГ26 (88,1 %).

Достоверное увеличение количества олеиновой кислоты от геммулы к средней части семядолей отмечено в ЛГ27, ВК678 и ЛГ28 (табл. 8). В то время как, между средней и дистальной частями указанных линий отличия были не существенными. С другой стороны, линия ЛГ26 не показала достоверных отличий по содержанию олеиновой кислоты в разных частях семени.

Таблица 8 — Содержание олеиновой кислоты в различных частях зародыша семени в инбредных линиях подсолнечника, %

ВНИИМК, Краснодар, 2013 г.

Генотип	Геммула	Средняя часть семядолей	Дистальная часть семядолей	HCP ₀₅
ЛГ28 (St)	28,7	34,2	30,6	3,7
ВК678	37,6	48,0	50,4	2,9
ЛГ27	52,9	65,9	65,9	4,6
ЛГ26	87,9	86,7	86,5	1,6

Различия в изучаемом градиенте прямо пропорциональны увеличению общего содержания олеиновой кислоты в семенах. В линии ЛГ27 содержание

олеиновой кислоты в семядолях возросло на 13 %, в ВК678 — на 12,8 %, а в $Л\Gamma 28$ — на 5,5 % (рис. 6).

Испанские ученые также обнаружили различия по содержанию олеиновой кислоты в различных частях зародыша семена в низкоолеиновой линии. Проведенные нами исследования подтвердили этот факт. В обычных и среднеолеиновых линиях наблюдается градиент по содержанию олеиновой кислоты между геммулой и семядолями, причем этот показатель растет с увеличением содержания олеиновой кислоты в целом семени.

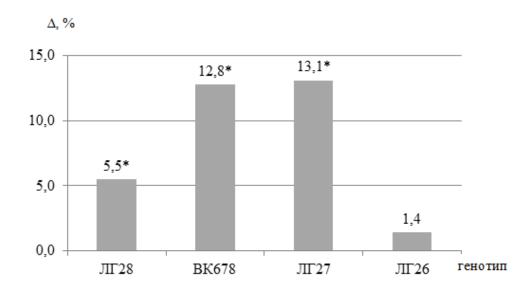


Рисунок 6 — Разница (Δ) между семядолями и геммулой по количеству олеиновой кислоты в семенах линий подсолнечника, * - p < 0,05

Феномен положительного осевого градиента количества олеиновой кислоты в зародыше линий подсолнечника от геммулы к семядолям, вероятно, связан с отрицательным градиентом диффузии кислорода в ткани семени. Известно, что молекулярный кислород, поступающий в цитоплазму клеток семян, — необходимый фактор в процессе десатурации олеиновой кислоты в линолевую (Garsia-Diaz *et al.*, 2002). Отсутствие различий в количестве олеиновой кислоты в разных частях семени в высокоолеиновой линии ЛГ26 связано с отсутствием реакции десатурации олеиновой кислоты в линолевую благодаря наличию мутации *Ol* (Garcés *et al.*, 1989).

4 НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА СРЕДНЕОЛЕИНОВОСТИ ЛИНИИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ КОЛЛЕКЦИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА ЛГ27

4.1 Наследование признака среднеолеиновости в F₁ и ВС₁

В полевых условиях 2013 г. получили реципрокные гибриды F_1 от скрещиваний линии ЛГ27 с линиями четырех фенотипических классов по содержанию олеиновой кислоты: низкоолеиновыми RHA416 и ЛГ28, обычной ВК580; повышеноолеиновой ВК678; высокоолеиновыми ЛГ26, ВК508 и RHA345 (рис. 7). В 2014 г. повторили реципрокные скрещивания с участием линий RHA416, ВК678 и ЛГ26.

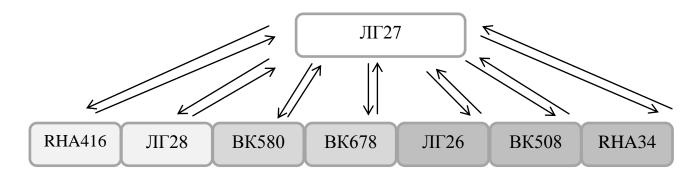


Рисунок 7 — Схема гибридизации линии ЛГ27 и линиями различных фенотипических классов по содержанию олеиновой кислоты в масле семян подсолнечника

Гибридизация ЛГ27 и RHA416 в F_1 показала достоверное отличие в реципрокных скрещиваниях по количеству олеиновой кислоты на 21,4 % (прил. 9-10). При этом отклонение реципрокных F_1 было направлено в сторону материнского фенотипа (табл. 9). Наследование исследуемого признака в F_1 характеризуется как промежуточное.

Для реципрокрых F_1 от скрещивания ЛГ27 и ВК678 установлена разница по количеству олеиновой кислоты 5,9 %. Значения F_1 также смещались в сторону материнской линии (табл. 9). Наследование признака среднеолеиновости в F_1 относилось к промежуточному типу.

В реципрокных F_1 от гибридизации ЛГ27 и ЛГ26 наблюдали ожидаемое доминирование мутации Ol. Кроме того, при использовании линии ЛГ27 в качестве материнской формы отмечено увеличение количества олеиновой кислоты в F_1 до 90 % (табл. 9).

Таблица 9 — Содержание олеиновой кислоты в масле семян реципрокных F_1 и родительских линий подсолнечника

ВНИИМК, г. Краснодар, 2013-2014 гг.

Генотип	Соде	ержание олеино	вой кислоты, %
Генотип	2013 г.	2014 г.	среднее за 2013-2014 гг.
RHA416	22,9	33,4	28,2
F ₁ RHA416 × ЛГ27	33,1	42,9	38,0
F_1 ЛГ27 × RHA416	56,1	62,6	59,4
ЛГ27	66,1	66,1	66,1
HCP ₀	2,6	3,2	-
BK678	47,3	48,3	47,8
F_1 ВК678 × ЛГ27	57,3	54,5	55,9
F_1 ЛГ27 × ВК678	62,0	61,5	61,8
ЛГ27	66,1	66,1	66,1
HCP ₀	3	3,5	-
ЛГ26	88,2	87,9	88,1
F_1 ЛГ26 × ЛГ27	85,0	86,5	85,8
F_1 ЛГ27 × ЛГ26	90,4	89,5	90,0
ЛГ27	66,1	66,1	66,1
HCP ₀	1,8	1,1	-

Наличие достоверных различий между показателями реципрокных F_1 говорит о материнском эффекте. Степень материнского эффекта признака среднеолеиновости линии ЛГ27, при оценке через соотношение h/d, изменяется от 0,48 до 0,79 при гибридизации с RHA416 и ВК678 (табл. 10). Это говорит о том, что материнский эффект линии ЛГ27 не полный (< 100 %) и отцовский генотип также имеет значение в наследовании изучаемого признака. Нанесение пыльцы высокоолеиновой ЛГ26 на ЛГ27 вызывает синергизм мутации высокоолеиновости и признака среднеолеиновости (h/d =

1,18), что проявляется в сверхдоминировании, т.е. превышении значения содержания олеиновой кислоты в гибриде F_1 по отношению к родительской линии ЛГ26.

Таблица 10 — Материнский эффект (h/d) в наследовании признака среднеолеиновости в F_1 в подсолнечнике

ВНИИМК, Краснодар, 2013-2014 гг.

Генотип	h/d					
	2013 г.	2014 г.	среднее за			
	2013 1.	20111.	2013-2014 гг.			
F_1 ЛГ27 × RHA416	0,54	0,79	0,67			
F_1 ЛГ27 × ВК678	0,56	0,48	0,52			
F_1 ЛГ27 × ЛГ26	1,2	1,15	1,18			

Также выполнен анализ жирно-кислотного состава полученных в полевых условиях 2014 г. беккроссных потомств BC_1 в скрещиваниях линии ЛГ27 с низкоолеиновой RHA416 и высокоолеиновой ЛГ26. Среднее значение содержания олеиновой кислоты (из 20 отдельных семян на корзинку) варьировало от 37,9 до 89,1 % (табл. 11).

При возвратном скрещивании линий RHA416 и ЛГ27 с реципрокными F_1 , в BC_1 наблюдаются достоверные отличия по содержанию олеиновой кислоты на 28 % у растений с разными беккроссными материнскими формами (между 1+2 и 3+4 по табл. 11). Однако, внутри беккроссных пар между реципрокными F_1 (между 1 и 2, а также между 3 и 4) отличий не обнаружено. При этом коэффициент h/d для линии ЛГ27 составляет, в среднем, 0,98 (табл. 12).

В поколении BC_1 от скрещивания линий ЛГ26 и ЛГ27 с реципрокными F_1 , установлены достоверные отличия по количеству олеиновой кислоты на 11 % у растений с разными беккроссными материнскими формами (между 5+6 и 7+8 по табл. 11). Однако, внутри беккроссных пар между реципрокными F_1 (между 5 и 6, а также между 7 и 8) отличий также не

обнаружено. При этом коэффициент h/d для линии ЛГ27 составляет, в среднем, 0,11 (табл. 12).

Таблица 11 — Содержание олеиновой кислоты в отдельных семенах родительских линий подсолнечника и поколении BC₁ (n=20), %

ВНИИМК, Краснодар, урожай 2013-2014 г., анализ 2015 г.

Генотип	Среднее	Стандартная ошибка	Интервал	min	max
RHA416	33,4	1,86	25,3	19	44,3
ЛГ27	66,1	0,54	22,5	53,7	76,2
1. RHA416 × F_1 (RHA416 × ЛГ27)	37,9	1,45	27,2	23,2	50,4
2. RHA416 × F_1 (ЛГ27 × RHA416)	36,7	1,14	19,8	26,2	46,1
3. $ЛГ27 \times F_1$ (RHA416 \times $ЛГ27$)	66,6	0,58	9,6	61,2	70,8
4. $ЛГ27 \times F_1$ ($ЛГ27 \times RHA416$)	64,8	1,32	24,1	47,1	71,2
HCP ₀₅	3,4				
ЛГ26	87,9	0,19	2,7	86,5	89,2
ЛГ27	66,1	0,54	22,5	53,7	76,2
5 ЛГ $26 \times F_1$ (ЛГ $26 \times$ ЛГ 27)	87,4	0,41	6,4	83,6	89,9
6. $ \Pi\Gamma 26 \times F_1 (\Pi\Gamma 27 \times \Pi\Gamma 26) $	89,1	0,18	3,0	87,6	90,7
7. $ \Pi\Gamma 27 \times F_1 (\Pi\Gamma 26 \times \Pi\Gamma 27) $	78,5	2,85	29,4	62,7	92,1
8. $Л\Gamma 27 \times F_1 (Л\Gamma 27 \times Л\Gamma 26)$	76,1	2,50	27,9	64,1	92
HCP ₀₅	3				

ЛГ26 возвратном скрещивании на все семена BC_1 высокоолеиновыми с небольшим размахом варьирования R (3,0 и 6,4 %), что подтверждает доминантный характер этого признака. В анализирующем скрещивании на ЛГ27, как и следовало ожидать, в ВС1 наблюдали расщепление высокоолеиновый фенотипическое на два класса И среднеолеиновый в интервале варьирования 27,9 и 29,4 % (табл. 11).

Таблица 12 — Наследование признака среднеолеиновости в семенах подсолнечника BC_1 при использовании ЛГ27 как материнской формы

ВНИИМК, Краснодар, урожай 2014 г., анализ 2015 г.

	Солоруганна оданнарай	h/d		
Генотип	Содержание олеиновой кислоты, %	по комбинации	среднее	
BC_1 (ЛГ27 × F_1 (RHA416 × ЛГ27))	66,7	1,03	0,98	
BC_1 (ЛГ27 × F_1 (ЛГ27 × RHA416))	64,8	0,92	0,98	
BC_1 (ЛГ27 × F_1 (ЛГ26 × ЛГ27))	78,5	0,14	0.11	
BC_1 (ЛГ27 × F_1 (ЛГ27 × ЛГ26))	76,1	0,08	0,11	

Следовательно, при наличии материнского эффекта в F_1 материнского наследования признака среднеолеиновости масла в семенах линии ЛГ27 в BC_1 не наблюдается.

4.2 Наследование признака среднеолеиновости в F₂ и F₃

По результатам, полученным при гибридизации линии ЛГ27 (66 %) с низкоолеиновой RHA416 (33 %), между реципрокными F_2 различий в характере расщепления по содержанию олеиновой кислоты в отдельных семенах не наблюдали (рис. 8 и 9). Это свидетельствует об отсутствии материнского наследования признака среднеолеиновости. Кроме того, для обеих комбинаций F_2 ЛГ27 × RHA416 и RHA416 × ЛГ27 отмечено появление семян в низкоолеиновых фенотипических классах от 10 до 20 %, отсутствующих у родителей, что говорит об отрицательной трансгрессии (прил. 11). Положительной трансгрессии не обнаружено.

Однопиковое распределение показателей F_2 , а также средние значения 52 и 49 % для комбинаций RHA416 \times ЛГ27 и ЛГ27 \times RHA416, соответственно, совпадающие со среднеродительским 50 % олеиновой кислоты, указывают на аддитивный характер наследования признака.

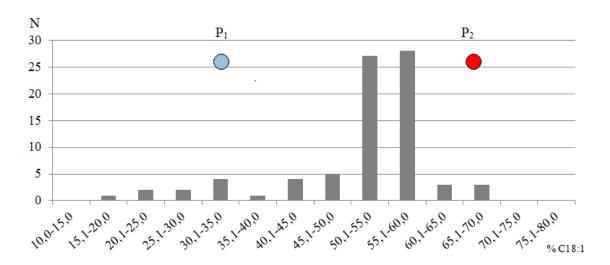


Рисунок 8 — Наследование в F_2 RHA416 × ЛГ27 содержания олеиновой кислоты в отдельных семенах подсолнечника (N = 80), 2014 г.

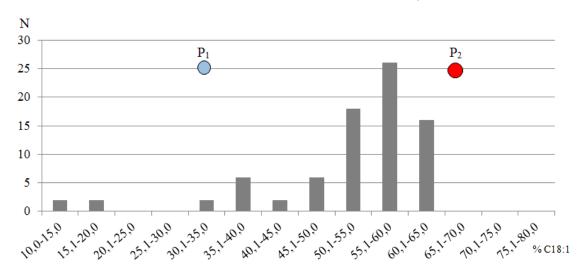


Рисунок 9 — Наследование в F_2 ЛГ27 × RHA416 содержания олеиновой кислоты в отдельных семенах подсолнечника (N = 80), 2014 г.

Реципрокные F_2 от скрещивания среднеолеиновой ЛГ27 с повышеноолеиновой ВК678 (48 %) имели сходный характер наследования признака (рис. 10 и 11). Это также говорит об отсутствии материнского наследования среднеолеиновости. В комбинации ЛГ27 \times ВК678 наблюдали отрицательную трансгрессию. Однопиковое распределение значений F_2 , а также средние 61 и 57 % для комбинаций ВК678 \times ЛГ27 и ЛГ27 \times ВК678, соответственно, совпадающие со среднеродительским 57 % олеиновой кислоты, также свидетельствуют об аддитивном эффекте.

Кроме того, появление в F_2 семян со среднеолеиновым фенотипом при объеме выборке 80 шт. говорит о его олигогенном контроле.

В реципрокных скрещиваниях F_2 среднеолеиновой ЛГ27 и высокоолеиновой ЛГ26 (88 %) наблюдали однотипные расщепления на два дискретных фенотипических класса – среднеолеиновый и высокоолеиновый (рис. 12 и 13). В комбинации F_2 ЛГ26 \times ЛГ27 расщепление достоверно соответствует соотношению 3:1 ($\chi^2 = 0.07$), т.е. наследованию доминантной мутации Ol. Во второй комбинации F_2 ЛГ27 \times ЛГ26 отмечена нехватка семян в высокоолеиновом классе (прил. 12). В обоих F_2 присутствует сверхдоминирование признака с коэффициентом h/d=1.2, что выражается в

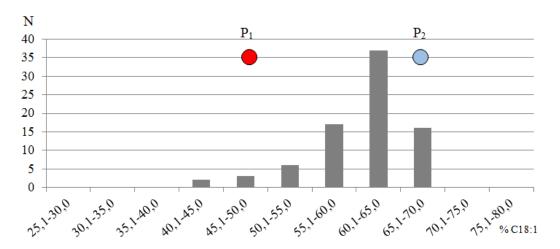


Рисунок 10 — Наследование в F_2 ВК678 × ЛГ27 содержания олеиновой кислоты в отдельных семенах подсолнечника (N = 80), 2014 г.

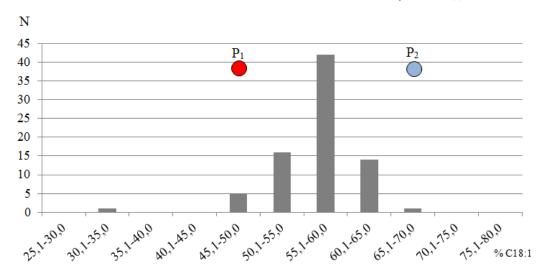


Рисунок 11 — Наследование в F_2 ЛГ27 × ВК678 содержания олеиновой кислоты в отдельных семенах подсолнечника (N=80), 2014 г.

положительной трансгрессии с появлением семян в т.н. супервысокоолеиновом фенотипическом классе от 90 до 95 %. Это связано, вероятно, с рекомбинационным объединением в F_2 генов высокоолеиновости и среднеолеиновости.

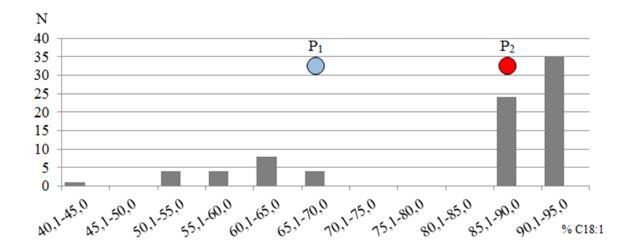


Рисунок 12 — Наследование в F_2 ЛГ26 × ЛГ27 содержания олеиновой кислоты в отдельных семенах подсолнечника (N = 80), 2014 г.

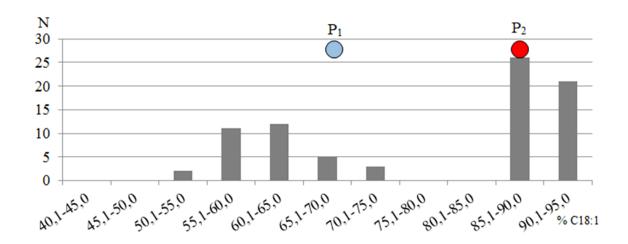


Рисунок 13 — Наследование в F_2 ЛГ27 × ЛГ26 содержания олеиновой кислоты в отдельных семенах подсолнечника (N = 80), 2014 г.

Хроматографический анализ жирно-кислотного профиля семян F_3 от реципрокных скрещиваний среднеолеиновой линии ЛГ27 с тремя линиями разных фенотипических классов показал, что в семенах F_3 от скрещивания с низкоолеиновой линией ЛГ28 наблюдается континуальное распределение,

без четкого разделения на два фенотипических класса с размахом варьирования около 27-30 % (табл. 13). В семенах F_3 от скрещивания с линией ВК678 отмечен аналогичный характер распределения с интервалом 19-27 %. В реципрокных F_3 от скрещивания ЛГ27 с высокоолеиновой ЛГ26 зафиксирована изменчивость без также четкого разделения на фенотипические классы. При этом в F_3 ЛГ27 × ЛГ26 появляются семена с содержанием олеиновой кислоты 50-55 %, что существенно ниже, чем у линии ЛГ27 (отрицательная трансгрессия). С другой стороны, как и в семенах F_2 отмечено появление супер-высокоолеинового фенотипического класса от 90 до 95 % (положительная трансгрессия).

Таблица 13 — Содержание олеиновой кислоты в семенах подсолнечника F_3 (самоопыленные корзинки растений F_2), %

ВНИИМК, Краснодар, урожай 2014 г., анализ 2015 г.

Генотип	Среднее	Интервал	min	max	N
F_3 ЛГ27 × ЛГ28	46,5	30,4	34,9	65,3	33
F_3 ЛГ28 × ЛГ27	48,5	27,6	33,7	61,3	29
F_3 ЛГ27 × ВК678	56,6	19,0	44,8	63,8	31
F ₃ BK678 × ЛГ27	53,8	27,4	39,7	67,1	27
F_3 ЛГ27 × ЛГ26	78,3	39,6	51,2	90,8	24
F_3 ЛГ26 × ЛГ27	78,0	29,6	63,1	92,7	22

 HCP_{05} 4,6

Сопоставление значений признака в отдельных семенах F_2 и самоопыленном потомстве F_3 позволило провести оценку наследуемости на основе корреляции в ряду родитель-потомок. В скрещиваниях ЛГ27 с низкоолеиновой ЛГ28 и с обычной ВК678 коэффициент корреляции содержания олеиновой кислоты r_{F2-F3} варьировал от недостоверных значений до средней положительной величины 0,54 (табл. 14). При гибридизации с высокоолеиновой линией ЛГ26 коэффициент корреляции r_{F2-F3} принимал только высокие положительные значения до 0,88, что обусловлено, вероятно, значительным влиянием мутации высокоолеиновости Ol.

Таблица 14 – Корреляция содержания олеиновой кислоты в ряду родительпотомок (F₂-F₃) у подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, урожай 2013-2014 г., анализ 2015 г.

Скрещивание	Коэффициент корреляции	Коэффициент детерминации (наследуемости)
	r _{F2-F3}	$d(h^2)$
$Л\Gamma 27 \times Л\Gamma 28$	-0,02	-
$Л\Gamma 28 \times Л\Gamma 27$	0,54*	0,29
ЛГ27 × ВК678	0,26*	0,07
ВК678 × ЛГ27	-0,1	-
ЛГ $27 \times$ ЛГ 26	0,88*	0,77
ЛГ $26 \times$ ЛГ 27	0,78*	0,61

^{* -} достоверно на 5%-ом уровне значимости

Коэффициент наследуемости (в узком смысле слова) h^2 , оценивающий долю аддитивной генотипической изменчивости в общей фенотипической, составил от 0.07 до 0.77.

Таким образом, наследование признака среднеолеиновости линии ЛГ27 в F_2 - F_3 характеризуется аддитивным олигогенным генконтролем, наличием положительной и отрицательной трансгрессии, отсутствием материнского наследования.

4.3 Создание среднеолеиновых рекомбинантных инбредных линий подсолнечника

Для получения рекомбинантных инбредных линий с различным количеством олеиновой кислоты в масле семян проводили самоопыление и дизруптивный отбор. В 2015 г. высеяли семена семей F_3 с минимальным и максимальным проявлением признака. На каждой делянке самоопыляли по 5 растений. Семена поколения F_4 сеяли без проведения анализов. Посев размещали на ½-рядных делянках, изолировали 3-4 растения для получения семян F_5 .

В 2016 г. отобрали 145 растений поколения F_5 (линии I_3) от реципрокных скрещиваний (табл. 15).

Таблица 15 — Схема получения рекомбинантных инбредных линий подсолнечника с различным содержанием олеиновой кислоты в масле семян ВНИИМК, Краснодар, урожай 2012-2016 гг., анализы 2013-2018 гг.

Год	2012	2013	2014	2015	5 2016
Поколение	F_1	F ₂	F ₃	F_4	F_5
Поколение			•		Содержание олеиновой кислоты, %
		53	35		45 46 49 50 52
ЛГ28 × ЛГ27	40	59	36	\rightarrow	37 37 39 39 40 40 40 42 45 47 48
JII 26 ^ JII 27	40	44	55	\rightarrow	41 57
		34	65		51
		46	34		53 51 50
ЛГ27 × ЛГ28	59	44	34	\rightarrow	30 31 36 36 42 46
JII 27 ^ JII 20		53	61	\rightarrow	36 42 42 43 43 44 46 46 47 48 49 51 52
		47	61		43 49 50 50 53
		57	47		37 40 41 41 44
ЛГ27 × ВК678	57	50	45	\rightarrow	41 43 43 43 46 48
		61	64		44 51 52 53 53 53 54 57 57 57 57 57 57 6
		59	40		47 51 51 51 54 54 55 55 56 56 60
ВК678 × ЛГ27	57	59	40	\rightarrow	38 38 40 41 47 48
DRO76 ~ JH 27		47	64		46 49 50 51 53 53 54 54 58 62 65
		60	67		44 46
		53	51		41 42 46 48 48 51 52
ЛГ $27 \times$ ЛГ 26	90	44	54	\rightarrow	39 40 43 47
		92	91		88 88 88 89 89
		54	64		53 53 53 54 56 57 57 57 58 59 63
ЛГ26 × ЛГ27	85	66	63	\rightarrow	58 62 66
J11 20 ^ J11 2 /		93	93		88 89 89 89 90 91 91 91 92 92 92
		93	89		87

В поколении I_3 от скрещивания ЛГ28 и ЛГ27 выделили 46 линий с содержанием олеиновой кислоты в пределах 29,8-56,9 % (табл. 16). Из них 14 вошли в обычный (30-40 % $C_{18:1}$), 31 — в повышенноолеиновый (41-54 % $C_{18:1}$), одна линия — в среднеолеиновый фенотипический класс (табл. 15).

Рекомбинантные линии от реципрокных скрещиваний линий ЛГ27 и ВК678 содержали в среднем около 50 % олеиновой кислоты (табл. 16). Из

них пять линий относились к обычному классу (30-40 % $C_{18:1}$), 35 – к повышенноолеиновому (41-54 % $C_{18:1}$), 17 – к среднеолеиновому (55-77 % $C_{18:1}$) (табл. 15).

В поколении I_3 от гибридизации ЛГ27 и ЛГ26 рекомбинантные линии имеют большой интервал варьирования в 53 % по содержанию олеиновой кислоты (табл. 16). Эти линии вошли в четыре фенотипических класса: две – в обычный (30-40 % $C_{18:1}$), 13 – в повышенноолеиновый класс (41-54 % $C_{18:1}$), 10 – в среднеолеиновый (55-77 % $C_{18:1}$), одиннадцать – в высокоолеиновый (86-90 % $C_{18:1}$). Из них шесть линий являлись супер-высокоолеиновыми (> 90 % $C_{18:1}$) (табл. 15).

Таблица 16 — Содержание олеиновой кислоты (%) в масле семян рекомбинантных инбредных линий подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, урожай 2016 г., анализ 2018 г.

	Стандартная						Число
Генотип	Среднее	ошибка	R	min	max	CV, %	линий
I_3 (F_1 ЛГ27 × ЛГ28),	44,7	0,9	27	29,8	56,9	13,6	46
I_3 (F_1 ЛГ28 \times ЛГ27)	44,7	0,9	21	29,8	30,9	13,0	40
I_3 (F ₁ ЛГ27 × ВК678),	50,3	0,9	28,3	36,5	64,8	13,5	57
I_3 (F ₁ BK678 × ЛГ27)	30,3	0,9	20,3	30,3	04,0	13,3	37
I_3 (F_1 ЛГ27 × ЛГ26),	67.2	2	52.2	20	02.2	20.0	42
I_3 (F_1 ЛГ26 × ЛГ27)	67,3	3	53,2	39	92,2	28,9	42

 HCP_{05} 4,8

Кроме того, изучали морфологические признаки семянок рекомбинантных инбредных линий: длина семянки и ядра семени, линейный показатель пустоты внутри семянки и лузжистость. Измерения длины проводили с помощью штангенциркуля по 20 семянок каждого образца, лузжистость определяли по стандартной методике на 40 семянках (табл. 17).

Таблица 17 — Морфологические признаки и лузжистость семянок рекомбинантных инбредных линий подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, урожай 2016 г., анализ 2018 г.

Генотип	Среднее	Стандартная ошибка	Интервал	min	max	CV, %	N
Длина семянки, мм							
\mathbf{F}_5 ЛГ27 × ЛГ28,	11,4	0,09	2,7	10,1	12,8	5,6	46
F_5 ЛГ28 × ЛГ27	11,4	0,07					
F_5 ЛГ27 × ВК678,	12,6	0,15	5,0	10,5	15,5	9,2	57
F ₅ ВК678 × ЛГ27	12,0	0,13					31
F_5 ЛГ27 × ЛГ26,	11,6	0,11	2,7	10,2	12,9		42
F_5 ЛГ26 \times ЛГ27	11,0	0,11	2,7	10,2	12,9	6,2	42
		Длина ядр	а семени, м	MМ			
F_5 ЛГ27 × ЛГ28,	8,3	0,07	2,0	7,3	9,3	5,5	46
F_5 ЛГ28 × ЛГ27	0,5	0,07	2,0	7,3			40
F_5 ЛГ27 × ВК678,	9,4	0,12	3,8	7,8	11,6	9,3	57
F ₅ ВК678 × ЛГ27	9,4	0,12	3,0	7,0	11,0	9,3	31
F_5 ЛГ27 × ЛГ26,	9.6	0.00	2.2	7.0	10.1	6.0	42
F_5 ЛГ26 \times ЛГ27	8,6	0,08	2,3	7,8	10,1	6,0	42
Пустота внугри семянки, мм							
F_5 ЛГ27 × ЛГ28,	3,0	0,08	2,9	1,6	4,5	18,7	46
F_5 ЛГ28 × ЛГ27	3,0	0,08					40
F_5 ЛГ27 × ВК678,	3,2	0,08	2.7	2.0	17	10.2	57
F ₅ BK678 × ЛГ27	3,2	0,08	2,7	2,0	4,7	19,2	37
F_5 ЛГ27 × ЛГ26,	2.1	0.00	2.2	2.1	4.2	10.6	42
F_5 ЛГ26 × ЛГ27	3,1	0,09	2,2	2,1	4,3	18,6	42
Лузжистость, %							
F_5 ЛГ27 × ЛГ28,	51,5	0,6	15,9	43,8	59,7	8,2	46
F_5 ЛГ28 × ЛГ27	31,3	0,0					40
F_5 ЛГ27 × ВК678,	40,8	0,8	32,2	21,4	53,6	15,0	57
F ₅ ВК678 × ЛГ27	40,0						31
F_5 ЛГ27 × ЛГ26,	14.2	1.0	27.7	21.0	5 0.0	15.0	42
F_5 ЛГ26 × ЛГ27	44,3	1,0	27,7	31,0	58,8	15,0	42

Средние значения длины семянки и длины ядра варьировали незначительно от 11,4 до 12,6 мм и от 8,3 до 9,4 мм, соответственно. Наиболее крупные семянки и ядра характерны для линий, происходящих от

гибридов между линиями ЛГ27 и ВК678, наименьшие по размеру семена и ядра отмечены в линиях от скрещиваний ЛГ27 и ЛГ28. По показателю пустоты внутри семянки средние значения среди трех групп линий были сходными 3,0-3,2 мм, а коэффициент вариации был около 19 %. Лузжистость семян среди рекомбинантных линий изменялась в широких пределах от 21 до 60 % с наибольшим количеством груболузжистых образцов (40-51 %).

Также проверяли наличие корреляции между содержанием олеиновой кислоты в масле семян и морфологическими признаками семянок рекомбинантных инбредных линий. Установлено отсутствие достоверных значений коэффициента корреляции по всем парам признаков (табл. 18).

Таблица 18 — Коэффициент корреляции содержания олеиновой кислоты и морфологических признаков семян подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, урожай 2016 г., анализ 2018 г.

	Признак 2					
Признак 1	Длина семянки	Длина ядра	Пустота внутри семянки	Лузжистость		
Содержание олеиновой кислоты, %	-0,07	-0,02	-0,09	-0,12		

Следовательно, созданные рекомбинантные инбредные линии F_5 охватывают широкий интервал значений содержания олеиновой кислоты от 30 до 92 % в масле семян подсолнечника, различаются морфологически и являются ценным материалом для дальнейших исследований, включая молекулярно-генетические подходы.

5 ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЖЛИНЕЙНЫХ ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА С РАЗЛИЧНЫМ СОДЕРЖАНИЕМ ОЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ

получения гибридов F_1 в полевых условиях в качестве родительских форм использовали селекционные и коллекционные линии, различающиеся по содержанию олеиновой кислоты в масле семян. Материнские формы: низкоолеиновые (RHA416, HA413, ЛГ28), обычные (ВК580, ВА93А, ВК678А), среднеолеиновые (ЛГ27), высокоолеиновые (BK680A, BK876A. ЛГ26, BK508, RHA345). Отцовские формы: $(\Pi\Gamma 28,$ RHA416), обычные (BK580, BK678), низкоолеиновые среднеолеиновые (ЛГ27), высокоолеиновые (ЛГ26, ВК508, RHA345). Для гибридизации использовали как ручную кастрацию, так и ЦМС (А)-формы линий. Полученные семена F_1 в 2014 г. высеяли для проведения группового переопыления и получения семян F_2 . На данном этапе оценивали следующие селекционные признаки: период всходы – цветение, высота растения, диаметр корзинки (табл. 19).

Высота растений и размер корзинки играют важную роль В габитуса определении оптимального растения подсолнечника И формировании урожая. Чрезмерно высокорослые растения в процессе вегетации используют дополнительные ресурсы среды обитания, приводит к ускоренному их истощению. Кроме того, высокорослые растения могут иметь более ломкие стебли и повышенную полегаемость. С другой стороны, растения подсолнечника не достигающие высоты 150 см, значимо снижают урожайность семян. Чрезмерно высокорослые и слишком низкие растения менее технологичны в производстве, при их уборке требуются дополнительные затраты. Большинство современных гибридов, используемых в сельском хозяйстве, имеют оптимальную высоту около 160-180 см.

Таблица 19 — Характеристика межлинейных гибридов подсолнечника по морфологическим и фенологическим показателям

ВНИИМК, Краснодар, 2014 г.

		<u> </u>		<u> </u>	
	Период				
	всходы-	D		п	
Γ	цветение,	Высота	CV 0/	Диаметр	CV 0/
Генотип	сутки	растения, см	CV, %	корзинки, см	CV, %
F_1 BK678A × RHA416	53	168		23	8
F_1 BK678A × RHA345	53	187	4	24	13
F_1 BK678A × BK580 (St)	53	179	3	24	11
F_1 BK678A × BK508	54	177	5	26	8
$F_1 BA93A \times BK508$	56	166	6	28	6
F_1 BK680A × BK580	56	163	4	26	14
F_1 BK876A × RHA416	56	173	3	26	8
F_1 BA93A × RHA416	57	156	7	26	28
F_1 BK680A × RHA416	57	143	7	32	12
F_1 BK680A × BK508 (St)	57	169	4	24	11
F_1 ЛГ26A \times RHA416	57	179	4	31	9
F_1 HA413 × RHA416	58	149	8	28	16
F_1 BA93A × RHA345	58	158	7	29	14
F_1 BA93A × BK580	58	158	5	27	10
F_1 BK680A × RHA345	58	164	4	26	14
F_1 ЛГ27 \times ВК678	54	190	5	26	12
F_1 ВК580 \times ЛГ27	55	176	9	28	5
F_1 ВК678 \times ЛГ27	55	191	6	26	16
F_1 BK508 \times ЛГ27	55	185	6	27	13
F_1 ЛГ27 × RHA416	55	179	4	30	13
F_1 ЛГ27 × ВК580	55	179	5	25	14
F_1 RHA416 × ЛГ27	56	162	2	28	14
F_1 ЛГ26 \times ЛГ27	56	191	8	31	11
F_1 ЛГ27 \times RHA345	56	200	2	25	10
F_1 ЛГ27 \times ЛГ26	56	192	3	28	11
F_1 RHA345 \times ЛГ27	57	186	4	29	14
F_1 ЛГ27 \times ВК508	57	191	4	28	15
F_1 ЛГ27 \times ЛГ28	59	202	8	27	10
F_1 ЛГ28 \times ЛГ27	62	204	6	25	8

HCP₀₅ 8 3

Диаметр корзинки обуславливает число цветков, а, следовательно, и выход семян с одного растения. Оптимальный размер корзинки гибридов подсолнечника около 20-30 см. Слишком большая корзинка может иметь в центре невыполненные семянки из-за нехватки питательных веществ и медленно высыхать.

Величины коэффициента вариации невелики, что свидетельствует об однородности поколения F_1 . Однако по высоте растений все гибриды варьируют меньше, чем по диаметру корзинки.

Высота растений была наибольшей у гибридных комбинаций между линиями ЛГ27 и ЛГ28, наименьшая — между линиями ВК680A и RHA416. Диаметр корзинки наибольший в комбинациях F_1 ВК680A \times RHA416, F_1 ЛГ26A \times RHA416, F_1 ЛГ27 \times RHA416 и F_1 ЛГ26 \times ЛГ27, наименьший — в гибридах F_1 ВК678A \times RHA416, F_1 ВК678A \times RHA416, F_1 ВК678A \times RHA345, F_1 ВК678A \times ВК580 и F_1 ВК680A \times ВК508.

Для характеристики длины вегетационного периода гибридов можно использовать различные показатели. Для товарного производства семян важен период от посева до технической уборочной спелости, для селекционеров — срок от всходов до физиологической спелости, а для семеноводов — срок от всходов до цветения. Последний признак четко визуально идентифицируется и наиболее зависит от генотипа.

В настоящее время в производстве используются гибриды различных групп спелости по ряду причин: для районирования в разных регионах, для минимизации риска потерь урожая при неблагоприятных условиях окружающей среды, для повторных посевов. В наборе изучаемых экспериментальных гибридов представлены все группы спелости.

Подсолнечник является перекрестно опыляемым видом, который, тем не менее, обладает определенным уровнем самоопыления, которое может иметь положительное значение в условиях нехватки пчелоопыления. Поэтому на этапе отбора необходимо обращать внимание на показатель числа завязавшихся семян при самоопылении, т.е. самофертильность. Для

этого на каждой делянке гибридов изолировали по 10-14 растений, полученные семена взвешивали и рассчитали среднее значение для каждого генотипа. Провели также оценку экспериментальных гибридов по комплексу селекционноценных признаков.

Масличность семянок представленных межлинейных гибридов отличается очень большой изменчивостью: от 28 в F_2 ЛГ28 × ЛГ27 до 49% в F_2 ВК680A × ВК580 и F_2 ВА93A × ВК580. Схожая картина наблюдалась при изучении лузжистости семянок: от 24% в F_2 ВА93A × ВК580 до 45% в F_2 ЛГ28 × ЛГ27 (табл. 20). Коэффициент корреляции между масличностью и лузжистостью составляет -0,88.

По массе 1000 семян лидирует F_2 ЛГ26 × ЛГ27 (102 г) при лузжистости 43 %, в связи с чем выход чистого ядра был значительно меньше, чем у других комбинаций (58 г). В гибриде F_2 ЛГ27 × ВК678 масса 1000 семян составляет 104 г при лузжистости 36 %, поэтому масса ядра будет значительно выше (67 г). В комбинации F_2 ВК678А × RHA345 при сравнительно невысокой массе 1000 семян (86 г) и низком значении лузжистости (24 %) масса ядра незначительно меньше (65 г), чем в гибриде с самой высокой массой 1000 семян, при этом масличность составляет 45 %. Наименьшая масса 1000 семян в гибриде F_2 НА413 × RHA416 (47 г) при лузжистости 28 % (табл. 20). Кислотное число семян всех гибридных комбинаций было низким — до 2 мг КОН/г.

Таблица 20 — Характеристика семянок F_2 межлинейных гибридов по комплексу селекционноценных признаков

ВНИИМК, Краснодар, 2014 г.

			Macca		
		_	семянок	Macca	Кислотное
Генотип	Масличность,	Лузжистость,	самоопы-	1000	число,
	%	%	ленной	семян, г	мг КОН/г
			корзинки, г		масла
F_2 ЛГ28 \times ЛГ27	28,2	45,2	74,0	93,1	1,40
F_2 ЛГ26 \times ЛГ27	30,2	43,2	4,3	102,6	1,42
F_2 ЛГ27 \times ЛГ28	30,2	41,8	69,4	86,2	1,26
F_2 ЛГ27 \times ЛГ26	32,5	42,2	14,0	98,6	1,47
F_2 ЛГ26A × RHA416	33,2	26,8	45,1	74,5	1,22
F_2 ЛГ27 × RHA416	34,4	37,6	7,2	85,5	1,21
F_2 RHA416 × ЛГ27	35,6	36,0	9,6	80,6	1,34
F_2 ЛГ27 \times ВК678	36,6	35,5	16,4	104,1	1,24
F_2 BK876A × RHA416	37,2	29,7	9,6	68,6	1,15
F_2 ЛГ27 \times ВК508	38,0	36,2	32,8	88,3	1,10
F_2 RHA345 \times ЛГ27	38,4	36,2	60,8	94,2	1,40
F_2 ЛГ27 × RHA345	38,4	36,0	23,6	79,1	1,06
F_2 BK680A × RHA416	39,1	27,0	62,9	66,3	1,10
F_2 BK678A × RHA416	39,5	29,2	43,0	69,0	0,85
F_2 HA413 × RHA416	39,7	28,4	48,8	47,1	1,56
F_2 ВК678 \times ЛГ27	40,4	31,8	5,0	90,6	1,18
F_2 BK508 \times ЛГ27	40,5	32,8	12,1	82,8	1,24
F_2 ВК580 \times ЛГ27	40,9	33,2	8,5	81,5	0,93
F_2 ЛГ27 \times ВК580	41,1	32,4	10,9	72,8	1,16
F_2 BK678A × BK508	43,2	25,8	75,5	81,7	0,99
F_2 BK678A × BK580 (St)	43,5	26,6	70,9	82,9	0,68
F_2 BA93A × RHA416	44,3	26,2	9,0	52,3	0,86
F_2 BA93A × RHA345	44,8	22,6	51,7	62,6	1,60
F_2 BK680A × RHA345	45,1	20,7	65,0	71,0	1,00
F_2 BK678A × RHA345	45,2	24,1	56,8	85,9	0,79
F_2 BK680A × BK508 (St)	46,7	22,0	53,9	72,6	0,89
F_2 BA93A × BK508	47,0	21,3	22,9	60,0	0,81
F_2 BK680A × BK580	49,1	21,7	48,3	61,0	0,92
F_2 BA93A × BK580	49,4	24,3	22,0	59,9	0,84

На основании данных анализа жирно-кислотного профиля средних проб семян F_2 можно сделать вывод о том, что подбирая пары линий для скрещиваний, можно получать гибриды с содержанием олеиновой кислоты от 30 до 92 % в товарных семенах (табл. 21).

Все гибриды среднеолеиновой ЛГ27 с низкоолеиновыми линиями продуцировали масло в широком интервале содержания $C_{18:1}$ 30,0-54,9 %.

Восемь гибридов со среднеолеиновым профилем масла семян (61,4-78,5 % $C_{18:1}$) получены в результате скрещивания обычных и высокоолеиновых линий, т.е. за счет расщепления в F_2 по гену Ol. Использование линии ЛГ27 позволяет получать среднеолеиновый (58,6 %) гибрид только с линией ВК678 с повышенным содержанием олеиновой кислоты (табл. 21). Однако такой гибрид находится на нижней границе среднеолеинового фенотипического класса и при низких температурах на налив семян не позволит получить достаточное количество олеиновой кислоты.

Скрещивание среднеолеиновой ЛГ27 с высокоолеиновыми линиями приводит к получению в семенах гибридов масла с необычным количеством $C_{18:1}$ 80,7-85,4 %, т.е. по нижней границе высокоолеинового фенотипического класса. Как и следовало ожидать, скрещивание высокоолеиновых линий между собой дает гомозиготные высокоолиновые гибриды с содержанием $C_{18:1}$, например в F_2 BK680AOl × BK508Ol (гибрид Гермес), до 91,5 %.

Таким образом, получение среднеолеинового масла в товарных семенах подсолнечника может эффективно достигаться сегрегационным способом, т.е. при использовании одного высокоолеинового родительского компонента гибрида, как материнской, так и отцовской формы.

Таблица 21 — Жирно-кислотный состав семян F_2 межлинейных гибридов подсолнечника (в средних пробах 50 семянок из 5 самоопыленных корзинок F_1) ВНИИМК, Краснодар, 2014 г.

Fav. a		Жирная к	ислота, %)
Генотип	C _{16:0}	$C_{18:0}$	$C_{18:1}$	C _{18:2}
F_2 HA413 × RHA416	5,6	2,4	30,0	62,0
F_2 RHA416 × ЛГ27	6,0	1,9	31,8	60,2
F_2 BA93A × RHA416	5,8	2,5	36,9	54,8
F_2 BK678A × BK580 (St)	5,6	3,3	40,5	50,6
F_2 BK678A × RHA416	5,5	2,9	43,3	48,3
F_2 BA93A × BK580	5,5	3,1	49,1	42,3
F_2 ЛГ27 × ЛГ28	5,8	2,9	50,2	41,1
F_2 ЛГ $28 \times$ ЛГ 27	5,6	2,4	51,8	40,3
F_2 ЛГ27 × RHA416	5,1	3,0	51,8	40,1
F_2 BK580 × ЛГ27	4,8	3,8	54,3	37,1
F_2 ЛГ27 × ВК678	4,6	4,0	54,6	36,8
F_2 ЛГ27 × ВК580	4,7	4,0	54,9	36,4
F_2 BK678 × ЛГ27	4,9	4,3	58,6	32,3
F_2 BK680A $Ol \times$ BK580	7,2	2,8	61,4	28,6
F_2 BA93A × RHA345 Ol	5,0	3,5	63,5	28,1
F_2 BK876A $Ol \times RHA416$	4,7	3,7	70,0	21,6
F_2 BA93A × BK508 Ol	4,4	3,1	72,1	20,4
F_2 BK678A × BK508 Ol	4,7	3,3	74,5	17,5
F_2 BK678A × RHA345 <i>Ol</i>	4,7	3,6	74,9	16,9
F_2 ЛГ26A $Ol \times RHA416$	5,0	2,9	75,1	17,0
F_2 BK680A $Ol \times$ RHA416	4,4	2,8	78,5	14,3
F_2 BK508 × ЛГ27	3,9	4,0	80,7	11,5
F_2 ЛГ27 × ЛГ26 Ol	4,4	4,5	80,7	10,5
F_2 ЛГ27 × ВК508 Ol	3,9	3,6	84,7	7,8
F_2 ЛГ26A $Ol \times$ ЛГ27	4,4	4,3	85,4	5,9
F_2 BK680A $Ol \times RHA345Ol$	4,1	3,3	88,6	3,9
$F_2 BK680AOl \times BK508Ol $ (St)	3,5	2,7	91,5	2,3

6 ОКИСЛИТЕЛЬНАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ СРЕДНЕОЛЕИНОВОГО МАСЛА СЕМЯН ПОДСОЛНЕЧНИКА

Для изучения стойкости к окислению были отобраны четыре образца масел с содержанием олеиновой кислоты от 35 % у контрольного образца линолевого гибрида до 59, 69 и 73 % в гибридных семенах с различной степенью переопыления обычного и высокоолеинового генотипов.

С увеличением содержания олеиновой кислоты «время жизни» масла, т.е. периода без признаков окисления, сильно изменилось. Так, традиционное подсолнечное масло содержащее около 35 % олеиновой кислоты имеет индукционный период (ИП) 2 ч 35 мин, 59 % – 4 ч 58 мин, 69 % – 7 ч 14 мин, 73 % – 9 ч 44 мин (табл. 22, рис. 14 и 15).

Таблица 22 — Окислительная стабильность масел с различным содержанием олеиновой кислоты в семенах подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Тип масла	Содержание олеиновой	Индукционный период,	
тип масла	кислоты, %	Ч:мин	
Традиционное	35	2:35	
	59	4:58	
Среднеолеиновое	69	7:14	
	73	9:44	

Таким образом, даже масло с минимальным значением содержания олеиновой кислоты в пределах среднеолеинового класса имеет окислительную стабильность в два раза выше, чем в традиционном подсолнечном масле, а с максимальным значением содержания олеиновой кислоты в пределах среднеолеинового класса имеет окислительную стабильность в четыре раза выше. Эти данные полностью согласуются с результатами исследований проведенных в США и ЮАР (Warner *et al.*, 2000; Van der Merwe *et al.*, 2012).

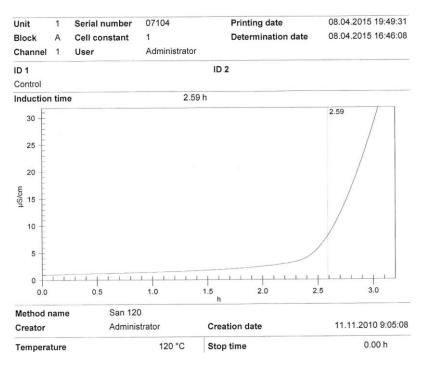


Рисунок 14 – Индукционный период контрольного образца подсолнечника с содержанием олеиновой кислоты 35 %

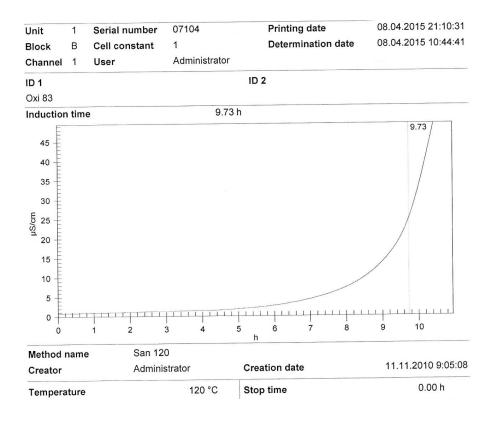


Рисунок 15 – Индукционный период масла подсолнечника с содержанием олеиновой кислоты 73 %

В целом, очевидно, что селекционный признак среднеолеиновости (mid-oleic) около 70 % $C_{18:1}$ в семенах подсолнечника приводит к значительному улучшению технологического параметра масла — его окислительной стабильности при сохранении достаточного содержания эссенциальной линолевой кислоты $C_{18:2}$ около 20 %. Поэтому среднеолеиновое масло особенно целесообразно использовать в пищевых целях при повышенных требованиях к окислению (жарка, хранение).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

- 1. Линии генетической коллекции подсолнечника по жирно-кислотному составу существенно различаются по морфологическим признакам. Высота растений варьирует от 77 до 167 см (низкорослые К824, 83HR4; высокорослые ЛГ27, ЛГ26). Число листьев на растении изменяется от 20 до 33 штук. Диаметр корзинки наименьший в ветвистых линиях от 12 см, наибольший в однокорзиночных генотипах до 24 см.
- 2. Содержание олеиновой кислоты в масле семян образцов коллекции подсолнечника находится в широком интервале 15-93 %. При этом масличность варьировала 24-45 %, лузжистость 20-50 % и масса 1000 семян 19-81 г.
- 3. Коллекция подсолнечника по признаку содержания олеиновой кислоты в масле семян состоит из пяти генетически контролируемых фенотипических классов: низкоолеинового (22-29 %), обычного (30-40 %), повышенноолеинового (41-54 %), среднеолеинового (55-75 %) и высокоолеинового (86-93 %). Среднеолеиновый класс включает одну линию ЛГ27, не имеющую мутации высокоолеиновости.
- 4. Для среднеолеиновых линий подсолнечника НА421, НА422 и НА424 характерна генотипическая разнородность по содержанию олеиновой кислоты в семенах, связанная с наличием, как гомозиготных высокоолеиновых генотипов, так и гетерозиготных расщепляющихся инбредных потомств. Гомозиготного константного среднеолеинового фенотипа, характерного для ЛГ27, у этих линий не обнаружено.
- 5. Для линий подсолнечника ЛГ28, ВК678, ЛГ27 установлено явление положительного осевого градиента в содержании олеиновой кислоты у зародыша семени от геммулы к семядолям. В линии ЛГ27 наблюдалось увеличение содержания олеиновой кислоты к дистальному концу семени на 13,1 %, в ВК678 на 12,8 %, в ЛГ28 на 5,5 %. Высокоолеиновая линия ЛГ26 достоверных отличий в частях семени не показала.

- 6. Наследование в F_1 признака среднеолеиновости масла семян линии ЛГ27 от скрещивания с низкоолеиновой RHA416 и повышенноолеиновой ВК678 характеризуется промежуточным типом. Достоверные различия в реципрокных комбинациях F_1 указывают на сильный материнский эффект. От гибридизации линий ЛГ27 и ЛГ26 в F_1 наблюдается явление сверхдоминирования.
- 7. Наследование в F_2 признака среднеолеиновости масла семян линии ЛГ27 от скрещивания с низкоолеиновой RHA416 и повышенноолеиновой ВК678 относится к аддитивному олигогенному контролю с континуальным однопиковым распределением значений и отрицательной трансгрессией. Различий в реципрокных F_2 не обнаружено, что указывает на отсутствие материнского наследования.
- 8. В реципрокных скрещиваниях F_2 среднеолеиновой ЛГ27 и высокоолеиновой ЛГ26 наблюдали однотипное моногенное расщепление с участием доминантной мутации Ol на два дискретных фенотипических класса среднеолеиновый и высокоолеиновый с положительной трансгрессией в фенотип 90-95 %.
- 9. Коэффициент наследуемости содержания олеиновой кислоты (в узком смысле слова) h^2 , оценивающий долю аддитивной генотипической изменчивости в общей фенотипической, рассчитанный на основе корреляции в ряду родитель-потомок F_{2-3} , составил 0,07 и 0,77.
- 10. Созданные 145 рекомбинантных инбредных линий F_5 охватывают широкий интервал значений содержания олеиновой кислоты от 30 до 92 %. Двадцать восемь линий относятся к среднеолеиновым. Корреляция содержания олеиновой кислоты с признаками длины семянки, длины ядра семени, линейного показателя пустоты внутри семянки и лузжистости не обнаружена.
- 11. На основе подбора пар родительских линий создано 27 экспериментальных гибридов с содержанием олеиновой кислоты от 30 до 92 % в товарных семенах F_2 . Восемь гибридов со среднеолеиновым

- профилем масла семян 61-79 % получены в результате скрещивания обычных и высокоолеиновых линий за счет расщепления по мутации Ol.
- 12. Среднеолеиновое масло с минимальным значением содержания олеиновой кислоты в пределах класса имеет окислительную стабильность в два раза выше (4 ч 58 мин), чем в традиционном подсолнечном масле, а с максимальным значением содержания олеиновой кислоты в четыре раза (9 ч 44 мин).

РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ И ПРОИЗВОДСТВЕННОЙ ПРАКТИКИ

Генетическая коллекция подсолнечника по содержанию олеиновой является источником исходного материала кислоты ДЛЯ селекции межлинейных гибридов с различным жирно-кислотным профилем масла. Явление осевого градиента по содержанию олеиновой кислоты в семенах должно учитываться при изучении наследования признака жирно-кислотного состава и практической селекции на качество масла с использованием метода Созданные рекомбинантные инбредные половинок семян. линии подсолнечника с различным жирно-кислотным составом могут эффективно молекулярно-генетических исследованиях. использоваться В максимального повышения окислительной стабильности среднеолеинового масла следует использовать верхнюю границу содержания олеиновой кислоты около 75 % в масле товарных семян гибридов подсолнечника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Агроклиматические ресурсы Краснодарского края / Под ред.: 3. М. Русеева и Ш. Ш. Народецкой. Л.: Гидрометеоиздат. 1975. 276 с.
- 2. Анащенко, А. В. К систематике рода *Helianthus* L. / А. В. Анащенко // Ботанический журнал. 1974. Т. 59. № 10. С. 1472-1481.
- 3. Анащенко, А. В. Филогенетические связи в роде *Helianthus* L. / А. В. Анащенко // Труды по прикладной ботанике, генетики и селекции. 1979. Т. 64. Вып. 2. С. 146-156.
- 4. Атлас. Краснодарский край. Республика Адыгея. Минск. 1996. 48 с.
- 5. Биоорганическая химия: учебник / Н. А. Тюкавкина, Ю. И. Бауков, С. Э. Зурабян. 2010. 416 с.
- 6. Блажний, Е. С. Почвы дельты реки Кубань и прилегающих пространств: их свойства, происхождение и пути рационального хозяйственного использования / Е. С. Блажний. Краснодар. 1971. 276 с.
- 7. Бородин, С. Г. Селекция сортов подсолнечника во ВНИИМК / С. Г. Бородин // Основные итоги научно-исследовательской работы по масличным культурам (к 100-летию ВНИИМК). Краснодар. 2012. С. 3-27.
- 8. Бородин, С. Г. Сорт подсолнечника Круиз / С. Г. Бородин, А. А. Децына // Научно-технический бюллетень ВНИИМК. Краснодар, 1999. Вып.120. С.15-16.
- 9. Бочковой, А. Д. Новые гибриды подсолнечника / А. Д. Бочковой // Российские семена. 1993. Вып. 1. С. 38-39.
- 10. Бочковой, А. Д. Роль пчелоопыления в получении высоких и стабильных урожаев кондитерских сортов подсолнечника (обзор) / А. Д. Бочковой, Е. А. Перетягин, В. И. Хатнянский, В. А. Камардин // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского

- научно-исследовательского института масличных культур. 2017. Вып. 1 (169). С. 83-92.
- 11. Вальков, В.Ф. Почвы Краснодарского края, их использование и охрана / В.Ф. Вальков, Ю.А. Штомпель, И.Т. Трубилин. Ростов н/Д: Издво СКНЦ ВШ. 1996. 192 с.
- 12. Васильев, Д. С. Подсолнечник / Д. С. Васильев. М.: Агропромиздат. 1990. 174 с.
- 13. Гаврилова, И. Н. Генетика культурных растений. Подсолнечник / И. Н. Гаврилова, И. Н. Анисимова. СПб.: ВИР. 2003. 209 с.
- 14. ГОСТ 10855-64 Семена масличные. Методы определения лузжистости [Текст]. Введ. с 01.07.1964. М.: Стандартинформ. 2010. С. 62.
- 15. ГОСТ 12042-80 Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения массы 1000 семян (с Изменением N 1) [Текст]. Введ. с 01.07.1981. М.: Стандартинформ. 2010. С. 116-118.
- 16. ГОСТ Р 51483-99 Масла растительные и жиры животные. Определение методом газовой хроматографии массовой доли метиловых эфиров индивидуальных жирных кислот к их сумме [Текст]. Введ. с 01.01.2001. М.: Стандартинформ. 2008. 7 с.
- 17. ГОСТ Р 51486-99 Масла растительные и жиры животные. Получение метиловых эфиров жирных кислот [Текст]. Введ. с 01.01.2001. М.: Госстандарт России. 2010. С. 172-177.
- 18. Государственный реестр селекционных достижений РФ, допущенных к использованию [электронный ресурс]. Режим доступа: http://reestr.gossort.com/reestr/culture/111.
- 19. Гундаев, А. И. Основные принципы селекции подсолнечника / А. И. Гундаев // Генетические основы селекции растений. М.: Наука. 1971. С. 417-465.
- 20. Демурин, Я. Н. Генетический анализ и селекционное использование признаков состава жирных кислот и токоферолов в семенах

- подсолнечника / Я. Н. Демурин: автореф. дис. ... доктора биол. наук. Санк-Петербург. 1999. 36 с.
- 21. Демурин, Я. Н. Линии подсолнечника с различной экспрессивностью мутаций состава токоферолов в семенах / Я. Н. Демурин, С. Г. Ефименко, Т. М. Перетягина // Масличные культуры. Научнотехнический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 2006. Вып. 2 (135). С. 35-37.
- 22. Демурин, Я. Н. Наследование некоторых маркерных признаков подсолнечника / Я. Н. Демурин, В. В. Толмачев // Вопросы прикладной физиологии и генетики масличных культур. Краснодар. 1986. С. 14-19.
- 23. Демурин, Я. Н. Наследование повышенного содержания олеиновой кислоты в масле семян подсолнечника / Я. Н. Демурин, О. М. Борисенко // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 2011. Вып. 2 (148—149). С. 72-74.
- 24. Демурин, Я. Н. Окислительная стабильность масла как селекционный признак подсолнечника / Я. Н. Демурин, Борисенко О. М., Перетягина Т. М. // Масла и жиры. 2012. № 4. С. 6.
- 25. Демурин, Я. Н. Поиск супрессорных генотипов по мутации высокоолеиновости масла семян подсолнечника / Я. Н. Демурин, О. М. Борисенко, С. Г. Ефименко // Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 2004. Вып. 2 (131). С. 31-34.
- 26. Демурин, Я. Н. Устойчивость мутации высокоолеиновости масла к действию супрессора в семенах подсолнечника / Я. Н. Демурин, О. М. Борисенко // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 2009. Вып. 1 (140). С. 18-21.

- 27. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
- 28. Дьяков, А. Б. Морфология и анатомия подсолнечника / А. Б. Дьяков, Т. А. Перестова // Подсолнечник: под ред. В. С. Пустовойта. М: Колос. 1975. С. 21-29.
- 29. Дьяков, А. Б. Особенности адаптивных реакций подсолнечника на условия разных почвенно-климатических зон Краснодарского края / А. Б. Дьяков, Т. А. Васильева // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 2013. Вып. 1 (153-154). С. 3-16.
- 30. Дьяков, А. Б. Физиология подсолнечника / А. Б. Дьяков. Краснодар: ВНИИМК. – 2004. – 76 с.
- Ефименко, С. Г. Новые типы масел из семян подсолнечника / С.
 Г. Ефименко // Масла и жиры. 2011. №2. С. 10-12.
- 32. Ефименко, С. Г. Создание линии подсолнечника ЛГ30 с повышенным содержанием пальмитиновой кислоты в масле семян / С. Г. Ефименко, С. К. Ефименко, Я. Н. Демурин // Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. Краснодар. 2005. Вып. 1 (132). С.14-18.
- 33. Зеленцов, С. В. К вопросу изменения климата Западного Предкавказья / С. В. Зеленцов, А. С. Бушнев // МАСЛИЧНЫЕ КУЛЬТУРЫ. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 2006. Вып. 2 (135). С. 79-92.
- 34. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции: 3-е изд. / С. Г. Инге-Вечтомов. 2015. 720 с.
- 35. Кириченко, В. В. Селекция и семеноводство подсолнечника (*Heliantus annus*) / В. В. Кириченко. Харьков. 2005. 387 с.
- 36. Климат Краснодара / Под ред.: Ц. А. Швер, Т. И. Павличенко. Л.: Гидрометеоиздат. 1990. 192 с.

- 37. Ленинджер, А. Основы биохимии / А. Ленинджер. М.: Мир. 1985. Т. 1. 367 с.
- 38. Лось, Д. А. Десатуразы жирных кислот / Д. А. Лось. М.: Научный мир. – 2014. – 356 с.
- 39. Лось, Д. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот / Д. А. Лось // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 163—198.
- 40. Мазер, К. Биометрическая генетика / К. Мазер, Дж. Джинкс. М.: Мир. 1985. 463 с.
- 41. Никитчин, Д. И. Подсолнечник / Д. И. Никитчин. Киев: Урожай. – 1993. – 192 с.
- 42. Новиков, Н. Н. Биохимия растений / Н. Н. Новиков. М.: КолосС. – 2012. – 679 с.
- 43. О'Брайен, Р. Масла и жиры. Производство, состав и свойства, применение / Р. О'Брайен. Пер. с англ. 2-ое изд. СПб: Профессия. 2007. 752 с.
- 44. Онищенко, Л. М. Чернозем выщелоченный Западного Предкавказья: некоторые вопросы происхождения и современного состояния / Л. М. Онищенко, В. Н. Слюсарев, Т. В. Швец // Тр. КубГАУ. Краснодар. 2013. Вып. 3(42). С. 71–78.
- 45. Орлова, Н. Н. Генетический анализ: Учебное пособие / Н. Н. Орлова. М: изд-во МГУ. 1991. 318 с.
- 46. Плачек, Е. М. Селекция перекрестноопыляющихся растений на основе инцухта / Е. М. Плачек // Социалистическая реконструкция сельского хозяйства. 1930. №12.
- 47. Попов, П. С. Генетика признаков качества масла / П. С. Попов, Я. Н. Демурин // Биология, селекция и возделывание подсолнечника: под ред. В. М. Пенчукова. М.: Агропромиздат. 1991. С. 57-61.

- 48. Попов, П. С. Созревание семян подсолнечника / П. С. Попов, А. Б. Дьяков // Подсолнечник: под ред. В. С. Пустовойта. М: Колос. 1975. С. 87-103.
- 49. Пустовойт, В. С. Основные этапы селекции подсолнечника / В. С. Пустовойт // Подсолнечник. М.: 1975. С. 136-139.
- 50. Пустовойт, Г. В. Использование диких видов *Helianthus* в селекции / Г. В. Пустовойт, Э. Л. Слюсарь // Бюллетень ВИР. 1977. Вып. 69. С. 11-19.
- 51. Пустовойт, Г. В. Количественная изменчивость состава масла подсолнечника. Фенотипическая и генотипическая изменчивость содержания жирных кислот в масле сортов-популяций подсолнечника / Г. В. Пустовойт, Л. Н. Харченко, Т. Г. Плытникова // Цитология и генетика. − 1980. − Т. XIV. − № 4. − С. 41–46.
- 52. Рокитский, П.Ф. Введение в статистическую генетику / П.Ф. Рокитский. Мн.: Вышэйш. Школа. 1978. 448 с.
- 53. Сахно, Л. А. Вариабельность жирнокислотного состава рапсового масла: классическая селекция и биотехнология / Л. А. Сахно // Цитология и генетика. 2010. N = 6. C. 70-80.
- 54. Система земледелия Краснодарского края на агроландшафтной основе. Краснодар. 2015. 352 с.
- 55. Слюсарев, В. Н. Характеристика некоторых аспектов плодородия чернозема выщелоченного Западного Предкавказья / В. Н. Слюсарев, Л. М. Онищенко, Т. В. Швец // Научный журнал КубГАУ. 2013. №89. С.916-932.
- 56. Солдатов, К. И. Высокоолеиновый сорт подсолнечника Первенец / К. И. Солдатов, Л. К. Воскобойник, Л. Н. Харченко // Бюллетень научно-технических исследований по масличным культурам. Краснодар. 1976. Вып. 3. С. 3-7.
- 57. Терпелец, В. И. Условия почвообразования и почвенный покров / В. И. Терпелец. Краснодар: КубГАУ. 2010. 49 с.

- 58. Толмачев, В. В. Генетический контроль пигментации семянки подсолнечника и его использование в селекции/ В. В. Толмачев // Научнотехнический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. − 2005. − № 1 (132). − С 24-30.
- 59. Толмачев, В. В. Полиморфизм подсолнечника по признаку ветвления и его использование в селекции отцовских линий / В. В. Толмачев, В. П. Наконечный, Е. В. Ведмедева // Селекція і насінництво. 2009. Вып. 97. С. 181-188.
- 60. Тютюнников, Б. Н. Химия жиров / Б. Н. Тютюнников. М.: Колос. – 1992. – 448 с.
 - 61. Форпост масличной отрасли России. 2012. 524 с.
- 62. Харченко, Л. Н. «Прижизненный» анализ жирно-кислотного состава масла у подсолнечника как способ выведения биотипов / Л. Н. Харченко, Т. Г. Плытникова // Доклады ВАСХНИЛ. 1979. № 9. С. 16–18.
- 63. Харченко, Л. Н. Изменчивость содержания жирных кис- лот в масле семей подсолнечника / Л. Н. Харченко // Цитология и генетика. Киев, 1984. N = 6. C.447 452.
- 64. Харченко, Л. Н. Накопление и метаболизм жирных кислот в семенах высокоолеинового мутанта подсолнечника / Л. Н. Харченко, А. А. Бородулина // Тезисы докладов VII Международной конференции по подсолнечнику. Краснодар, 27 июня–3 июля 1976. М. 1978. С. 189-191.
- 65. Харченко, Л. Н. О гено- и фенотипическом механизме регуляции биосинтеза жирных кислот в семенах подсолнечника / Л. Н. Харченко // Физиология растений. М., 1979. Т. 26. Вып. 6. С. 1226–1231.
- 66. Харченко, Л. Н. Определение жирно-кислотного состава масла в части семени / Л. Н. Харченко, В. Ф. Шавло // Масложировая промышленность. 1976. С. 13–14.

- 67. Шмыгля, Е. В. Биохимические изменения запасных липидов семян высокоолеинового подсолнечника при созревании / Е. В. Шмыгля // Известия вузов, пищевая технология. 1993. № 1-2. С. 43-46.
- 68. Щербаков, В. Г. Биохимия и товароведение масличного сырья / В. Г. Щербаков. М.: Агропромиздат. 1991. 304 с.
- 69. Aladedunye, F. Frying stability of high oleic sunflower oils as affected by composition of tocopherol isomers and linoleic acid content / F. Aladedunye, R. Przybylski // Food Chemistry. 2013. Vol. 141. P. 2373-2378.
- 70. Alberioab, C. A new sunflower high oleic mutation confers stable oil grain fatty acid composition across environments / C. Alberioab, N. G. Izquierdoab, T. Galellac, S. Zuild R. Reidc, A. Zambellic // European Journal of Agronomy. 2016. Vol. 73. P. 25-33.
- 71. Aravie, G. O. Palm oil, its nutritional and health implications (Review) / G.O. Aravie, J. O. Oyekale, E. Emagbetere // Journal of Applied Sciences and Environmental Management. 2015. Vol. 19 (1). P. 127-133.
- 72. Baldini, M. Effects of different water availability on fatty acid composition of the oil in standard and high oleic sunflower hybrids / M. Baldini, R. Giovanardi, G. P. Vannozzi // Proc. 15th International Sunflower Conference. 12-15 June, Toulouse, France. 2000. Vol. 1. P. 79-84.
- 73. Baldini, M. Effects of water regime on fatty acid accumulation and final fatty acid composition in the oil of standard and high oleic sunflower hybrids / M. Baldini, R. Giovanardi, S. Tahmasebi-Enferadi, G. P. Vannozzi // Italian Journal of Agronomy. 2002. Vol. 6. P. 119-126.
- 74. Barkley, N. A. Genotyping and fatty acid composition analysis in segregating peanut (*Arachis hypogaea* L.) populations / N. A. Barkley, K. D. Chamberlin, M. L. Wang, R. N. Pittman // Peanut Science. 2011. Vol. 38. P. 11-19.
- 75. Bocianowski, J. Determination of fatty acid composition in seed oil of rapeseed (*Brassica napus* L.) by mutated alleles of the FAD3 desaturase

- genes / J. Bocianowski, K. Mikołajczyk, I. Bartkowiak-Broda // Journal of Applied Genetics. 2012. Vol. 53 (1). P. 27-30.
- 76. Buhr, T. Nuclear localization of RNA transcripts down-regulate seed fatty acid genes in transgenic soybean / T. Buhr, S. Sato, F. Ebrahim, A.Q. Xing, Y. Zhou, M. Mathiesen // Plant Journal. 2002. Vol. 30. P. 155-163.
- 77. Burhan, A. The determination of oil content and fatty acid compositions of domestic and exotic safflower (*Carthamus tinctorius* L.). Genotypes and their interactions / A. Burhan // Journal of Agronomy. 2007. Vol. 6. P. 415-420.
- 78. Burkhardt, H. J. Phosphatides isolated from seeds of com-mercial and experimental safflower varieties / H. J. Burkhardt // Journal of the American Oil Chemists' Society. -1971. V. 48. No 11. P. 607-699.
- 79. Chapman, K. D. Transgenic cotton plants with increased seed oleic acid content / K. D. Chapman, S. Austin-Brown, S. A. Sparace, A. J. Kinney, K. G. Ripp, I. L. Pirtle, R. M. Pirtle // JAOCS. − 2001. − Vol. 78. − № 9 − P. 941-947.
- 80. Christov, M. Characterization of wild *Helianthus* species as sources of new features for sunflower breeding / M. Christov // Compositae: Biology & Utilization. 1996. –Vol. 2. P. 547-570.
- 81. Christov, M. *Helianthus* species in breeding research on sunflower / M. Christov // Proc. 17th International Sunflower Conference. 8-12 June, Cordoba, Spain. 2008. Vol. 2. P. 709-714.
- 82. De Haro, A. Evaluation of wild sunflower (*Helianthus*) species for high content and stability of linoleic acid in the seed oil / A. De Haro, J. M. Fernandez-Martinez // Journal of Agricultural Science. 1991. Vol. 116. P. 359-367.
- 83. Dehmer, K.J. Development of molecular markers for high oleic acid content in sunflower / K.J. Dehmer, W. Friedt // Industrial Crops and Products. 1998. Vol. 7. P. 311-315.
- 84. Demurin, Y. A screening for suppressor genotypes on a high oleic mutation in sunflower // Y. Demurin, S. Efimenko, O. Borisenko // Proc. 16th

- International Sunflower Conference. August 29-September 2, Fargo, ND, USA. 2004. Vol. 2. P. 779-782.
- 85. Demurin, Y. Genetic collection of oleic acid content in sunflower seed oil / Y. Demurin, O. Borisenko // Helia. 2011. Vol. 34. P. 69-74.
- 86. Demurin, Y. Genetic variability of tocopherol composition in sunflower seeds as a basis of breeding for improved oil quality / Ya. Demurin, D. Skorich, Dj. Karlovic // Plant Breeding. 1996. Vol. 115. P. 33-36.
- 87. Demurin, Y. High oleic sunflower hybrid Oxy with changed seed tocopherol content / Y. Demurin, N. Bochkarev, O. Borisenko // Proc. 19th International Sunflower Conference. Edirne, Turkey. 2016. P. 492-494.
- 88. Demurin, Y. Homo-and heterozygous longitudinal gradient of oleic acid content in sunflower seeds / Y. Demurin, O. Borisenko, N. Bochkarov // Proc. 17th Proc. 17th International Sunflower Conference. 8-12 June, Cordoba, Spain. 2008. Vol. 2. P. 535-538.
- 89. Demurin, Y. Inheritance of increased oleic acid content in sunflower seed oil / Ya. Demurin, D. Skoric, I. Veresbaranji, S. Jocic // Helia. -2000. Vol. $23. N_{\odot} 32. P. 87-92$.
- 90. Demurin, Y. Unstable expression of *Ol* gene for high oleic acid content in sunflower seeds / Y. Demurin, D. Škorić // Proc. 14th International Sunflower Conference. 12-20 June, Beijing, Shenyang, China. 1996. P. 145-150.
- 91. Demurin, Y. Up-to-date results on biochemical genetics of sunflower in VNIIMK / Y. Demurin // Helia. 2003. Vol. 26. P. 137-142.
- 92. Dimitrijević, A. Oleic acid variation and marker-assisted detection of Pervenets mutation in high- and low-oleic sunflower cross / A. Dimitrijević, I. Imerovski, D. Miladinović, S. Cvejić, S. Jocić, T. Zeremski, Z. Sakač // Crop Breeding and Applied Biotechnology. 2017. Vol. 17. P. 235-241.
- 93. Dorrell, D. G. Chemical and morphological characteristics of seeds of some sunflower species / D. G. Dorrell, E. D. P. Whelan / Crop Science. 1978. Vol. 18. P. 969-971.

- 94. Dowd, M. K. Fatty acid profiles of cottonseed genotypes from the national cotton variety trials / M. K. Dowd, D. L. Boykin, W. R. Meredith, B. T. Campbell, F. M. Bourland, J. R. Gannaway, K. M. Glass, J. Zhang // The Journal of Cotton Science. 2010 Vol. 14. P. 64-73.
- 95. Echarte, M. M. Night temperature and intercepted solar radiation additively contribute to oleic acid percentage in sunflower oil / M. M. Echarte, P. Angeloni, F. Jaimes, J. Tognetti, N.G. Izquierdo, O. Valentinuz // Field Crops Research. 2010. Vol. 119. P. 27-35.
- 96. Echarte, M. M. Post-flowering assimilate availability regulates oil fatty acid composition in sunflower grains / M. M. Echarte, I. Alberdi, L. A. N. Aguirrezábal // Crop Science. 2012. Vol. 52. № 2. P. 818-829.
- 97. Fernandez-Martínez, J. M. Survey of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) germplasm for variants in fatty acid composition and other seed characters / J. M. Fernandez-Martínez, D. Rio, A. De Haro // Euphytica. 1993. Vol. 69. P. 115-122.
- 98. Fernández-Martínez, J. M. Progress in the genetic modification of sunflower oil quality / J. M. Fernández-Martínez, L. Velasco, B. Pérez-Vich // Proc.16th International sunflower conference. August 29 September 2. Fargo, North Dakota, USA. 2004. Vol. 1. P. 1-14.
- 99. Fernandez-Martinez, J. M. Genetic analysis of the high oleic acid content in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.) / J. M. Fernandez-Martinez, A. Jimenez, J. Dominguez // Euphytica. 1989. Vol. 41. P. 39-51.
- 100. Fernandez-Martinez, J.M. Breeding for speciality oil types in sunflower / J. M. Fernandez-Martinez, B. Perez-Vich, L. Velasco, J. Dominguez // Helia. 2007. Vol. 30 (46). P. 75-84.
- 101. Fernandez-Martinez, J.M. Isolation of high palmitic mutants on high oleic background / J.M. Fernandez-Martinez, J. Osorio, M. Mancha, R. Garces // Euphytica. 1997. Vol. 97. P. 113-116.

- 102. Fernandez-Moya, V. Temperature effect on a high stearic acid sunflower mutant / V. Fernandez-Moya, E. Martinez-Force, R. Garces // Phytochemistry. 2002. Vol. 59. P. 33-38.
- 103. Fick, G. N. Breeding and Genetics / G. N. Fick // Sunflower Science and Technology. 1978. P. 280-338.
- 104. Fick, G. N. Fertility restoration in confectionary sunflowers / G. N. Fick, D. E. Zimmer // Crop Science. 1974. Vol. 14 (4). P. 603-604.
- 105. Fick, G. N. Inheritance of high oleic acid in sunflower / G. N. Fick // Proc. 6th Sunflower Research. 1984. P. 9.
- 106. Flagella, Z. Changes in seed yield and oil fatty acid composition of high oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids in relation to the sowing date and the water regime / Z. Flagella, T. Rotunno, E. Tarantino, R. D. Caterina, A. De Caro // European Journal of Agronomy. -2002. Vol. 17. No 3. P. 221-230.
 - 107. Food fats and oils: Ninth edition. New York. 2006. 37 c.
- 108. Friedt, W. Improvement of sunflower oil quality / W. Friedt, M. Ganssmann, M. Korell // Eucarpia-Oil and Protein Crops Section. 1994. P. 1-29.
- 109. Futehally, S. Inheritance of very high levels of linoleic acid in an introduction of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) from Portigal / S. Futehally, P. F. Knowles // Proc. First International Safflower Conference. 12-16 July, Davis. California. 1981. P. 56-61.
- 110. Gangadhara, K. Inheritance of high oleic acid content in new sources of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) / K. Gangadhara, H. L. Nadaf // Agricultural Science Digest. 2016. Vol. 36 (4). P. 299-302.
- 111. Gecgel, U. Fatty acid composition of the oil from developing seeds of different varieties of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) / U. Gecgel, M. Demirci, E. Esendal, M. Tasan // Journal of the American Oil Chemists' Society. 2007. Vol. 84. P. 47-54.
- 112. Genetic architecture of palm oil fatty acid composition in cultivated oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Compared to its wild relative *E. oleifera* //

- PLOS ONE. 2014. Vol. 9 (6). Режим доступа: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101628.
- 113. Golkar, P. Genetic analysis of oil content and fatty acid composition in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) / P. Golkar, A. Arzani, A. M. Rezaei // Journal of Oil & Fat Industries. 2011. Vol. 88. P. 975-982.
- 114. Golombek, S. D. Effect of soil temperature on seed composition of three Spanish cultivars of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) / S. D. Golombek, R. Sridhar, U. Singh // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 1995. Vol. 43. P. 2067-2070.
- 115. Gottstein, T. Model study of different antioxidant properties of alpha and gamma tocopherol in fats / T. Gottstein, W. Grosch // Journal of Lipid Science and Technology. 1990. Vol. 92. P. 139–143.
- 116. Hardin, B. Mid-oleic acid sunflower hybrids debut / B. Hardin // Agricultural Research. 1998. Vol. 46. P. 14-15.
- 117. Harris, H. C. Influence of temperature on oil content and composition of sunflower seed / H. C. Harris, J. R. McWilliam, W. K. Mason // Australian Journal of Agricultural Research. 1978. Vol. 29. P. 1203-1212.
- 118. Hinds, M. J. Fatty acid composition of Caribbean-grown peanuts (*Arachis hypogaea L.*) at three maturity stages / M. J. Hinds // Food Chemistry. 1995. Vol. 53. P. 7-14.
- 119. Hongtrakul, V., Slabaugh, M.B., Knapp, S., A seed specific Δ-12 oleate desaturase gene is duplicated, rearranged and weakly expressed in high oleic acid sunflower lines / V. Hongtrakul, M. B. Slabaugh, S. Knapp // Crop Science. 1998. Vol. 38. P. 1245-1249.
- 120. Hristova, A. A study fatty acid composition and proteincontent in the seeds of *Helianthus annuus*, *Helianthus scaberrimus* and their F₁ hybrids / A. Hristova, Y. Georgieva-Todorova // C.R. Acad. Agric. Dimitrov. Sofia, Bulgaria. 1975. Vol. 8. P. 55-58.

- 121. Ivanov, P. Sunflower breeding for high palmitic acid content in the oil / P. Ivanov, D. Petakov, V. Nikolova, E. Pentchev // Proc. 12th International sunflower conference. Novi Sad, Yugoslavia. 1988. Vol. 2. P. 463–465.
- 122. Izquierdo, N. Night temperature affects fatty acid composition in sunflower oil depending on the hybrid and the phonological stage / N. Izquierdo, L. Aguirreza'bal, F. Andrade, V. Pereyra // Field Crop. 2002. Vol. 77. P. 115-126.
- 123. Jung, S. The high oleate trait in the cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L). II. Molecular basis and genetics of the trait / S. Jung, G. Powell, K. Moore, A. Abbott // Molecular Genetics and Genomics. 2000. Vol. 263. P. 806-811.
- 124. Kiatsrichart, S. Pan-frying stability of NuSun oil, a mid-oleic sunflower oil / Kiatsrichart S., Brewer M. S., Cadwallader K. R., Artz W.E. // Journal of the American Oil Chemists' Society. 2003. Vol. 80. P. 479-483.
- 125. Kinman, M. L. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs / M. L. Kinman // Proc 4th International sunflower conference. Memphis, USA. 1970. P. 181-183.
- 126. Kinney, A. J. Engineering soybeans for food and health / A.J. Kinney // AgBioForum. −2003. − № 6. − P. 18-22.
- 127. Kleingartner, L. W. NuSun sunflower oil: Redirection of an industry / L. W. Kleingartner // Trends in new crops and new uses: J. Janick, A. Whipkey (eds.). 2002. P. 135-138.
- 128. Knowles, P. F. High oleic acid content in new safflower, UC-1 / P. F. Knowles, A. B. Hill, F. E. Ruckman // California Agriculture. − 1965. − № 19. − P. 12-15.
- 129. Knowles, P. F. Inheritance of fatty acid content in the seed oil of a safflower introduction from Iran / P. F. Knowles, A. B Hill // Crop Science 1964. Vol. 4. P. 406-409.
- 130. Knowles, P. F. Safflower / P. F. Knowles // Oil Crops of the World: G. Röbbelen, R.K. Downey, A. Ashri (eds.). 1989. P. 363-374.

- 131. Laa, T. C. Effect of high-oleic acid soybean on seed oil, protein concentration, and yield / T. C. Laa, S. M. Pathanb, T. Vuonga // Crop Science. 2014. Vol. 54. № 5. P. 2054-2062.
- 132. Lacombe, S. A dominant mutation for high oleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed oil is genetically linked to a single olatedesaturase RFLP locus / S. Lacombe, A. Berville // Molecular Breeding. 2001. Vol. 8. P. 129-137.
- 133. Lacombe, S. An insertion of oleate desaturase homologous sequence silences via RNA the functional gene leading to high oleic acid content in sunflower seed oil / S. Lacombe, I. Souyris, A. Berville // Molecular Genetics and Genomics. 2009. Vol. 281. P. 43-54.
- 134. Lacombe, S. Genetic and molecular characterization of the high oleic content of sunflower oil in Pervenets / S. Lacombe, H. Guillot, F. Kaan, C. Millet, A. Berville // Proc.15th International Sunflower Conference, 12-15 June 2000. Toulouse, France, 2000. P. A13-A18.
- 135. Lacombe, S. The Pervenets mutation in sunflower knocks out the wild microsomal oleate desaturase gene leads to high oleic acid content in the seed oil / S. Lacombe, I. Souyris, A. Berville // Proc. 17th International Sunflower Conference. 8-12 June, Cordoba, Spain. 2008. Vol.2. P. 525-530.
- 136. Lagravere, T. Effects of temperature variations on fatty acid composition in oleic sunflower oil (*Helianthus annuus* L.) hybrids / T. Lagravere, S. Lacombe, A. Berville, J. Dayde, D. Kleiber, L. Champolivier // Proc. 15th International Sunflower Conference. 12-15 June, Toulouse, France. 2000. Vol. 1. P. 60-68.
- 137. Lagravere, T. Oil composition and accumulation of fatty acids in new oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids / T. Lagravere, S. Lacombe, O. Surel, D. Keiber, A. Berville, J. Dayde // Proc.15th International Sunflower Conference, 12-15 June 2000. Toulouse, France, 2000. P. A25-A30.
- 138. Leclercq, P. Une sterilite male cytoplasmique chez le tournesol / P. Leclercq // Ann. Amelior. Plantes. 1969. Vol. 19(2). P. 99–106.

- 139. Lee, J. D. Environmental stability of oleic acid concentration in seed oil for soybean lines with FAD2-1A and FAD2-1B mutant genes / J. D. Lee, K. D. Bilyeu, V. R. Pantalone // Crop Science 2012. Vol. 52. № 3. –P. 1290-1297.
- 140. Liu, L. A review of fatty acids and genetic characterization of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) seed oil / L. Liu, L. L. Guan, W. Wu, L. Wang // Current Organic Chemistry. 2016. Vol. 5 (160). [Электронный ресурс]. Режим доступа: doi:10.4172/2161-0401.1000160
- 141. Liu, Q. Genetic modification of cotton seed oil using inverted-repeat gene-silencing techniques / Q. Liu, S. Singh, A. Green // Biochemical Society Transactions. 2000 Vol. 28(6). P. 927-935.
- 142. Liu, Q. High-stearic and high-oleic cottonseed oils produced by hairpin RNA-mediated post-transcriptional gene silencing / Q. Liu, S. P. Singh, A. G. Green // Plant Physiology. 2002 Vol. 129(4). P. 1732-1743.
- 143. Lopez, Y. Genetic factor influencing high oleic acid content in Spanish market-type peanut cultivars / Y. Lopez, O. D. Smith, S. A. Senseman, W. L. Rooney // Crop Science. 2001. Vol. 41. P. 51-56.
- 144. Lopez, Y. Isolation and characterization of the Delta(12)-fatty acid desaturase in peanut (*Arachis hypogaea* L.) and search for polymorphisms for the high oleate trait in Spanish market-type lines / Y. Lopez, H. L. Nadaf, O. D. Smith, J. P. Connell, A. S. Reddy, A. K. Fritz. // Theoretical and Applied Genetics. 2000. Vol. 101. P. 1131-1138.
- 145. Marinković, R. Examination of heritability of certain quantitativetraits of sunflower (*H. annuus* L.) / R. Marinković, D. Škorić // Oil Production. 1984. Vol. 1. P. 161-167.
- 146. Marmesat, S. Thermostability of genetically modified sunflower oils differing in fatty acid and tocopherol compositions / S. Marmesat, L. Velasco, M. Victoria Ruiz-Méndez, J. M. Fernández-Martínez, C. Dobarganes // European Journal of Lipid Science and Technology. − 2008. − Vol. 110. − № 8. − P. 776-782.

- 147. Mercer, L. C. Inheritance of fatty acid content in peanut oil / L. C. Mercer, J. C. Wynne, C. T. Young // Peanut Science. 1990. Vol. 17. P. 17-21.
- 148. Miller, J. F. Inheritance of reduced stearic and palmitic acid contened in sunflower seed oil / J. F. Miller, B. A.Vick // Crop Science. 1999. Vol. 39. P. 364-367.
- 149. Miller, J.F. Genetic control of high oleic acid content in sunflower oil / J.F. Miller, D.C. Zimmerman, B.A. Vick // Crop Science. 1987. Vol. 27. P. 923-926.
- 150. Miller, J. F. Registration of four high linoleic sunflower germplasms / J. F. Miller, B. A. Vick // Crop Science. 2001. Vol. 41. № 2. P. 602.
- 151. Miller, J. F. Registration of four mid-range oleic acid sunflower genetic stocks / J. F. Miller B. A. Vick // Crop Science. 2002. Vol. 42 № 3. P. 994-994.
- 152. Miller, J. F. The genetics of sunflower / J. F. Miller, G. N. Fick // Sunflower Technology and Production. 1997. P. 441-496.
- 153. Moore, K.M. The inheritance of high oleic acid in peanut / K.M. Moore, D.A. Knauft. // Jour. Hered. 1989. Vol. 80. P. 252-253.
- 154. Nath, U. K. Modification of fatty acid profiles of rapeseed (*Brassica napus* L.) oil for using as food, industrial feed-stock and biodiesel / U. K. Nath, H.-T. Kim, K. Khatun, J. Park, K.-K. Kang, I. Nou // Plant Breeding and Biotechnology. 2016. Vol. 4(2). P. 123-134.
- 155. Neto, A. R. Environmental effect on sunflower oil quality / A. R. Neto, A. M. Rauen de Oliveira Miguel, A. L. Mourad, E. A. Henriques, R. M. Vercelino Alves // Crop Breeding and Applied Biotechnology. 2016. Vol. 16. P. 197-204.
- 156. Noh, A. Variability in fatty acid composition, iodine value and carotene content in the MPOB oil palm germplasm collection from Angola / A. Noh, N. Rajanaidu, A. Kushairi, R. Y. Mohd, D. A. Mohd // Journal of Oil Palm Research. 2002. Vol. 14. P. 18-23.

- 157. Norden, A. J. Variability in oil quality among peanut genotypes in the Florida breeding program / A. J. Norden, D. W. Gorbet, D. A. Knauft, C. T. Young //Peanut Science. 1987. Vol. 14. P. 7-11.
- 158. Osorio, J. Mutant sunflower with high concentration in saturated fatty acid in the oil / J. Osorio, J. M. Fernández-Mártinez, M. Mancha, R. Garces // Crop Science. 1995. Vol. 35. P. 739-742.
- 159. Pérez-Vich, B. Inheritance of high palmitic acid content in the seed oil of sunflower mutant CAS-5 / B. Pérez-Vich, J. Fernandez, R. Garces, J. M. Fernández-Martínez // Theoretical and Applied Genetics. 1999. Vol. 99. P. 496-501.
- 160. Pérez-Vich, B. Inheritance of high palmitic acid content in the sunflower mutant CAS-12 and its relationship with high oleic content / B. Pérez-Vich, J. Fernandez, R. Garces, J. M. Fernández-Martínez // Plant Breeding. 2002. Vol. 121. P. 49-56.
- 161. Pérez-Vich, B. Inheritance of high stearic acid content in the sunflower mutant CAS-14 / B. Pérez-Vich, L. Velasco, J. Munoz-Ruz, J. M. Fernández-Martínez // Crop Science. 2006. Vol. 46. P. 22-29.
- 162. Perez-Vich, B. Stearoyl-ACP and oleoyl-PC desaturase genes cosegregate with quantitative trait loci underlying high stearic and high oleic acid mutant phenotypes in sunflower / B. Perez-Vich, J. M. Fernandez-Martinez, M. Grondona, S. J. Knapp, S. T. Berry // Theoretical and Applied Genetics. 2002 Vol. 104. P. 338-349.
- 163. Premnath, A. Mapping quantitative trait loci controlling oil content, oleic acid and linoleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / A. Premnath, M. Narayana, C. Ramakrishnan, S. Kuppusamy, V. Chockalingam // Molecular Breeding. 2016. Vol. 36. P. 106.
- 164. Purdy, R.H. Oxidative stability of high oleic sunflower and safflower oils / R.H. Purdy // Journal of the American Oil Chemists' Society. 1996. Vol. 62. P. 523-525.

- 165. Putt, E. D. Observationson morphological characters and flowering processes in the sunflower *Helianthus annuus* L. / E. D. Putt // Scientific Agriculture 1940. Vol. 21. P. 167-179.
- 166. Rücker, B. Impact of low linolenic acid content on seed yield of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) / B. Rücker, G. Röbbelen // Plant Breeding. 1996 Vol. 115. P. 226-230.
- 167. Ruso, J. Isolation of variants with high saturated and high linoleic fatty acids in several wild sunflower species / J. Ruso, A. De Haro, J.M. Fernández-Martínez // Proc. 14th International Sunflower Conference. Beijing/Shenyang, China. 1996. P. 1047-1051.
- 168. Salas, J.J. Biochemical characterization of a highpalmitoleic acid *Helianthus annuus* mutant / J.J. Salas, E. Martínez-Force, R. Garcés // Plant Physiology and Biochemistry. 2004. Vol. 42. P. 373-381
- 169. Schierholt, A. B. Inheritance of high oleic acid mutations in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) / A. B. Schierholt, B. Rücker, H. C. Becker // Crop Science. 2001. Vol. 1. P. 1444-1449.
- 170. Schierholt, A. Influence of oleic acid content on yield in winter oilseed rape / A. Schierholt, H. C. Becker // Crop Science. 2010. Vol. 51. № 5. P. 1973-1979.
- 171. Schuppert, G. F. The sunflower high-oleic mutant *Ol* carries variable tandem repeats of fad2-1, a seed-specific oleoyl-phosphatidyl choline desaturase / G. F. Schuppert, S. Tang, M. B. Slabaugh, S. J. Knapp // Molecular Breeding. 2006. Vol. 17. P. 241-256.
- 172. Seiler, G. J. Effect of genotype, flowering date, and environment on oil content and oil quality of wild sunflower seed / G. J. Seiler // Crop Science. 1983. Vol. 23. P. 1063-1068.
- 173. Seiler, G. J. Evaluation of seeds of sunflower species for several chemical and morphological characteristics / G. J. Seiler // Crop Science. 1985. Vol. 25. P. 183-187.

- 174. Seiler, G. J. Oil concentration and fatty acid composition of achenes of *Helianthus* species (*Asteraceae*) from Canada / G. J. Seiler, M. E. Brothers // Economic Botany. 1999. Vol. 53. P. 273-280.
- 175. Seiler, G. J. Oil concentration and fatty acid composition of achenes of North American *Helianthus* (*Asteraceae*) species / G. J. Seiler // Economic Botany. 1994. 48. P. 271-279.
- 176. Seiler, G. J. Oil concentration and fatty acid profile of wild *Helianthus* species from the southeastern United States / G. J. Seiler, T. J. Gulya, G. Kong // Industrial Crops and Products. 2010. Vol. 31. P. 527-533.
- 177. Seiler, G. J. Potential source of reduced palmitic and stearic fatty acids in sunflower oil from a population of wild *Helianthus annuus* / G. J. Seiler // Trends in new crops and new uses. 2002. P. 150-152.
- 178. Seiler, G. J. Wild annual *Helianthus anomalus* and *H. deserticola* for improving oil content and quality in sunflower / G. J. Seiler // Industrial Crops and Products. 2007. Vol. 25. P. 95-100.
- 179. Seiler, G. J. Wild *Helianthus annuus*, a potential source of reduced palmitic and stearic fatty acids in sunflower oil / G. J. Seiler // Helia. 2004. Vol. 27(40). P. 55-62.
- 180. Seiler, G. J. Wild sunflower species from the southeastern United States as potential sources for improving oil content and quality in cultivated sunflower / G. J. Seiler, T. J. Gulya, G. Kong // Proc. 17th International Sunflower Conference. 8-12 June, Cordoba, Spain. 2008. Vol. 2. P. 715-720.
- 181. Simpson, B. W. Selection for high linoleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / B. W. Simpson, C. M. McLeod, D. L. George // Australian Journal of Experimental Agriculture. 1989. Vol. 29. P. 233-239.
- 182. Singkham, N. Estimation of heritability by parent-offspring regression for high-oleic acid in peanut / N. Singkham, S. Jogloy, T. Kesmala, P. Swatsitang, P. Jaisil, N. Puppala, A. Patanothai // Asian Journal of Plant Sciences. 2010. Vol. 9. P. 358-363.

- 183. Skorić, D. Desired model of hybrid sunflower and the newly developed NS-hybrids / D. Skorić // Helia. 1980. № 3. P. 19-24.
- 184. Skoric, D. Sunflower genetics and breeding: international monograph / D. Skorić, G. J. Seiler, Z. Liu / Novi Sad: Serbian Academy of Sciences and Arts. Branch. 2012. 520 p.
- 185. Sobrino, E. Modeling the oleic acid content in sunflower oil / E. Sobrino, A. M. Tarquis, M. Cruz Díaz // Agronomy Journal. 2003. Vol. 95. P. 329-334.
- 186. Sweeneya, D. W. Characterization of new allelic combinations for high-oleic soybeans / D. W. Sweeneya, M. A. Carrero-Colónb, K. A. Hudson // Crop Science. 2015. Vol. 57. № 2. P. 611-616.
- 187. Thapaa, R. Novel FAD2–1A alleles confer an elevated oleic acid phenotype in soybean seeds / R. Thapaa, M. Carrero-Colonb, M. Crowea, E. Gaskina, K. Hudson // Crop Science. 2015. Vol. 56. № 1. P. 226-231.
- 188. Thompson, T. E., Wild *Helianthus* as a genetic resource / T. E. Thompson, D. C. Zimmerman, C. E. Rogers. Field Crops Research. 1981. Vol. 4. P. 333-343.
- 189. Tilak, I. S. Evaluation of SSR and INDEL markers associated with high and low oleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotypes / I. S. Tilak, B. Kisan, // Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. 2017. Vol. 6(5). P. 1560-1563.
- 190. Triboï-Blondel, A. M. The effect of temperature from flowering to maturity on seed composition of high oleic sunflower inbreds and mid oleic hybrids / A. M. Triboï-Blondel, B. Bonnemoy, R. Falcimagne, M. Martignac, J. Messaoud // Proc. 15th International Sunflower Conference. 12-15 June, Toulouse, France. 2000. Vol. 1. P. 67-72.
- 191. Urie, A. L. Inheritance of high oleic acid in sunflower / A. L. Urie // Crop Science. 1985. Vol. 25. № 6. P. 986-989.
- 192. Urie, A. L. Inheritance of very high oleic acid content in sunflower / A. L. Urie // Proc. 6th Sunflower Research Forum. 1984. P. 9-10.

- 193. Van der Merwe, R. Physicochemical and oxidative stability characteristics of high- and mid-oleic sunflower seed oil / R. van der Merwe, A. Hugo, M. Labuschagne // Proc. 18th International Sunflower Conference. –Mar del Plata, Argentina. 2012. Vol. 2 P. 234-240.
- 194. Van der Merwe, R. Stability of seed oil quality traits in high and midoleic acid sunflower hybrids / R. Van der Merwe, M. T. Labuschagne, L. Herselman, A. Hugo // Euphytica. 2013. Vol. 193. P. 157-168.
- 195. Vegetable oils in food technology: composition, properties and uses: Frank D. Gunstone (eds.). 2012. 353 c.
- 196. Velasco, L. Breeding for oil quality in safflower / L. Velasco, J.M. Fernandez // Proc. 5th International Safflower Conference. 23-27 July, Williston, North Dokota, Sidney, Montona, USA. 2001. P. 133-137.
- 197. Velasco, L. Inheritance of oleic acid content under controlled environment / L. Velasco, B. Perez-Vich, J.M. Fernandez-Martinez // Proc. 15th International Sunflower Conference. 12-15 June, Toulouse, France. 2000. Vol. 1. P. A31-A36.
- 198. Velasco, L., 2005. Genetic study of several seed oil quality traits in safflower / L. Velasco, B. Perez-Vich, Y. Hamdan, J.M. Fernandez // Proc. 6th International Safflower Conference. 6-10 June, Istanbul, Turkey. 2005. P. 74-79
- 199. Velasco, L., Relationships between seed oil content and fatty acid composition in high stearic acid sunflower / L. Velasco, B. Perez-Vich, J.M. Fernandez // Plant Breeding. 2007. Vol. 126. P. 503–508.
- 200. Vick, B. A. Inheritance of reduced saturated fatty acid content in sunflower oil / B. A. Vick, C. C. Jan, J. F. Miller // Helia. 2002. 25(36). P. 113 –122.
- 201. Vick, B. A. Two-year study on the inheritance of reduced saturated fatty acid content in sunflower seed / B. A. Vick, C. C. Jan, J. F. Miller // Helia. 2004. 27(41). P. 25 –40.

- 202. Vosoughkia, M. Evaluation of oil content and fatty acid composition in seeds of different genotypes of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) / M. Vosoughkia, L. Hossainchi, M. Ghavami, M. Gharachorloo, B. Delkhosh // International Journal of Agricultural Science and Research. 2011. Vol. 2. № 1. P. 59-66.
- 203. Warner, K. Effects of oleic acid levels in NuSun mid-oleic sunflower oil from 1996-1998 on oil stability and frying quality / K. Warner // Proc. 22nd Sunflower Research Workshop. 18-19 January, Fargo, ND, USA. 2000. p. 91-95.
- 204. Warner, K. Oxidative stability of crude mid-oleic sunflower oils from seeds with high γ and δ -tocopherol levels / K. Warner, J. Miller, Y. Demurin // Journal of the American Oil Chemists' Society. 2008. Vol. 85. P. 529–533.
- 205. Zuil, S.G.Oil quality of maize and soybean genotypes with increased oleic acid percentage as affected by intercepted solar radiation and temperature / S. G. Zuil, N. G. Izquierdo, J. Luján, M. Cantarero, L. A. N. Aguirrezábal //Field Crops Research. 2012. Vol. 127. P. 203-214.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Описание линий коллекции по форме RTG/0081/2 Госкомиссии $P\Phi$ по испытанию и охране селекционных достижений по признакам гипокотиля и стебля подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, 2013 г.

Генотип	Гипокотиль: антоциановая	Гипокотиль: интенсивность	Стебель: опушение в верхней
Тенотип	окраска	антоциановой окраски	части
Стадия учета	A2	A2	F1
HA413	имеется	слабая	среднее
RHA416	имеется	слабая	слабое
ЛГ28	отсутствует	-	сильное
BK678	имеется	средняя	сильное
BK680	имеется	слабая	среднее
BK876	имеется	слабая	среднее
RHA345	имеется	средняя	среднее
ЛГ26	имеется	сильная	сильное
K824	отсутствует	-	среднее
K235	отсутствует	-	среднее
83HR4	имеется	слабая	среднее
RIL100	имеется	средняя	среднее
BK195	имеется	средняя	среднее
BK580	имеется	средняя	среднее
BK508	имеется	средняя	среднее
BK850	отсутствует	-	среднее
BK541	имеется	средняя	среднее
ЛГ27	отсутствует	-	среднее

Описание линий коллекции по форме RTG/0081/2 Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений по признакам листа подсолнечника

Генотип	Лист: размер	Лист: зеленая окраска	Лист: пузыр- чатость	Лист: зубча- тость	Лист: форма поперечного сечения	Лист: форма верхушки	Лист: размер ушек	Лист: боковые крылье- видные сегменты	Лист: угол между самыми нижними боковыми жилками	Лист: высота кончика пластинки относительно прикрепления черешка
Стадия учета	E4	E4	E4	E4	E4	E4	E4	E4	E4	E4
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
HA413	крупны й	средняя	слабая	крупная	плоский	от узкотре- угольной до широкотре- угольной	маленькие	слабо выраже- ны	прямой или почти прямой	низкая
RHA416	средний	средняя	слабая	средняя	вогнутый	широкотре- угольная	большие	слабо выраже- ны	прямой или почти прямой	средняя
ЛГ28	средний	темная	слабая	крупная	вогнутый	от широко- треугольной до остро- конечной	среднего размера	слабо выраже- ны	прямой или почти прямой	средняя
BK678	средний	средняя	сильная	мелкая	выпуклый	от широко- треугольной до округлой	среднего размера	слабо выраже- ны	прямой или почти прямой	средняя
BK680	средний	темная	средняя	средняя	вогнутый	широкотре- угольная	маленькие	отсутст- вуют	прямой или почти прямой	средняя

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
BK876	средний	средняя	сильная	мелкая	выпуклый	от широко-	маленькие	отсутст-	прямой или	высокая
					-	треугольной		вуют	почти	
						до округлой			прямой	
RHA345	средний	средняя	слабая	крупная	вогнутый	широкотре-	большие	слабо		средняя
						угольная		выраже-		_
								ны		
ЛГ26	средний	средняя	слабая	очень	выпуклый	от узкотре-	отсутству-	сильно	острый	низкая
				крупная		угольной до	ют или	выраже-		
						широкотре-	очень	ны		
						угольной	маленькие			
K824	крупны	средняя	слабая	крупная	вогнутый	от широко-	отсутству-	сильно	прямой или	высокая
	й					треугольной	ют или	выраже-	почти	
						до остро-	очень	ны	прямой	
						конечной	маленькие			
K235	средний	средняя	слабая	средняя	вогнутый	остроконеч-	среднего	отсутст-	тупой	средняя
						ная	размера	вуют		
83HR4	средний	средняя	слабая	мелкая	плоский	от узкотре-	среднего	слабо	прямой или	средняя
						угольной до	размера	выраже-	почти	
						широкотре-		ны	прямой	
						угольной				
RIL100	средний	средняя	сильная	мелкая	плоский	остроконеч-	маленькие	сильно	прямой или	средняя
						ная		выраже-	почти	
								ны	прямой	
BK195	средний	средняя	слабая	крупная	выпуклый	широкотре-	среднего	отсутст-	острый	низкая
						угольная	размера	вуют		
BK580	средний	средняя	слабая	средняя	плоский	широкотре-	маленькие	слабо	прямой или	средняя
						угольная		выраже-	почти	
								ны	прямой	
BK508	средний	средняя	слабая	средняя	плоский	широкотре-	маленькие	слабо	прямой или	средняя
						угольная		выраже-	почти	
								ны	прямой	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
BK850	мелкий	темная	слабая	крупная	плоский	от широко-	среднего	слабо	прямой или	высокая
						треугольной	размера	выраже-	почти	
						до остро-		ны	прямой	
						конечной				
BK541	средний	средняя	слабая	средняя	вогнутый	широкотре-	среднего	слабо	прямой или	высокая
						угольная	размера	выраже-	почти	
								ны	прямой	
ЛГ27	средний	средняя	сильная	крупная	сильно-	от широко-	большие	отсутст-	прямой или	низкая
					вогнутый	треугольной		вуют	почти	
						до остро-			прямой	
						конечной				

Описание линий коллекции по форме RTG/0081/2 Госкомиссии $P\Phi$ по испытанию и охране селекционных достижений по морфологическим признакам цветка подсолнечника

Генотип	Время цветения	Язычковые цветки: плотность	Язычко- вый цветок: форма	Язычковый цветок: располо-жение	Язычко- вый цветок: длина	Язычковый цветок: окраска	Трубчатый цветок: окраска	Трубчатый цветок: антоциановая окраска рыльца	Трубчатый цветок: интенсив- ность антоциано- вой окраски	Трубча- тый цветок: образова- ние пыльцы
Стадия учета		F3.2	F3.2	F3.2	F3.2	F3.2	F3.2	F3.2	F3.2	F3.2
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
HA413	позднее	средней плотности	узкояйце- видный	сильно изогнутое к обратной стороне корзинки	средней длины	желтый	желтый	отсутствует	-	имеется
RHA416	среднее	плотные	узкояйце- видный	плоское	средней длины	желтый	оранжевый	имеется	средняя	имеется
ЛГ28	позднее	плотные	узкояйце- видный	волнистое	средней длины	желтый	оранжевый	отсутствует	-	имеется
ВК678	раннее	средней плотности	узкояйце- видный	плоское	средней длины	желтый	желтый	имеется	слабая	имеется
ВК680	среднее	средней плотности	узкояйце- видный	волнистое	средней длины	желтый	оранжевый	отсутствует	-	имеется
BK876	среднее	средней плотности	узкояйце- видный	волнистое	средней длины	желтый	желтый	имеется	слабая	имеется

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
К824	среднее	средней	узкояйце-	волнистое	средней	желтый	желтый	отсутствует	-	имеется
		плотности	видный		длины					
RHA345	среднее	средней	веретено-	скручен	средней	желтый	желтый	отсутствует	-	имеется
		плотности	образный	вдоль	длины					
				продольной						
				оси						
ЛГ26	среднее	рыхлые	веретено-	сильно	средней	оранжевый	оранжевый	имеется	сильная	имеется
			образный	изогнутое к	длины					
				обратной						
				стороне						
				корзинки						
K235	среднее	рыхлые	веретено-	плоское	средней	оранжевый	оранжевый	имеется	средняя	имеется
			образный		длины					
83HR4	среднее	средней	широко-	волнистое	средней	желтый	оранжевый	имеется	средняя	имеется
		плотности	яйцевидный		длины					
RIL100	среднее	плотные	узкояйце-	плоское	средней	желтый	оранжевый	имеется	сильная	имеется
			видный		длины					
BK195	среднее	плотные	узкояйце-	сильно	средней	желтый	оранжевый	имеется	слабая	имеется
			видный	изогнутое к	длины					
				обратной						
				стороне						
				корзинки						
BK580	среднее	средней	узкояйце-	плоское	средней	желтый	оранжевый	отсутствует	-	имеется
		плотности	видный		длины					
BK508	среднее	средней	узкояйце-	плоское	средней	желтый	оранжевый	отсутствует	-	имеется
		плотности	видный		длины					
BK850	среднее	средней	узкояйце-	волнистое	средней	желтый	оранжевый	имеется	средняя	имеется
	-	плотности	видный		длины				-	
BK541	среднее	рыхлые	веретено-	плоское	средней	желтый	оранжевый	отсутствует	-	имеется
	-	_	образный		длины					
ЛГ27	позднее	рыхлые	широко-	плоское	средней	желтый	желтый	отсутствует	-	имеется
			яйцевидный		длины					

Описание линий коллекции по форме RTG/0081/2 Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений по морфологическим признакам листочков обертки подсолнечника

Генотип	Листочек обертки: форма	Листочек обертки: длина кончика	Листочек обертки: зеленая окраска внешней стороны	Листочек обертки: положение по отношению к корзинке
Стадия учета	F3.2	F3.2	F3.2	M0
1	2	3	4	5
HA413	явно удлиненный	средней длины	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
RHA416	не явно удлиненный и не явно округлый	средней длины	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
ЛГ28	не явно удлиненный и не явно округлый	средней длины	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
BK678	не явно удлиненный и не явно округлый	средней длины	средняя	сильно охватывает
BK680	не явно удлиненный и не явно округлый	длинный	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
BK876	не явно удлиненный и не явно округлый	средней длины	средняя	сильно охватывает
RHA345	не явно удлиненный и не явно округлый	длинный	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
ЛГ26	не явно удлиненный и не явно округлый	средней длины	средняя	слабо охватывает
K824	не явно удлиненный и не явно округлый	средней длины	средняя	сильно охватывает
K235	явно удлиненный	средней длины	средняя	сильно охватывает
83HR4	не явно удлиненный и не явно округлый	средней длины	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
RIL100	явно удлиненный	длинный	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
BK195	не явно удлиненный и не явно округлый	средней длины	средняя	слабо охватывает
BK580	не явно удлиненный и не явно округлый	длинный	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
BK508	не явно удлиненный и не явно округлый	длинный	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
BK850	не явно удлиненный и не явно округлый	длинный	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
BK541	явно удлиненный	длинный	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает
ЛГ27	явно округлый	средней длины	средняя	не охватывает или очень слабо охватывает

Описание линий коллекции по форме RTG/0081/2 Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений по признакам ветвления и морфологии корзинки подсолнечника

Генотип	Растение: высота (при созревании)	Растение: ветвление	Растение: тип ветвления	Растение: естественное положение наивысшей боковой корзинки к центральной корзинке	Корзинка: положение	Корзинка: размер	Корзинка: форма семенной стороны
Стадия учета	M0	M0-M2	M0-M2	M0-M2	M3	M3	M3
1	2	3	4	5	6	7	8
HA413	среднее	отсутствует	-	-	полуповернутая вниз с прямым стеблем	большая	сильновыпуклая
RHA416	среднее	имеется	полностью ветвистое	выше	полуповернутая вниз с изогнутым стеблем	маленькая	деформированная
ЛГ28	высокое	отсутствует	-	-	полуповернутая вниз с прямым стеблем	средняя	деформированная
BK678	среднее	отсутствует	-	-	повернутая вниз с прямым стеблем	средняя	слабовыпуклая
BK680	среднее	отсутствует	-	-	полуповернутая вниз с прямым стеблем	большая	слабовыпуклая
BK876	среднее	отсутствует	-	-	полуповернутая вниз с изогнутым стеблем	средняя	сильновыпуклая
RHA345	высокое	имеется	полностью ветвистое	ниже	повернутая вниз с изогнутым стеблем	маленькая	сильновыпуклая
ЛГ26	высокое	отсутствует	-	-	повернутая вниз с изогнутым стеблем	большая	деформированная

1	2	3	4	5	6	7	8
K824	низкое	отсутствует	-	-	полуповернутая вниз	большая	плоская
					с изогнутым стеблем		
K235	среднее	имеется	преимущественно	выше	повернутая вниз с	маленькая	сильновыпуклая
			верхушечное		изогнутым стеблем		
83HR4	среднее	имеется	преимущественно	выше	повернутая вниз с	маленькая	сильновыпуклая
			верхушечное		изогнутым стеблем		
RIL100	среднее	имеется	преимущественно	на одном уровне	повернутая вниз с	маленькая	деформированная
			верхушечное		изогнутым стеблем		
BK195	среднее	имеется	полностью	выше	повернутая вниз с	маленькая	деформированная
			ветвистое		прямым стеблем		
BK580	среднее	имеется	полностью	ниже	повернутая вниз с	маленькая	сильновыпуклая
			ветвистое		изогнутым стеблем		
BK508	среднее	имеется	полностью	ниже	повернутая вниз с	маленькая	слабовыпуклая
			ветвистое		изогнутым стеблем		
BK850	низкое	имеется	полностью	на одном уровне	повернутая вниз с	маленькая	сильновыпуклая
			ветвистое		изогнутым стеблем		
BK541	среднее	отсутствует	-	-	полуповернутая вниз	большая	сильновыпуклая
					с прямым стеблем		
ЛГ27	высокое	отсутствует	-	-	повернутая вниз с	большая	сильновыпуклая
					изогнутым стеблем		

Описание линий коллекции по форме RTG/0081/2 Госкомиссии $P\Phi$ по испытанию и охране селекционных достижений по морфологическим признакам семянок подсолнечника

Генотип	Семянка: размер	Семянка: форма	Семянка: толщина относительно ширины	Семянка: основная окраска	Семянка: краевые полоски	Семянка: полоски между краями	Семянка: окраска полосок	Семянка: пятна на семенной кожуре
Стадия учета	M4	M4	M4	M4	M4	M4	M4	M4
HA413	средняя	узкояйцевидная	средняя	черная	сильно выражены	сильно выражены	серые	отсутствует
RHA416	маленькая	узкояйцевидная	средняя	черная	отсутствуют	-	-	отсутствует
ЛГ28	средняя	узкояйцевидная	толстая	черная	слабо выражены	отсутствуют	серые	отсутствует
BK678	средняя	широкояйцевидная	средняя	черная	отсутствуют	сильно выражены	серые	отсутствует
ВК680	средняя	узкояйцевидная	толстая	черная	сильно выражены	слабо выражены	серые	отсутствует
BK876	средняя	узкояйцевидная	толстая	черная	отсутствуют	отсутствуют	-	отсутствует
RHA345	средняя	узкояйцевидная	средняя	черная	сильно выражены	сильно выражены	серые	отсутствует
ЛГ26	средняя	широкояйцевидная	средняя	белая	отсутствуют	отсутствуют	-	отсутствует
К824	средняя	широкояйцевидная	толстая	серая	сильно выражены	слабо выражены	белые	отсутствует
K235	средняя	узкояйцевидная	толстая	коричнев ая	сильно выражены	сильно выражены	белые	отсутствует
83HR4	средняя	узкояйцевидная	толстая	черная	отсутствуют	отсутствуют	-	отсутствует
RIL100	средняя	узкояйцевидная	средняя	серая	отсутствуют	отсутствуют	-	отсутствует
BK195	маленькая	широкояйцевидная	средняя	черная	сильно выражены	сильно выражены	серые	отсутствует
BK580	средняя	узкояйцевидная	средняя	черная	сильно выражены	сильно выражены	серые	отсутствует
BK508	средняя	широкояйцевидная	средняя	черная	сильно выражены	сильно выражены	серые	отсутствует
BK850	средняя	широкояйцевидная	средняя	черная	отсутствуют	отсутствуют	-	отсутствует
BK541	большая	узкояйцевидная	толстая	черная	сильно выражены	сильно выражены	серые	отсутствует
ЛГ27	большая	широкояйцевидная	средняя	белая	отсутствуют	отсутствуют	черные	имеется

ПРИЛОЖЕНИЕ 7

Жирно-кислотный состав масла в семенах 100 образцов генетической коллекции подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, 2017 г.

Готто					Массов	ая доля жи	рной кисл	юты*, %				
Генотип	C _{14:0}	C _{16:0}	C _{16:1}	C _{18:0}	C _{18:1}	C _{18:2}	C _{18:3}	C _{20:0}	C _{20:1}	C _{22:0}	C _{22:1}	C _{24:0}
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
355114	0,05	6,96	0,13	3,76	32,56	49,82	0,18	0,37	0,18	2,52	3,14	0,33
1416-5	0,04	6,10	0,06	4,20	34,24	50,53	0,07	0,35	0,22	1,84	2,04	0,32
AH 70029 Rf	0,07	7,03	0,11	5,60	27,07	56,93	0,14	0,39	0,11	1,05	1,26	0,25
I ₃ BC ₄ ANN 2165	0,04	6,74	0,28	5,07	24,66	55,76	0,14	0,29	0,19	1,75	4,75	0,33
I ₃ BC ₄ PET 2203	0,05	6,02	0,09	3,72	31,10	52,68	0,07	0,32	0,19	2,10	3,31	0,36
I ₄ BC ₄ ANN 2188	0,04	6,09	0,08	4,92	25,52	58,40	0,12	0,36	0,15	1,40	2,64	0,28
M 1046	0,06	6,58	0,14	2,52	29,27	57,92	0,10	0,23	0,18	1,12	1,62	0,26
№ 424924	0,07	7,14	0,16	7,19	26,32	56,06	0,12	0,47	0,10	1,09	1,02	0,25
№ 577083	0,09	7,93	0,10	3,47	18,41	66,07	0,12	0,30	0,16	1,07	2,01	0,28
№ 577432	0,07	6,19	0,11	2,98	28,41	59,40	0,10	0,24	0,15	1,00	1,13	0,22
№ 577433	0,08	7,16	0,16	3,24	28,28	57,68	0,12	0,26	0,16	1,20	1,33	0,33
RHA 265-1	0,05	5,45	0,07	6,62	49,14	36,00	0,07	0,49	0,12	1,25	0,47	0,26
RHA 274-1	0,07	7,33	0,10	3,97	30,69	54,93	0,12	0,32	0,15	0,99	1,02	0,30
RHA 297	0,05	6,55	0,09	3,72	36,43	49,68	0,13	0,35	0,22	1,34	1,23	0,20
RHA 298	0,07	6,66	0,11	5,19	30,81	54,21	0,23	0,35	0,17	0,98	0,87	0,34
S1 2966	0,07	7,57	0,15	5,31	32,52	51,61	0,08	0,36	0,11	0,96	1,08	0,19
Z 1064	0,09	9,05	0,07	6,23	47,54	32,37	0,09	0,59	0,17	2,46	0,93	0,40
Z 231	0,03	5,96	0,09	6,39	42,46	42,34	0,06	0,46	0,11	1,23	0,55	0,31
$ZB \times 231 AC$	0,08	6,25	0,13	3,89	45,53	41,69	0,08	0,31	0,15	1,14	0,49	0,27
AH 512 Rf	0,05	5,53	0,07	4,63	45,10	41,73	0,08	0,35	0,16	1,31	0,69	0,29
Б 2073	0,04	6,02	0,11	3,02	44,92	43,62	0,10	0,23	0,19	0,93	0,59	0,24
BA 4	0,05	6,68	0,14	3,84	36,98	49,06	0,20	0,28	0,20	1,20	1,07	0,31
BA 1	0,07	6,66	0,11	4,81	43,09	42,19	0,11	0,40	0,15	1,25	0,84	0,32

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11 11	12	13
ВИР 130- 1	0,05	5,52	0,11	5,46	54,11	31,80	0,21	0,49	0,25	1,34	0,34	0,33
ВИР 172	0,05	5,53	0,07	4,63	45,10	41,73	0,08	0,35	0,16	1,31	0,69	0,29
ВИР 369	0,07	7,55	0,23	2,37	32,72	54,09	0,07	0,22	0,19	1,04	1,22	0,24
ВИР 391	0,03	5,96	0,09	6,39	42,46	42,34	0,06	0,46	0,11	1,23	0,55	0,31
BK 102	0,04	6,02	0,11	3,02	44,92	43,62	0,10	0,23	0,19	0,93	0,59	0,24
BK 206	0,07	7,03	0,11	5,60	27,07	56,93	0,14	0,39	0,11	1,05	1,26	0,25
BK 268	0,05	5,61	0,09	6,86	39,95	42,20	0,12	0,48	0,14	2,35	1,83	0,33
BK 30	0,07	7,57	0,15	5,31	32,52	51,61	0,08	0,36	0,11	0,96	1,08	0,19
BK 15	0,06	6,58	0,14	2,52	29,27	57,92	0,10	0,23	0,18	1,12	1,62	0,26
BK 416	0,04	6,28	0,10	5,59	50,49	35,03	0,05	0,39	0,13	1,26	0,38	0,28
BK 428	0,07	6,17	0,10	5,92	29,42	55,13	0,08	0,39	0,14	1,13	1,20	0,24
BK 464	0,04	3,98	0,24	1,62	88,66	3,63	0,07	0,20	0,41	0,76	0,03	0,34
BK 474	0,06	7,98	0,17	4,93	31,75	51,96	0,10	0,34	0,14	1,15	1,13	0,29
BK 475	0,05	5,48	0,13	2,89	46,60	42,38	0,05	0,27	0,19	1,18	0,52	0,28
BK 519	0,07	7,20	0,08	5,25	31,00	52,46	0,12	0,40	0,15	1,58	1,36	0,32
ЖС 17	0,04	5,44	0,09	3,93	40,87	43,80	0,11	0,32	0,22	2,13	2,75	0,30
И ₇ -235	0,05	5,62	0,08	3,90	41,75	42,56	0,06	0,35	0,16	2,56	2,53	0,38
И ₇ -246	0,04	4,83	0,05	5,32	53,29	31,54	0,07	0,42	0,16	2,42	1,54	0,32
K 1391	0,07	5,85	0,07	4,25	26,08	60,33	0,16	0,29	0,19	1,00	1,52	0,19
К 1459	0,08	6,97	0,20	3,90	27,72	56,00	0,58	0,39	0,46	1,37	2,03	0,31
К 1506	0,05	5,54	0,07	5,50	33,45	51,99	0,13	0,45	0,17	1,45	0,84	0,35
К 1594	0,07	7,60	0,11	4,05	28,76	56,33	0,12	0,36	0,15	1,18	0,92	0,35
К 1687	0,06	6,24	0,11	4,33	32,76	53,87	0,14	0,30	0,16	0,91	0,83	0,28
К 2068	0,05	5,17	0,04	4,02	33,93	53,33	0,11	0,28	0,19	1,36	1,26	0,27
К 2086	0,07	7,50	0,16	4,61	41,56	43,03	0,17	0,43	0,22	1,44	0,47	0,34
К 2125	0,04	5,83	0,18	3,33	28,23	59,86	0,15	0,28	0,17	0,92	0,71	0,29
К 223	0,06	4,52	0,13	2,01	44,39	46,73	0,13	0,11	0,17	0,78	0,81	0,17
К 2235	0,08	6,82	0,13	2,77	45,92	42,01	0,14	0,23	0,21	0,97	0,45	0,26

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
К 2238	0,05	6,37	0,07	5,08	37,81	47,25	0,09	0,41	0,18	1,38	1,04	0,28
K 225	0,10	6,14	0,20	4,02	44,74	40,48	0,66	0,40	0,48	1,71	0,79	0,26
K 2257	0,05	7,33	0,08	7,50	41,85	39,27	0,11	0,60	0,10	2,08	0,66	0,37
K 2462	0,06	8,60	0,31	2,79	25,00	60,26	0,07	0,23	0,14	0,90	1,44	0,20
K 2479	0,04	4,76	0,09	3,48	43,40	45,46	0,14	0,32	0,19	1,21	0,58	0,34
К 3035	0,04	6,79	0,14	5,28	32,36	51,45	0,12	0,52	0,21	1,42	1,28	0,39
К 3059	0,06	6,31	0,29	3,52	46,38	39,04	0,88	0,33	0,56	1,38	0,91	0,34
К 3159	0,10	8,42	0,25	2,69	18,47	65,01	0,15	0,26	0,17	1,06	3,22	0,20
К 3350	0,08	8,00	0,18	4,33	26,52	55,87	0,32	0,36	0,19	1,47	2,39	0,31
К 3376	0,03	5,03	0,09	3,49	47,62	40,82	0,09	0,32	0,21	1,31	0,73	0,25
К 370	0,08	6,06	0,09	5,37	37,54	48,03	0,11	0,41	0,19	1,23	0,63	0,27
K 581	0,10	6,90	0,16	3,03	27,66	58,99	0,11	0,28	0,19	1,06	1,22	0,30
K 651-3	0,09	6,96	0,11	4,58	38,66	46,32	0,11	0,40	0,19	1,49	0,76	0,33
K 912	0,05	7,02	0,18	7,27	41,78	40,38	0,22	0,55	0,20	1,47	0,58	0,29
K562	0,08	6,25	0,13	3,89	45,53	41,69	0,08	0,31	0,15	1,14	0,49	0,27
КГ 104	0,06	6,53	0,11	6,26	45,31	39,04	0,12	0,52	0,12	1,11	0,49	0,34
КГ 19	0,06	6,72	0,08	4,13	16,34	68,55	0,14	0,29	0,13	0,97	2,38	0,22
КГ 21	0,05	6,02	0,14	3,59	48,43	39,42	0,12	0,33	0,16	1,04	0,41	0,29
КГ 32	0,05	6,51	0,09	6,48	31,08	51,88	0,14	0,48	0,11	1,49	1,35	0,32
КГ 48	0,05	7,11	0,12	5,70	34,26	49,82	0,11	0,50	0,13	1,26	0,63	0,29
КГ 7	0,05	5,89	0,10	4,80	34,94	51,15	0,08	0,31	0,13	1,22	1,03	0,29
КГ 16	0,06	6,89	0,11	3,38	43,25	44,22	0,10	0,27	0,18	0,87	0,39	0,28
Л1392	0,08	6,71	0,11	6,79	31,30	50,61	0,12	0,48	0,10	1,63	1,81	0,25
Л2090	0,07	8,58	0,37	2,69	26,69	58,60	0,11	0,20	0,11	0,95	1,38	0,25
Л2138	0,05	6,40	0,11	5,70	38,13	45,18	0,11	0,46	0,14	1,72	1,68	0,33
Л2532	0,05	6,44	0,09	3,90	33,53	50,38	0,12	0,31	0,15	1,92	2,85	0,26
Л2543	0,05	5,89	0,11	3,49	31,27	53,06	0,14	0,22	0,18	1,93	3,48	0,19
Л2544	0,05	5,45	0,07	6,62	49,14	36,00	0,07	0,49	0,12	1,25	0,47	0,26
Л2563	0,06	6,52	0,13	4,95	46,80	39,14	0,06	0,37	0,12	1,11	0,41	0,30

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Л2582	0,04	5,87	0,09	5,03	36,83	48,03	0,15	0,39	0,14	1,50	1,61	0,33
Л2586	0,07	6,66	0,09	4,86	28,64	56,90	0,12	0,35	0,13	1,03	0,79	0,34
Л2595	0,05	6,97	0,11	5,29	32,76	51,62	0,09	0,38	0,16	1,23	1,11	0,23
Л3376	0,03	5,91	0,17	4,36	39,79	47,05	0,09	0,38	0,16	1,10	0,78	0,18
Л7247	0,06	5,99	0,10	4,68	44,52	42,21	0,07	0,38	0,14	1,10	0,38	0,37
ЛГ 10	0,05	5,88	0,09	4,38	25,17	60,35	0,14	0,29	0,16	1,20	2,04	0,24
ЛГ 26	0,04	5,20	0,12	4,80	83,62	3,13	0,10	0,48	0,22	1,77	0,05	0,46
ЛГ 27	0,03	4,77	0,06	5,05	62,68	24,34	0,09	0,38	0,19	1,70	0,40	0,31
ЛГ 28	0,06	8,54	0,26	1,82	35,17	51,35	0,10	0,20	0,19	1,00	0,99	0,34
ЛГ 3	0,08	7,06	0,12	3,53	31,93	53,58	0,13	0,27	0,16	1,20	1,71	0,22
ЛГ 8-2	0,08	6,24	0,11	3,08	35,04	50,82	0,14	0,27	0,19	1,81	1,87	0,37
МВГ-3	0,05	5,52	0,11	5,46	54,11	31,80	0,21	0,49	0,25	1,34	0,34	0,33
МВГ-8	0,02	4,53	0,07	5,82	57,64	28,46	0,09	0,40	0,19	1,81	0,69	0,27
HA 89	0,06	6,52	0,13	4,95	46,80	39,14	0,06	0,37	0,12	1,11	0,41	0,30
Сл1721	0,05	5,33	0,06	6,46	51,35	33,13	0,11	0,48	0,15	1,68	0,82	0,39
Сл1790	0,05	6,55	0,09	3,72	36,43	49,68	0,13	0,35	0,22	1,34	1,23	0,20
Сл1813	0,07	7,33	0,10	3,97	30,69	54,93	0,12	0,32	0,15	0,99	1,02	0,30
Сл2039	0,07	6,66	0,11	5,19	30,81	54,21	0,23	0,35	0,17	0,98	0,87	0,34
Сл2950	0,05	6,68	0,14	3,84	36,98	49,06	0,20	0,28	0,20	1,20	1,07	0,31
Чернянка 66-2	0,06	5,65	0,08	6,24	42,84	40,06	0,09	0,47	0,15	2,34	1,66	0,37

*	Примечание:

Миристиновая	$C_{14:0}$	Олеиновая	$C_{18:1}$	Эйкозеновая	$C_{20:1}$
Пальмитиновая	$C_{16:0}$	Линолевая	$C_{18:2}$	Бегеновая	$C_{22:0}$
Пальмитолеиновая	$C_{16:1}$	Линоленовая	$C_{18:3}$	Эруковая (изомер)	$C_{22:1}$
Стеариновая	$C_{18:0}$	Арахиновая	$C_{20:0}$	Лигноцериновая	$C_{24:0}$

Характеристика американских линий подсолнечника по содержанию олеиновой кислоты (%) в средних пробах семянок самоопылённых корзинок

ВНИИМК, Краснодар, урожай 2012-2014 гг., анализ 2013-2015 гг.

Генотип		HA424							HA421					HA422								
I ₁ , 2012			91,9				69,6					87,3					80,8					
I ₂ , 2013	86,8	84,8	86,5	91	81,8	60,5	59,2	55	53,5	46,4	50,7	49,4	54,9	77,8	81,5	75,3	76,5	77,6	73,7	75	69,5	78,4
	88	85,4	89	89,7	88,5	50,1	58	65,4	66,2	60,2	61,7	53,6	54,7	_	81,7	87,5	82,1	82,8	82,2	83,5	78,5	59,1
	88	82,1	89,5	90,2	87,8	51	57,3		75,6	54,3	57,7	61,8	56,7		87,4	74,5	84,4	80,2	79,1	83,3		68,9
I ₃ , 2014	85,4	89,3	83,4	89,2	87,6	59	55,8		63,6	61,6	52,9	58,9	51,6		85,1	80	79,6	82,1		84,5		82,1
13, 2014	87,3	89,9	88,1	89,7		53,9	56,8				57,2	55,3	48,5		80	84,8	86,6	82		85,8		
	88,8			91,2			56,1				59,8	54,4	53,7		81,3		83,3			82,6		
													52,4				77,5					

Содержание олеиновой кислоты (%) в семенах подсолнечника F_1 (20 семянок)

ВНИИМК, Краснодар, 2013 г.

Генотип	Среднее	Стандартная ошибка	Стандартное отклонение	Дисперсия выборки	Интервал	min	max
F_1 ЛГ27 × ЛГ26	90,4	0,65	2,90	8,39	12,3	80,8	93,1
F_1 ЛГ $26 \times$ ЛГ 27	85,0	0,91	4,07	16,56	17,2	73,1	90,3
F_1 ЛГ27 \times ВК678	62,0	0,89	3,98	15,80	16,9	51,5	68,4
F_1 ВК678 × ЛГ27	57,3	1,20	5,38	28,90	17,4	47,5	64,9
F_1 ЛГ27 × RHA416	56,1	1,15	5,14	26,39	21,0	43,0	64,0
F_1 RHA416 × ЛГ27	33,1	1,00	4,49	20,13	16,2	22,0	38,2

ПРИЛОЖЕНИЕ 10

Содержание олеиновой кислоты (%) в семенах подсолнечника F_1 (20 семянок)

Генотип	Среднее	Стандартная ошибка	Стандартное отклонение	Дисперсия выборки	Интервал	min	max
F_1 ЛГ27 × ЛГ26	89,5	0,32	1,32	1,75	4,3	87,5	91,8
F_1 ЛГ $26 \times$ ЛГ 27	86,5	0,46	2,06	4,23	9,3	80,5	89,8
F_1 ЛГ27 × ВК678	61,5	1,92	8,61	74,09	29,9	40,1	70,0
F_1 BK678 × JI Γ 27	54,5	1,45	6,50	42,28	21,4	42,7	64,1
F_1 ЛГ27 × RHA416	62,6	0,96	4,28	18,36	17,9	51,8	69,7
F_1 RHA416 × ЛГ27	42,9	1,18	5,26	27,69	20,1	32,1	52,2

Содержание олеиновой кислоты (%) в семенах подсолнечника F_2 (80 семянок от 2 растений)

ВНИИМК, Краснодар, 2014 г.

Генотип	Среднее	Стандартная ошибка	Стандартное отклонение	Дисперсия выборки	Интервал	min	max
F_2 RHA416 × ЛГ27	51,6	1,13	10,13	102,55	51,5	17,2	68,7
F_2 ЛГ27 × RHA416	49,0	1,35	12,09	146,27	50,7	12,7	63,4
F_2 BK678 × ЛГ27	60,8	0,64	5,70	32,46	28,7	40,7	69,4
F_2 ЛГ27 × ВК678	56,5	0,54	4,77	22,80	32,8	34,6	67,4
F_2 ЛГ26 × ЛГ27	81,9	1,56	13,98	195,58	51,9	40,8	92,7
F_2 ЛГ27 × ЛГ26	78,2	1,57	14,00	196,06	38,5	53,7	92,2

ПРИЛОЖЕНИЕ 12

Содержание олеиновой кислоты (%) в семенах подсолнечника F_2 (анализ вариационного ряда в среднеолеиновом и высокоолеиновом фенотипических классах)

Генотип	Среднее	Стандартная ошибка	Стандартное отклонение	Дисперсия выборки	Интервал	min	max	n
F_2 ЛГ26 × ЛГ27 mid-oleic	59,3	1,41	6,46	41,78	27,1	40,8	67,9	21
F_2 ЛГ26 × ЛГ27 high oleic	89,9	0,18	1,37	1,88	6,3	86,4	92,7	59
F_2 ЛГ27 × ЛГ26 mid-oleic	62,1	0,86	4,93	24,28	18,3	53,7	72	33
F_2 ЛГ27 × ЛГ26 high oleic	89,5	0,25	1,70	2,88	6,9	85,3	92,2	47



Прибор Rancimat 743 для определения окислительной стабильности масла