

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-14

Обзор

Использование системы ЦМС-*Rf* в гибридной селекции подсолнечника

Н.В. Трубочеева^{1,2}✉, Е.А. Салина^{1,2}, В.К. Шумный¹

Аннотация: Подсолнечник является важнейшей масличной культурой во многих регионах мира благодаря широкой адаптивности к различным агроклиматическим условиям и типам почв, высокому качеству масла, содержанию белка. Доступность цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), наряду с источниками восстановления фертильности, привела к использованию гетерозисных гибридов в качестве основной технологии возделывания подсолнечника для промышленных целей. К задачам гетерозисной селекции подсолнечника относится создание гибридов, обладающих высокой продуктивностью и комплексной устойчивостью к биотическим и абиотическим стрессовым факторам. Почти все коммерческие гибриды подсолнечника основаны на одном типе ЦМС – РЕТ1, что обуславливает их высокую генетическую однородность и уязвимость к воздействию меняющихся условий среды. Расширение генетического разнообразия родительских линий и выявление альтернативных систем ЦМС-*Rf*, а также разработка и апробация молекулярных маркеров, сцепленных с генами-восстановителями фертильности и специфичных для различных типов цитоплазм, считаются одной из актуальных задач для развития технологии гибридной селекции подсолнечника. Данный обзор посвящен рассмотрению теоретических и практических вопросов, связанных с использованием системы ЦМС-*Rf* в селекции подсолнечника, молекулярно-генетических основ признаков мужской стерильности и восстановления фертильности, и достижений в области молекулярного маркирования данных признаков.

Ключевые слова: подсолнечник; гибридная селекция; цитоплазматическая мужская стерильность; гены восстановления фертильности; молекулярные маркеры.

Для цитирования: Трубочеева Н.В., Салина Е.А., Шумный В.К. Использование системы ЦМС-*Rf* в гибридной селекции подсолнечника. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;10(2):119-131. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-14

Финансирование: Работа выполнена при финансовой поддержке бюджетного проекта FWNR 2022-0017.

Review

The use of CMS/*Rf* system for sunflower hybrid breeding

N.V. Trubacheeva^{1,2}✉, E.A. Salina^{1,2}, V.K. Shumny¹

Abstract: Sunflower is a globally significant oilseed crop due to its ability to grow in different agroecological conditions and soil types, high oil quality, and protein content. The discoveries of the first cytoplasmic male sterility (CMS) source and the identification of corresponding restorer genes led to changing sunflower production to hybrid breeding for industrial applications. Basic directions in sunflower hybrid breeding include developing high seed and oil yield hybrids resistant to dominant diseases and tolerant to drought. In sunflower, CMS PET1 is the only CMS cytoplasm worldwide used for hybrid breeding resulting in genetic vulnerability of hybrids to biotic and abiotic stresses. Use of additional CMS/*Rf* sources would diversify the gene pool of the crop and reduce genetic vulnerability, and the development of molecular markers linked to fertility restoration genes and specific to different types of cytoplasm remains a goal of sunflower breeding. In this paper, we give a review of the genetic studies and breeding techniques that are related to the use of the CMS-*Rf* system, the molecular mechanisms of male sterility and fertility restoration, and using modern molecular tools in sunflower breeding.

Key words: sunflower; hybrid breeding; cytoplasmic male sterility; fertility restoration genes; molecular markers.

For citation: Trubacheeva N.V., Salina E.A., Shumny V.K., The use of CMS/*Rf* system for sunflower hybrid breeding. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;10(2):119-131. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-14 (in Russian)

Funding: This work was supported by the budget project FWNR 2022-0017.

¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² Курчатовский геномный центр ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия
Kurchatov Genomic Center of ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia

 natas@bionet.nsc.ru © Трубочеева Н.В., Салина Е.А., Шумный В.К., 2024

Введение

Подсолнечник *Helianthus annuus* L. является одной из основных масличных культур во всем мире и главной – в Российской Федерации. Он был одомашнен в Северной Америке около 4000–5000 лет назад, но в России как масличная культура был выведен в первой половине XX в., когда в селекционных программах В.С. Пустовойта содержание масла в семенах подсолнечника было увеличено с 25–30 до 45–50 % (Пустовойт, 1971). Так, в 1958 г. был создан сорт Передовик с содержанием масла более 50 %, который в числе других сортов послужил основой для селекции высокомасличных и высокоурожайных сортов во многих странах (Fick, Miller, 1997). По объему производства подсолнечное масло занимает четвертое место после пальмового, соевого и рапсового, на его долю приходится 12 % мирового производства растительных масел (Rauf et al., 2017). Хорошая адаптация подсолнечника к различным климатическим и почвенным условиям способствовала его возделыванию в качестве масличного растения во многих регионах мира (Forleo et al., 2018), но основные площади возделывания подсолнечника находятся в Российской Федерации, Украине и Аргентине (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2024).

Важной стратегией современного производства семян подсолнечника является получение высокопродуктивных гетерозисных гибридов F_1 , а целями селекции – высокая урожайность семян и высокое содержание масла в них, а также устойчивость растений подсолнечника к гербицидам, вредителям и болезням (Бочковой и др., 2019). Внедрение гибридных сортов и последующее использование гетерозиса стали прорывом, позволившим увеличить потенциал урожайности примерно на 25 % (López-Pereira et al., 1999). Несмотря на то что были выявлены генетические компоненты урожайности, непосредственно влияющие на урожай семян, такие как масса семян в корзинке и масса 1000 семян, основные достижения в повышении урожайности подсолнечника в большей степени были связаны с улучшением комбинационной способности родительских форм, а также отбором адаптивных генотипов к неблагоприятным условиям, например с повышенной устойчивостью к болезням (Sadras et al., 2000; Fernández-Martínez et al., 2009).

Для получения коммерческих гибридов подсолнечника используется система генетического контроля опыления растений, состоящая из материнских линий с мужской стерильностью, несущих цитоплазму РЕТ1, и отцовских линий-восстановителей фертильности пыльцы – доноров ядерного гена восстановления фертильности *Rf1* (restoration of fertility) (Dimitrijevic, Horn, 2018). Использование единственной системы ЦМС-Rf (цитоплазматическая мужская стерильность – восстановление фертильности пыльцы) делает культуру уязвимой к неблагоприятным факторам из-за генетической однородности. Поэтому одной из ключевых задач селекции подсолнечника считают расширение генетического разнообразия путем привлечения новых генотипов – источников ЦМС и соответствующих ей линий – восстановителей фертильности и закрепителей стерильности (Jan, Vick, 2007).

В задачи настоящего обзора входило рассмотрение вопросов, связанных с использованием системы ЦМС-Rf в

селекции подсолнечника, молекулярно-генетических механизмов, лежащих в основе проявления признаков мужской стерильности и восстановления фертильности, а также применения современных методов молекулярного маркирования для оптимизации технологии гибридной селекции подсолнечника.

Гибридная селекция подсолнечника

После кукурузы подсолнечник представляет собой вторую по значимости культуру, основанную на гибридной селекции, более 90 % посевов которой выращивается из гибридных семян (Seiler et al., 2017). Это обусловлено тем, что для гибридов F_1 , в отличие от сортов-популяций, характерен более высокий потенциал урожайности и выровненность по основным морфологическим признакам (высота растений, наклон корзинки, сроки цветения и созревания), что позволяет снизить затраты на производство продукции (Bohra et al., 2016). Кроме того, в гибриды легче интрогрессировать гены устойчивости к болезням, поскольку большинство таких генов наследуются как доминантные, для передачи которых гибриду достаточно иметь одну родительскую линию с геном устойчивости в гомозиготном состоянии (Таволжанский, 2000). К преимуществам гибридов относят также их повышенную самофертильность, позволяющую получить более высокую урожайность в условиях недостатка насекомых-опылителей. Самофертильность гибридов в настоящее время составляет 75–85 %, тогда как у сортов-популяций этот показатель редко превышает 10 %, что является одним из главных факторов снижения их урожайности (Fick, 1978a; Arshi, 1988; Бочковой и др., 2021).

В гибридной селекции подсолнечника выделяют такие направления, как масличное, масличное с измененным жирнокислотным составом (высокоолеиновые и высокопальмитиновые гибриды), кондитерское (для непосредственного употребления семян), декоративное (Josic et al., 2015). В последние годы получены гибриды с устойчивостью к гербицидам имидазолиновой группы, позволяющие эффективно бороться не только с сорняками, но и с растением-паразитом заразой *Orobancha cumana*. В отличие от большинства культур, у которых устойчивые к гербицидам генотипы создавались с помощью генной инженерии, у подсолнечника устойчивость к гербицидам была обнаружена в природе у дикорастущих форм подсолнечника однолетнего *H. annuus* L. и перенесена в генотип культурных линий путем гибридизации (Miller et al., 2006).

Первые попытки создания гибридов подсолнечника базировались на использовании ГМС (генной, или ядерной, мужской стерильности) и морфологических маркеров. Первоначальные исследования в СССР (Морозов, 1947) и Канаде (Unrau, 1947; Putt, 1962) показали, что экспериментальные гибриды превосходили по урожайности контрольные сорта на 160–189 %. Однако практическому получению гибридных семян препятствовало отсутствие подходящего типа мужской стерильности. Событиями, которые привели к переходу производства семян подсолнечника на основе гибридной селекции, были открытие первого источника ЦМС, а также идентификация источника гена восстановления фертильности пыльцы (Leclercq, 1969; Kinman, 1970). После

этого в США потребовалось всего пять лет для полного перехода от возделывания сортов подсолнечника к гибридам. Схемы селекции всех компонентов гетерозисной селекции (линий-закрепителей стерильности, линий-восстановителей фертильности, самих гибридов) уже были ранее разработаны на кукурузе (Putt, 1978).

Известно, что максимальный эффект гетерозиса обеспечивается при гибридизации генетически разнородного исходного материала, обладающего высокой комбинационной способностью по хозяйственно ценным признакам. Для получения F_1 гибридов подсолнечника в качестве родителей необходимы самоопыленные инбредные линии, которые максимально генетически выровнены, а на их создание должно уходить от 4 до 8 лет (Miladinovic et al., 2012). Процесс создания инбредных линий состоит из двух подэтапов: создания линий-закрепителей стерильности и линий-восстановителей фертильности. Одновременно проводится изучение этих линий по хозяйственно ценным признакам и устойчивости к биотическим и абиотическим факторам. Процесс создания линий-закрепителей стерильности сопровождается их переводом в ЦМС-форму с помощью возвратных скрещиваний с источником ЦМС, чтобы получить две линии с идентичными ядерными геномами, но различающиеся по цитоплазме: с нормальной (В) и стерильной (А). Одновременно с преобразованием в ЦМС-форму проводятся тест-скрещивания с лучшими линиями-восстановителями фертильности для оценки общей комбинационной способности в сравнительном эксперименте в поле (Ткаченко и др., 1991).

Инбредные линии используются главным образом для получения простых межлинейных или трехлинейных гибридов подсолнечника с использованием ЦМС и системы восстановления фертильности. Простые гибриды создают путем опыления мужски стерильной линии (А) линией-восстановителем мужской фертильности (R). Трехлинейные гибриды получают скрещиванием линии А с неродственной линией-закрепителем стерильности (В) для получения мужски стерильного гибрида, который затем скрещивают с линией R для получения трехлинейного мужски фертильного гибрида. Как правило, простые межлинейные гибриды обладают максимальной потенциальной продуктивностью по сравнению с трехлинейными и отличаются большей генетической однородностью (Miller, 1987). Трехлинейные гибриды создают в первую очередь для снижения себестоимости семян, так как выход семян у таких гибридов в 1.5–2.0 раза выше, чем у простых межлинейных, у которых урожайность материнской формы снижена из-за инбредной депрессии (Fick, 1978b). Благодаря более высокой гетерозиготности трехлинейные гибриды считаются более стабильными, чем простые, при выращивании в различных экологических условиях (Schuster, Friedt, 1988).

Необходимо отметить, что потенциальная урожайность семян у гибридов в значительной степени определяется взаимодействием генотип–среда и зависит от почвенно-климатических условий, а также от уровня технологии возделывания (Fernandez et al., 2009; Бочковой и др., 2019). В Российской Федерации сорта-популяции занимают около 30 %, а межлинейные гибриды, в основном зарубежной селекции – около 70 % посевных площадей (Бочковой и др.,

2021). Однако широкое внедрение зарубежного семенного материала не привело к существенному повышению урожайности, что объясняют его низкой адаптивностью к местным условиям (Бочковой и др., 2019). В связи с этим развитие региональных селекционных программ по созданию сортов и гибридов подсолнечника, наиболее оптимально отвечающих потребностям сельского хозяйства, остается актуальной задачей.

Использование ЦМС для получения гибридов подсолнечника

Цитоплазматическая мужская стерильность – это проявление несовместимости между митохондриальным и ядерным геномами, которая приводит к неспособности растения производить жизнеспособную пыльцу (Postel, Touzet, 2020) и описана более чем у 150 видов растений (Chen Z. et al., 2017). Она может возникать спонтанно (Serieys, 2005), в результате внутривидовых или межвидовых скрещиваний (Leclercq, 1969; Liu et al., 2014), а также индуцироваться мутагенами и гормонами (Jan, Rutger, 1988). ЦМС передается по материнской линии, и ее детерминанты возникают в результате структурных перестроек митохондриального (mt) генома, для которых обычно отсутствуют гомологичные, ассоциированные с ЦМС последовательности у разных видов, что предполагает их множественное происхождение (Horn et al., 2014; Garayalde et al., 2015). Общей стратегией создания форм с ЦМС является скрещивание между отдаленно родственными популяциями одного вида либо между разными видами, когда при сочетании чужеродных цитоплазматических и ядерных геномов может происходить образование химерных вариантов mt-генов (Horn et al., 2014). Считают, что связанные с ЦМС варианты mtДНК могут поддерживаться в естественных популяциях благодаря их способности производить мужски стерильные растения как репродуктивно более успешные за счет отсутствия у них затрат на производство пыльцы по сравнению с гермафродитными (обоеполыми) растениями (Budar et al., 2003). ЦМС как проявление постзиготической репродуктивной изоляции при отдаленной гибридизации, а также соответствующие ей гены восстановления фертильности пыльцы относят к важным факторам видообразования у покрытосеменных растений (Rieseberg, Blackman 2010; Chen Z. et al., 2017).

В зависимости от своего происхождения ЦМС классифицируется как аутоплазматическая (спонтанные или индуцированные мутации mt-геномов внутри вида) или аллоплазматическая (результат отдаленных скрещиваний, приводящих к несовместимости между ядерным и цитоплазматическими геномами). Первый стабильный источник аллоплазматической ЦМС подсолнечника типа PET1 был получен в результате межвидового скрещивания дикого однолетнего вида *H. petiolaris* subsp. *petiolaris* Nutt. с культурным видом подсолнечника *H. annuus* (сорт Армавирский 3497) и последующих возвратных скрещиваний с *H. annuus* (Leclercq, 1969). Вскоре был обнаружен доминантный ген *Rf1* в линии подсолнечника T660006-2-1, который восстанавливал фертильность пыльцы у линий, несущих цитоплазму PET1 (Kinman, 1970). Известен и второй доминантный ген, *Rf2*, комплементарный гену *Rf1*, который восстанавливает фертильность

пыльцы на цитоплазме PET1. Но поскольку он встречается почти во всех инбредных линиях подсолнечника, включая линии-закрепители стерильности для цитоплазмы PET1, то линии-носители этого гена не используются для практических целей (Horn et al., 2003; Serieys, 2005). Восстановление фертильности под действием доминантных ядерных генов важно для получения полностью фертильных гибридов F₁, что позволяет применять системы ЦМС-Rf для коммерческого производства гибридных семян (Bohra et al., 2016).

В целом создание гибридов подсолнечника с использованием системы ЦМС включает в себя получение трех различных линий: 1) ЦМС-линия, которая имеет цитоплазму, способную индуцировать мужскую стерильность; 2) почти изогенная ей линия-закрепитель стерильности с цитоплазмой фертильного типа для производства пыльцы, необходимой для размножения материнской формы без гена-восстановителя Rf; 3) линия-восстановитель фертильности, которая несет доминантный ядерный ген(ы) Rf (Rf1Rf1). Данная линия необходима для восстановления фертильности ЦМС-линии, но имеет отличный от нее генотип, который при скрещивании дает гетерозиготную комбинацию генов (Kaul, 1988; Budar et al., 2003). Предполагается, что этот гибридный генотип будет проявлять гетерозис и демонстрировать повышенную биомассу, в том числе семян.

У подсолнечника PET1-типа ЦМС ассоциирована с мутацией в мт-геноме, в результате которой экспрессируется новая открытая рамка считывания *orfH522*, совместно транскрибируемая с геном *atp1*, что приводит к синтезу мембран-связанного белка 16 кДа (Horn et al., 1991). Восстановление фертильности связано с тканеспецифическим посттранскрипционным снижением котранскрипта *atp1* и *orfH522* в пыльниках и соответствующим снижением содержания белка 16 кДа (Monéger et al., 1994). В большинстве случаев ЦМС подсолнечника морфологически проявляется как сильная редукция пыльников и отсутствие пыльцы, что обусловлено нарушениями нормального протекания микроспорогенеза. У форм с цитоплазмой PET1-типа наблюдается преждевременная запрограммированная клеточная гибель тапетальных клеток, которая затем распространяется на другие ткани пыльника (Balk, Leaver, 2001). Предложены различные модели, объясняющие, каким образом ЦМС может вызывать мужскую стерильность у растений. Во всех случаях предполагается связь между нарушением окислительно-восстановительных процессов и выработкой энергии в митохондриях, что ведет к гибели спорофитных клеток, главным образом тапетума, или мужских гамет (Chen L., Liu, 2014).

Расширение разнообразия источников цитоплазматической мужской стерильности

Чтобы получить гибриды, необходимо препятствовать самоопылению материнских растений, для чего используют несколько способов, включая физическое удаление пыльников (кастрация), а также химические или генетические методы, которые вызывают стерильность пыльцы, например ГМС (генетическая мужская стерильность) и ЦМС (Chen L., Liu, 2014). Наиболее оптимальным при создании гетерозис-

ных гибридов подсолнечника является использование ЦМС с полным восстановлением фертильности пыльцы у гибридов F₁ (Таволжанский, 2000).

У подсолнечника идентифицировано более 72 типов ЦМС, причем около половины из них имеет происхождение от дикорастущих форм вида *H. annuus* (Seiler et al., 2017). Некоторые типы цитоплазм, ассоциированные с признаком мужской стерильности, охарактеризованы на молекулярном уровне (Reddemann, Horn, 2018; Makarenko et al., 2019a, b; Azarin et al., 2023). Однако почти все коммерческие гибриды в настоящее время созданы на основе только одного типа ЦМС – PET1, обнаруженного у межвидового гибрида *H. petiolaris* × *H. annuus*. Использование только одного типа цитоплазмы ЦМС приводит к высокой генетической однородности гибридов подсолнечника и, как показано на примере Т-цитоплазмы у кукурузы, сопряжено с высоким риском развития патогенов, специализирующихся на этой цитоплазме, что создает потенциальную угрозу эпифитотий, вызывающих значительные потери урожая (Dimitrijevic, Horn, 2018). Поэтому во многих исследованиях подчеркивается необходимость увеличения разнообразия используемых типов ЦМС не только для улучшения агрономически важных характеристик, но и для снижения генетической уязвимости (Gill, 1993).

Положительное влияние определенного типа цитоплазмы на хозяйственно ценные признаки было подтверждено многими исследователями. Например, гибриды подсолнечника с цитоплазмами типов ANL1, ANL2, MAX1, PEF1, PET2 и ANN4 демонстрировали хорошие сельскохозяйственные показатели по различным признакам, в том числе по высоте растений и содержанию масла в семенах (Horn, Friedt, 1997). Гибриды подсолнечника, выведенные с использованием двух новых источников ЦМС, а именно FMS и IMS, имели гораздо более высокое содержание масла по сравнению с гибридом на основе ЦМС типа PET-1 (Meena et al., 2013). ЦМС-цитоплазмы E002-91A, ARG-2A и ARG-3A от *H. argophyllus* у гибридов показали высокую комбинационную способность для повышения урожайности семян как в нормальных условиях, так и при дефиците влаги (Tyagi, Dhillon, 2016; Tyagi et al., 2020).

Одним из источников ЦМС является цитоплазма PET2 (CMG-1), открытая при межвидовом скрещивании *H. petiolaris* × *H. annuus* (Whelan, Dedio, 1980), которая отличается от цитоплазмы PET1 (Makarenko et al., 2018). Молекулярный анализ показал, что в митохондриальном геноме PET2 отсутствуют последовательности, гомологичные *orfH522*, характерной для цитоплазмы PET1. В ее митохондриальной ДНК были идентифицированы две новые открытые рамки считывания – *orf288* и *orf231*, которые совместно транскрибируются (Reddemann, Horn, 2018). Предполагают, что эти же открытые рамки считывания характерны и для ЦМС цитоплазмы GIG1, обнаруженной при межвидовом скрещивании *H. giganteus* × *H. annuus* (Reddemann, Horn, 2018). Стерильный тип цитоплазмы PEF1 был получен в результате скрещивания *H. petiolaris* ssp. *fallax* × *H. annuus*, его связывают с изменениями в митохондриальном гене *atp9* (Serieys, Vincourt, 1987). Изучение источника ЦМС MAX1 показало,

что ее молекулярная организация значительно отличается от PET1 и PET2, а новая открытая рамка считывания *orf1287* может играть ключевую роль в формировании фенотипа ЦМС (Makarenko et al., 2019). Имеются сообщения о разработке системы ЦМС-*Rf* на основе цитоплазмы RIG0 от многолетнего вида *H. rigidus* и источника восстановления фертильности, выделенного от скрещивания *H. petiolaris* × *H. annuus*. Сравнительное изучение гибридов с цитоплазмами RIG0 и PET-1 выявило различия в формировании морфобиологических признаков, а по проявлению хозяйственно ценных признаков носители цитоплазмы RIG0 практически не уступали гибридам на основе ЦМС PET1 (Гаврилова, Рожкова, 2005; Усатов и др., 2010). Для ряда новых источников ЦМС были идентифицированы линии-восстановители фертильности пыльцы и линии-закрепители стерильности (Havekes et al., 1991; Horn, Friedt, 1997).

Разнообразие существующих митотипов, ассоциированных с ЦМС, предоставляет потенциальные возможности по созданию эффективных систем ЦМС-*Rf*, отличающихся от классической на основе цитоплазмы PET1. Однако за исключением митотипов PET1 и PET2, для которых были опубликованы полные последовательности мтДНК, организация на молекулярном уровне других митотипов и механизмы взаимодействия ядерных и цитоплазматических геномов изучены недостаточно, что приводит к ограничению их внедрения в коммерческую гибридную селекцию (Makarenko et al., 2018). Среди других причин отмечают их нестабильность в широком диапазоне условий выращивания (Rajanna et al., 1998); проблемы восстановления фертильности гибридов под действием ядерных генов, эффективных для линий с цитоплазмой PET-1 (Meena et al., 2013); отсутствие информации об известных генах-восстановителях фертильности, специфичных для этих цитоплазм (Serieys, 1994). Кроме того, дикорастущие источники цитоплазмы могут оказывать негативное влияние на урожайность, устойчивость к полеганию, размер корзинки и содержание масла (Nooryazdan et al., 2010; Jan et al., 2014; Tyagi et al., 2020).

Гены-восстановители фертильности *Rf*

С открытием ядерных генов *Rf*, способных подавлять фенотип цитоплазматической мужской стерильности, стало возможным использовать генетические системы, основанные на использовании ЦМС и генов *Rf*, для практического применения эффекта гетерозиса у экономически важных культур (кукуруза, подсолнечник, рис, сорго, сахарная свекла, рапс и др.) (Bohra et al., 2016). Большинство генов *Rf* кодируют белки, содержащие повторяющиеся мотивы из 35 аминокислотных остатков (PPR, pentatricopeptide repeats), которые участвуют в процессинге РНК или трансляции в митохондриях и хлоропластах, тем самым обеспечивая скоординированную работу геномов ядер и органелл путем антерогранной/ретрогранной регуляции (Gaborieau et al., 2016). Подавление экспрессии мт-генов, ассоциированных с проявлением ЦМС, обеспечивается посредством посттранскрипционных механизмов, таких как редактирование или деградация целевых мРНК, и является тканеспецифичным, т. е. наблюдается только в пыльниках растений (Horn et al., 2014). Однако, поскольку у большинства белков PPR отсут-

ствуют какие-либо известные каталитические сайты, они могут функционировать с другими кофакторами процессинга РНК (Chen L., Liu, 2014).

Примерно для половины известных источников ЦМС подсолнечника идентифицированы соответствующие гены *Rf*, при этом для восстановления фертильности требуется от одного до четырех доминантных генов (Serieys, 2005). На данный момент одиннадцать генов *Rf* идентифицированы и локализованы в разных хромосомах, соответствующих группам сцепления (LG) в геноме подсолнечника. На картах, созданных с использованием SSR-маркеров, гены *Rf1*, *Rf5* и *Rf7* для типа цитоплазмы PET1 отнесены к группе 13 (Kusterer et al., 2005; Yue et al., 2010; Qi et al., 2012; Horn et al., 2019; Talukder et al., 2019), *Rf3*-RHA 340 и *Rf3*-RHA 280 для цитоплазмы PET1 – к группе 7 (Liu et al., 2012), *Rf4* для цитоплазмы GIG2, *Rf6* для цитоплазмы 514A и *Rf10* для цитоплазмы GIG2 – к группе 3 (Feng, Jan, 2008; Liu et al., 2013, 2016). Лocus восстановления фертильности *Msc1* для ЦМС PET1 был картирован в группе сцепления 12 на RFLP-карте (Gentzbittel et al., 1999), что соответствует группе 7 общепринятой карты (Talukder et al., 2019). Картирование гена *Rf-PEF1* для ЦМС PEF1 с использованием AFLP-маркеров показало, что он находится в группе сцепления, отличной от 13-й группы, как было ранее показано при создании SSR-карт (Schnabel et al., 2008). Недавно появилось сообщение о локализации гена *Rf-PET2*, восстанавливающего мужскую фертильность у гибридов с цитоплазмой PET2, в группе сцепления 13 вблизи гена *Rf1* (Sajer et al., 2020).

Хотя гены-восстановители фертильности были обнаружены у культурного подсолнечника, чаще они встречаются у диких видов (Jan, 1990). Например, гены *Rf1*, *Rf5* и *Rf7* получены из образцов диких подвидов вида *H. annuus*, собранных из различных регионов США (Ma et al., 2021). Ген *Rf4* от *H. maximiliani* L. восстанавливает фертильность пыльцы у растений *H. annuus* с ЦМС типа GIG2 (с цитоплазмой дикого вида подсолнечника *H. giganteus*) (Feng, Jan, 2008). Для этого же типа цитоплазмы были идентифицированы гены-восстановители *Rf10* от *H. grosseserratus* и *Rf1* от *H. angustifolius* (Liu et al., 2016). Ген *Rf6*, полученный от *H. angustifolius*, восстанавливал фертильность мужскостерильной линии 514A, несущей цитоплазму *H. tuberosus* (Liu et al., 2013). Информация об описанных в литературе типах ЦМС и генах-восстановителях фертильности обобщена в табл. 1.

Помимо практического значения, феномен ЦМС как результат нарушений согласованной работы геномов ядра и митохондрий и гены-восстановители фертильности, подавляющие проявление ЦМС, представляют адекватную модель для изучения генетических механизмов ядерно-цитоплазматических взаимоотношений (Rieseberg, Wendel, 1993; Luo et al., 2013). Коэволюция ядерных и митохондриальных геномов рассматривается как «гонка вооружений», аналогичная эволюции эффекторов патогенов и генов устойчивости (*R*) при взаимодействии растения и патогена. Как гены *R* (часть большого семейства белков, богатых Leu-повторами (LRR)), так и гены *Rf* (белки PPR) демонстрируют высокие темпы эволюции, необходимые для адаптации к быстро развивающимся патогенам растений или перестройкам мт-геномов соответственно (Dahan, Mireau, 2013).

Таблица 1. Идентифицированные типы ЦМС и гены-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника
Table 1. CMS types and genes for pollen fertility restoration in sunflower

Тип ЦМС				Гены-восстановители фертильности			
Цитоплазма	мтДНК	Источник	Литературный источник	Ген	Хромосома (группа сцепления)	Источник	Литературный источник
PET1	<i>orfH522</i>	<i>H. petiolaris</i>	Leclercq, 1969; Laver et al., 1991	<i>Rf1</i>	13	<i>H. annuus</i>	Kinman, 1970
				<i>Rf2</i>	13		Vrânceanu, Stoenescu, 1978
				<i>Rf3</i>	7		Liu et al., 2012; Abratti et al., 2008
				<i>Rf5</i>	13		Qi et al., 2012
				<i>Rf7</i>	13		Talukder et al., 2019
				<i>Msc1</i>	7(12)		Gentzbittel et al., 1999
PET2 (CMG-1)	<i>orf288, orf231</i>	<i>H. petiolaris</i>	Whelan, 1980; Miller, Wolf, 1991; Horn, 2002	<i>Rf-PET2</i>	13	Нет данных	Sajer et al., 2020
PEF1	<i>atp9</i>	<i>H. petiolaris</i>	Serieys, Vincourt, 1987; De la Canal et al., 2001	<i>Rf-PEF1</i>	13	<i>H. annuus</i>	Schnabel et al., 2008
GIG1	<i>orf288, orf231</i>	<i>H. giganteus</i>	Whelan, Dedio, 1980; Miller, Wolf, 1991; Reddemann, Horn, 2018	Нет данных			
GIG2	Нет данных	<i>H. giganteus</i>	Feng, Jan, 2008	<i>Rf4</i>	3	<i>H. maximiliani</i>	Feng, Jan, 2008
				<i>Rf10</i>	3	<i>H. grosseserratus</i>	Liu et al., 2016
				<i>Rf11</i>	13	<i>H. angustifolius</i>	Liu et al., 2016
MAX1	<i>orf1287</i>	<i>H. maximiliani</i>	Whelan, Dedio, 1980; Miller, Wolf, 1991; Makarenko et al., 2019a	Нет данных			
514A	Нет данных	<i>H. tuberosus</i>	Wang et al., 2007	<i>Rf6</i>	3	<i>H. angustifolius</i>	Liu et al., 2013
ANN2	<i>orf1197</i>	<i>H. annuus</i> (PI 413178)	Jan, 2000; Makarenko et al., 2019b	Нет данных			
ANN3	Нет данных	<i>H. annuus</i> (PI 413180)	Jan, 2000	<i>Rf9</i>	3		Jan, 2003; Liu et al., 2023

Межвидовая гибридизация как источник генетической изменчивости для селекции подсолнечника

Расширение биоразнообразия является основой современной генетики и селекции растений, а поиск и создание генетически разнообразных источников и доноров генов, детерминирующих хозяйственно ценные признаки, – актуальной задачей селекционно-генетических исследований (Fernández-Martínez et al., 2009). Один из подходов для увеличения генетического разнообразия исходного материала для создания гибридов и сортов подсолнечника базируется на интрогрессии генетического материала от родственных видов, способных скрещиваться с культурным подсолнечником (Seiler, 2007).

Род *Helianthus* представлен полиплоидным рядом с основным числом хромосом $n = 17$, содержащим диплоидные ($2n = 34$), тетраплоидные ($2n = 68$) и гексаплоидные ($2n = 102$) виды. Наиболее распространена классификация

рода по Шиллингу и Хейзеру (Schilling, Heiser, 1981), в которой 13 однолетних и 36 многолетних видов распределены в четыре секции. Культурный подсолнечник *H. annuus* f. *annuus* относится к диплоидам и является самым важным видом, возделываемым в коммерческих целях, хотя культивируются и другие виды, например топинамбур *H. tuberosus*, который выращивают для получения съедобных клубней, и несколько других видов в качестве декоративных растений. Дикие виды подсолнечника, благодаря своей адаптации к различным экологическим условиям, представляют собой наиболее перспективный источник генетического разнообразия, который может быть использован в селекции (Kantar et al., 2015).

Все однолетние дикорастущие формы диплоидны, и перенос генов от них может быть осуществлен с помощью скрещивания и беккроссирования гибридов. Однако гибридизация многолетних ди-, тетра- и полиплоидных видов *Helianthus* с культурным подсолнечником, как правило, за-

труднена из-за наличия у них разных геномов, что приводит к ранней гибели гибридных эмбрионов, а также высокому уровню стерильности растений F_1 и беккроссных поколений (Jan, 1997). В 1935 г. советским селекционерам удалось получить первые межвидовые гибриды гексаплоидного вида *H. tuberosus* и диплоидного *H. annuus*, а также обнаружить влияние сортов топинамбура и подсолнечника, вовлеченных в гибридизацию, на частоту формирования семян у гибридов (Пасько, 1973). На основе межвидовой гибридизации *H. tuberosus* с культурным подсолнечником было создано несколько новых сортов, которые успешно использовались селекционерами для получения инбредных линий и гибридов, особенно с генами устойчивости к болезням (Пустовойт, Слюсарь, 1977). Разработаны методы преодоления эмбриональной несовместимости, когда гибридные зародыши вычлениют и культивируют в условиях *in vitro* (Davey, Jan, 2010), а для восстановления фертильности у гибридных растений F_1 удваивают число хромосом (Jan, 1988). Таким образом были получены амфиплоиды с участием диких видов *H. gracilentus*, *H. hirsutus*, *H. strumosus*, *H. maximiliani*, *H. nuttallii* и *H. grosseserratus* (Jan, Fernández-Martínez, 2002). Перенос генов восстановления фертильности для цитоплазмы ЦМС, полученной от *H. giganteus*, тоже был выполнен с использованием межвидовых амфиплоидов (Jan, 2004). Путем межвидовой гибридизации в геном *H. annuus* была осуществлена интрогрессия генов, ответственных за проявление устойчивости к болезням (Пустовойт, Слюсарь, 1982; Seiler, 2010), насекомым (Brewer, Charlet, 1995), абиотическим факторам (Rieseberg, 1997; Škorić et al., 2008).

Применение молекулярных маркеров для идентификации системы ЦМС-*Rf*

Для эффективного использования гетерозиса в селекционных программах необходимо создание отдельных селекционных пулов для линий-восстановителей и линий-закрепителей стерильности (Reif et al., 2005). С этой целью используют тестовое скрещивание – трудоемкую и длительную процедуру, включающую скрещивание отцовской линии со стерильной тестовой линией и дальнейшую оценку фертильности пыльцы на стадии цветения среди гибридов F_1 , что представляет собой серьезное препятствие для программ гибридизации сельскохозяйственных культур. Методика получения инбредных материнских и отцовских линий из популяции F_2 коммерческого гибрида на основе ЦМС также предусматривает тестовые скрещивания для выявления растений с доминантными и рецессивными аллелями гена *Rf1* (Carvalho, Toledo, 2008). Поэтому маркер-ориентированная селекция (МОС) стала удобным инструментом, позволяющим ускорять процесс селекции родительских линий для создания гибридов путем отбора растений из расщепляющихся гибридных популяций. В связи с этим изучение структуры и функции генов восстановления фертильности, их локализация в геноме и разработка на основе полученной информации эффективных ДНК-маркеров для отбора генотипов с различными аллелями генов *Rf* являются основными текущими задачами в исследованиях генетических систем ЦМС-*Rf* (Sykes et al., 2017).

Особенно широко в гибридной селекции подсолнечника используется ген-восстановитель *Rf1*, который присутствует в большинстве линий восстановления фертильности (Korell et al., 1992). К настоящему времени ген *Rf1* локализован в группе сцепления 13, однако первичная последовательность из-за сложности и размера генома подсолнечника не определена, в связи с чем отсутствуют функциональные (аллель-специфичные) маркеры для этого гена. Поэтому усилия исследователей были сосредоточены на разработке маркеров, тесно сцепленных с геном *Rf1* (Dimitrijevic, Horn, 2018). Маркеры случайной амплифицированной полиморфной ДНК (RAPD) и полиморфизма длин амплифицированных фрагментов (AFLP) были идентифицированы с помощью анализа сегрегирующих популяций и связаны с геном восстановления *Rf1* (Horn et al., 2003). Клонирование и секвенирование RAPD-маркеров (OPK13_454 и OPY10_740) позволило разработать два STS-маркера – HRG01 и HRG02 (табл. 2). Недавние исследования показали, что HRG01 эффективен у однолетних видов рода *Helianthus*, тогда как HRG02 можно применять у многолетних видов (Markin et al., 2017). Однако, в связи с тем, что HRG01 и HRG02 являются доминантными маркерами, их использование в МОС ограничено, поскольку гетерозиготные растения невозможно отличить от гомозиготных. Другой RAPD-маркер был преобразован в кодоминантный CAPS-маркер H13, который, однако, находится на расстоянии 7.7 cM от гена *Rf1*, что слишком далеко для реального применения в селекционных программах (Kusterer et al., 2005). Маркер полиморфизма амплификации целевого района (TRAP), тесно сцепленный с *Rf1*, был идентифицирован в работе (Yue et al., 2010) и преобразован в STS-маркер, но скрининг 177 линий подсолнечника показал, что использование этого маркера в МОС ограничено.

После публикации референсного генома подсолнечника (Badouin et al., 2017) появились новые возможности для создания молекулярных маркеров путем идентификации потенциальных генов-кандидатов. Для гена *Rf1* были определены девять возможных кандидатов, включая гены *PPR*, и идентифицированы однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), достоверно связанные с восстановлением фертильности. На их основе были разработаны три маркера: один кодоминантный маркер 67N04_P PAMSA (PCR Amplification of Multiple Specific Alleles) и два доминантных маркера, PPR621.5R для линий-восстановителей и PPR621.5M для линий-закрепителей стерильности (см. табл. 2) (Horn et al., 2019). Полногеномный поиск ассоциаций (GWAS) позволил определить 21 ген-кандидат для гена *Rf1*, включающий 20 генов семейства *PPR* и один вероятный ген альдегиддегидрогеназы. Полученные результаты являются основой для дальнейшего изучения механизмов восстановления фертильности пыльцы у подсолнечника, а также для поиска молекулярных маркеров (Goryunov et al., 2019). В недавнем исследовании с использованием SNP в группе сцепления 13, связанных со способностью восстанавливать мужскую фертильность, были разработаны два маркера – SRF833 и SRF122, которые наряду с другими использовались для генотипирования образцов и уточнения местоположения гена *Rf1* (Sivolarova et al., 2023). Новые маркерные

Таблица 2. Молекулярные маркеры для идентификации генов *Rf* и типов цитоплазмы у подсолнечника
Table 2. Male sterility-related molecular markers mapped to *Rf* genes and CMS types in sunflower

Локус	Маркер	Последовательность	Размер фрагмента, п. н.	Литературный источник
Rf1	HRG01_F	TATGCATAATTAGTTATACCC	426 восстановитель	Horn et al., 2003
	HRG01_R	ACATAAGGATTATGTACGGG		
Rf1	HRG02_F	AAACGTGGGAGAGAGGTGG	738 восстановитель	
	HRG02_R	AAACGTGGGCTGAAGAACTA		
Rf1	67N04_F1a	TGCAAGATAGGCGACTGAGGGCTCATCTCCAATTA	170 восстановитель	Horn et al., 2019
	67N04_F2b	TGAGGGCTCATCTCCAGCTG	155	
	67N04_R	GGCTGCCATTAGTGAAGGAG	закрепитель	
Rf1	PPR621.5 F1 закрепитель	CAGTAATCTCCACATGAACATTG	164	
	PPR621.5 F2 восстановитель	CAATAATCTCCACATGAACATTC		
	PPR621.5_R	CCGGATTGTGTTCCGATTAG		
Rf1	CAPS H13_F/Hinfl	GTGTTAGACAAACATCACATA	101, 207 восстановитель 42, 165 закрепитель	Kusterer et al., 2005
	CAPS_R/Hinfl	GAGAATTCGCAGTTGGGTAC		
Rf1	HRG01_F кодминантный	GGCATGATCAAGTACATAAGCACAGTC	450 восстановитель 350 закрепитель	Markin et al., 2017
	HRG01_R кодминантный	TATGTACGGGAATGAGCTCCGGTT		
Rf-PET2	STS3948_145_F	GTTTTTGGGACATCGCCATTTT	145	Sajer et al., 2020
	STS3948_145_R	GCGGGGTGGAAATCCATATATGAG		
Rf1 SNP PPR621.5 (G/C)	621.5 F1_FAM	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTACCAAGTAATCTCCACATGAACATTG		Radanović et al., 2022
	621.5 F2_HEX	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTACCAAGTAATCTCCACATGAACATTC		
	621.5 R1	GCGATAAAGAAGCGGGAGATTA		
Rf1	621.11 F3_FAM	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTGCGGACGCTTGATGTTC		
PPR621.11 (C/A)	621.11 F4_HEX	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTGCGGACGCTTGATGTTA		
	621.11 R3	TACGGGTGGACCCACAT		
Rf1	841.38 F3_FAM	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTGCAAAGCACTTGTTTCGTAG		
PPR841.38 (G/A)	841.38 F4_HEX	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTGCAAAGCACTTGTTTCGTAA		
	841.38 R3	ATCCCTGGAGAAGAACATTGT		
Rf1	861.19 F3_FAM	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTAAAAGAAATGGAGGAGGATG		
PPR861.19 (G/C)	861.19 F4_HEX	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTAAGAAATGGAGGAGGATC		
	861.19 R3	CTTCATGCACCTTACCTTCC		
Rf1	SRF833_F	CTCAAGATAACATCAAACACGG	248 восстановитель	Sivolapova et al., 2023
	SRF833_R	GAAAGAACATGTCATCACCA		
	SRF122_F	TGAGTTACCGTTGTTAAGGG	268 восстановитель	
	SRF122_R	TGTCTCGTTCAAATACCAAGTCC		

Окончание табл. 2

Локус	Маркер	Последовательность	Размер фрагмента, п. н.	Литературный источник
мтДНК	atp9_F	GGTGCAAAATCAATAGGGGGCCG	474 PET1 и фертильная цитоплазмы 1026 PEF1 цитоплазма	Schnabel et al., 2008
	atp9_R	ACCGAATGAATGCGTCACAAGG		
мтДНК	orfH522_F	TGCCTCAACTGGATAAATTCAC	516 PET1 цитоплазма	
	orfH522_R	ACCGTTCTCTCACGAGTTGAAG		
мтДНК	orfH522_F multiplex	TGAGTTTACTCCGGCAACTCGTTC	127	Markin et al., 2017
	orfH522_R multiplex	TGCTCTTGAATGGCAGTGGTGATG		

платформы на основе ПЦР в реальном времени, разработанные для обнаружения SNP, считаются наиболее высокопроизводительными и подходящими для автоматизации. В исследовании (Radanović et al., 2022) сообщается о создании и тестировании четырех KASP-маркеров для выявления SNP, достоверно связанных с тремя потенциальными генами-кандидатами для гена *Rf1* у подсолнечника. Что касается остальных генов *Rf*, то количество обнаруженных сцепленных маркеров очень мало и необходимы дальнейшие исследования в этом направлении (Dimitrijevic, Horn, 2018). Ген *Rf-PET2* для восстановления фертильности у ЦМС PET2 типа был локализован вблизи гена *Rf1*, и разработаны тесно сцепленные STS-маркеры, которые, по мнению (Sajer et al., 2020), будут полезны для селекции подсолнечника. Универсальность и информативность большинства разработанных маркеров, перечисленных в табл. 2, была подтверждена тестированием на популяциях, состоящих из десятков и сотен образцов, хотя эффективность разных маркеров для выявления гена *Rf1* различалась (Horn et al., 2003, 2019; Kusterer et al., 2005; Челюстникова и др., 2017; Markin et al., 2017; Анисимова и др., 2021).

Помимо маркеров, тесно сцепленных с генами-восстановителями, для гибридной селекции необходимы также маркеры для дифференциации цитоплазмы PET1-типа от других цитоплазм. Диагностические маркеры, позволяющие отличать растения с цитоплазмами PEF1, PET1 и фертильной цитоплазмой подсолнечника, были получены с использованием комбинаций праймеров для мт-генов *atp9* и *orfH522* (Schnabel et al., 2008).

Одной из проблем при выращивании гибридов первого поколения является засорение семенами фертильной материнской формы, которая попадает на участки гибридизации из-за нарушений методики семеноводства. Наличие таких примесей негативно сказывается на урожайности и выровненности посевов (Гриднев, 2008). Поэтому проверка материнских форм гибридов подсолнечника по показателю «закрепление стерильности» (95–98 % в зависимости от категории семян) – обязательное требование при сертификации семян. Идентификация наличия гена *Rf1* и типа

цитоплазмы в селекционном материале подсолнечника с помощью молекулярных маркеров позволяет сократить затраты, связанные с проведением оценки генетической чистоты семян методом грунтконтроля в полевых и тепличных условиях (Гучетль и др., 2004).

Заключение

Открытие ЦМС и генов восстановления фертильности позволило осуществить переход от сортовой селекции подсолнечника к гибридной, что благоприятно сказалось на урожайности этой культуры и дало возможность распространить ее выращивание по всему миру. Все современные коммерческие гибриды подсолнечника созданы на основе цитоплазмы PET1-типа, открытой при межвидовом скрещивании *H. petiolaris* × *H. annuus*. Существует необходимость расширения генетического разнообразия источников ЦМС, чтобы снизить уязвимость гибридов подсолнечника к заболеваниям и неблагоприятным экологическим условиям. Методы молекулярного маркирования вносят значительный вклад как в развитие генетических исследований признака ЦМС и восстановления фертильности, так и в ускорение селекционного процесса, позволяя, в совокупности с классическим гибридологическим анализом, определять наличие генов восстановления фертильности и разрабатывать новые родительские линии для получения гибридов. Предполагается, что для селекции подсолнечника с использованием мужской стерильности будут полезны новые методы молекулярной генетики, такие как анализ полногеномных ассоциаций (Mandel et al., 2013) и редактирование генома с помощью технологии CRISPR/Cas9 (Farinati et al., 2023).

Список литературы

- Анисимова И.Н., Карабицина Ю.И., Алпатьева Н.В., Кузнецова Е.Б., Титов Н.В., Лютко А.Ю., Гаврилова В.А. Диагностическая ценность молекулярных маркеров гена *Rf1* подсолнечника. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(2):28–37. DOI 10.30901/2658-6266-2021-2-03
- [Anisimova I.N., Karabitsina Yu.I., Alpatieva N.V., Kuznetsova E.B., Titov N.V., Lyutko A.Yu., Gavrilova V.A. Diagnostic value of *Rf1* gene molecular markers in sunflower. *Biotechnologiya i Selektiya Rastenij* =

- Plant Biotechnol. Breed.* 2021;4(2):28-37. DOI 10.30901/2658-6266-2021-2-03 (in Russian)]
- Бочковой А.Д., Хатнянский В.И., Камардин В.А. Типы гибридов подсолнечника и особенности их использования в условиях Российской Федерации (обзор). *Масличные культуры*. 2019;1(177):110-123
- [Bochkovoy A.D., Khatnyansky V.I., Kamardin V.A. Types of sunflower hybrids and features of their use in conditions of the Russian Federation (review). *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2019;1(177):110-123 (in Russian)]
- Бочковой А.Д., Хатнянский В.И., Камардин В.А., Назаров Д.А. Эффективность отбора самофертильных биотипов в звеньях первичного семеноводства сортов подсолнечника. *Масличные культуры*. 2021;1(185):10-17. DOI 10.25230/2412-608X-2021-1-185-10-17
- [Bochkovoy A.D., Khatnyansky V.I., Kamardin V.A., Nazarov D.A. Efficiency of selection of self-fertile sunflower biotypes in production of foundation and breeder seeds. *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2021;1(185):10-17. DOI 10.25230/2412-608X-2021-1-185-10-17 (in Russian)]
- Гаврилова В.А., Рожкова В.Т. Доноры восстановления фертильности пыльцы линий ЦМС подсолнечника для гетерозисной селекции. В: Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005;378-390
- [Gavrilova V.A., Rozhkova V.T. Donors of pollen fertility restoration of sunflower CMS lines for heterosis breeding. In: Identified Plant Gene Pool and Breeding. St. Petersburg: VIR Publ., 2005;378-390 (in Russian)]
- Гриднев А.К. Влияние уровня генетической чистоты семян на урожайные и технологические свойства гибридов подсолнечника. *Масличные культуры*. 2008;2(139):7-10
- [Gridnev A.K. Influence of the level of genetic purity of seeds on the yield and technological properties of sunflower hybrids. *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2008;2(139):7-10 (in Russian)]
- Гучетль С.З., Челюстникова Т.А., Рамазанова С.А., Антонова Т.С. Молекулярно-генетическая характеристика инбредных линий подсолнечника по изоферментным маркерам и ДНК профилям. *Масличные культуры*. 2004;2(131):42-46
- [Guchetl S.Z., Chelyustnikova T.A., Ramazanova S.A., Antonova T.S. Molecular genetic characterization of sunflower inbred lines by isoenzyme markers and DNA profiles. *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2004;2(131):42-46 (in Russian)]
- Морозов В.К. Методы селекции подсолнечника. В: Селекция подсолнечника в СССР. М.: Пищепромиздат, 1947;167-245
- [Morozov V.K. Methods of sunflower breeding. In: Sunflower Breeding in the USSR. Moscow: Pishchepromizdat Publ., 1947;167-245 (in Russian)]
- Пасько Н.М. Завязываемость семян при межсортных скрещиваниях топинамбура. *Научные труды Майкопской опытной станции ВИР*. 1973;7:78-91
- [Pasko N.M. Seed setting during intersort crossings of topinambur. *Scientific Works of the Maikop Experimental Station VIR*. 1973;7:78-91 (in Russian)]
- Пустовойт В.С. Селекция и семеноводство подсолнечника. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1971;3:55-61
- [Pustovoyt V.S. Sunflower breeding and seed production. *Vestnik Selskokhozyastvennoj Nauki = Bulletin of Agricultural Science*. 1971;3:55-61 (in Russian)]
- Пустовойт Г.В., Слюсарь Э.Л. Использование диких видов *Helianthus* в селекции. *Бюллетень ВИР*. 1977;69:11-19
- [Pustovoyt G.V., Slyusar E.L. The use of wild *Helianthus* species in breeding. *Bulletin of VIR*. 1977;69:11-19 (in Russian)]
- Пустовойт Г.В., Слюсарь Э.Л. Пути создания устойчивых к ржавчине сортов подсолнечника. В: Селекция и семеноводство. М.: Колос, 1982;9-11
- [Pustovoyt G.V., Slyusar E.L. Ways to create rust-resistant sunflower varieties. In: Breeding and Seed Production. Moscow: Kolos Publ., 1982;9-11 (in Russian)]
- Таволжанский Н.П. Теория и практика создания гибридов подсолнечника в современных условиях: Автореф. дис. ... д-ра сельскохозяйственных наук. Белгород, 2000
- [Tavolzhansky N.P. Theory and Practice of Sunflower Hybrids Development in Modern Conditions. Abstract of thesis ... Doctor of agricultural sciences. Belgorod, 2000 (in Russian)]
- Ткаченко П.И., Литвиненко В.А., Матиенко А.Ф., Бочковой А.Д. Методика и техника селекционного процесса. В: Биология, селекция и возделывание подсолнечника. М.: Агропромиздат, 1991;142-160
- [Tkachenko P.I., Litvinenko V.A., Matienko A.F., Bochkovoy A.D. Methods and techniques of the breeding process. In: Biology, Breeding and Cultivation of Sunflower. Moscow: Agropromizdat Publ., 1991;142-160 (in Russian)]
- Усатов А.В., Тихонова М.А., Гаврилова В.А., Рожкова В.Т., Маркин Н.В. Получение гетерозисных гибридов на основе новых ЦМС линий подсолнечника. *Масличные культуры*. 2010;1(142-143):19-23
- [Usatov A.V., Tikhonova M.A., Gavrilova V.A., Rozhkova V.T., Markin N.V. Obtaining heterotic hybrids based on new CMS sunflower lines. *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2010;1(142-143):19-23 (in Russian)]
- Челюстникова Т.А., Гучетль С.З., Антонова Т.С. Применение молекулярных маркеров для идентификации ЦМС-Rf системы в родительских линиях гибридов подсолнечника. *Масличные культуры*. 2017;4(172):3-9
- [Chelyustnikova T.A., Guchetl S.Z., Antonova T.S. Usage of molecular markers for identification of CMS-Rf system in parental lines of sunflower hybrids. *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2017;4(172):3-9 (in Russian)]
- Abratti G., Bazzalo M.E., León A. Mapping a novel fertility restoration gene in sunflower. In: Proceedings of 17th International Sunflower Conference, 8-12 June 2008, Córdoba, Spain. Consejería de Agricultura y Pesca, 2008;617-621
- Arshi Y. Self-fertility percentage in different sunflower varieties. In: Proceedings of 12th International Sunflower Conference, Novi Sad, Yugoslavia. 1988;498-500
- Azarin K., Usatov A., Kasianova A., Makarenko M., Gavrilova V. Origin of CMS-PET1 cytotype in cultivated sunflower: a new insight. *Gene*. 2023;888:147801. DOI 10.1016/j.gene.2023.147801
- Badouin H., Gouzy J., Grassa C.J., Murat F., Staton S.E., Cottret L., Lelandais-Brière C., Owens G.L., Carrère S., Mayjonade B., ... Mangin B., Burke J.M., Salse J., Muñoz S., Vincourt P., Rieseberg L.H., Langlade N.B. The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution. *Nature*. 2017;546(7656):148-152. DOI 10.1038/nature22380
- Balk J., Leaver C.J. The PET1-CMS mitochondrial mutation in sunflower is associated with premature programmed cell death and cytochrome c release. *Plant Cell*. 2001;13(8):1803-1818. DOI 10.1105/TPC.010116
- Bohra A., Jha U.C., Adhimoolam P., Bisht D., Singh N.P. Cytoplasmic male sterility (CMS) in hybrid breeding in field crops. *Plant Cell Rep.* 2016;35(5):967-993. DOI 10.1007/s00299-016-1949-3
- Brewer G.J., Charlet L.D. Mechanisms of resistance to the red sunflower seed weevil in sunflower accessions. *Crop Prot.* 1995;14(6):501-503. DOI 10.1016/0261-2194(95)00033-1
- Budar F., Touzet P., De Paepe R. The nucleo-mitochondrial conflict in cytoplasmic male sterilities revisited. *Genetica*. 2003;117(1):3-16. DOI 10.1023/A:1022381016145
- Carvalho C.G.P., Toledo J.F.F. Extracting female inbred lines from commercial sunflower hybrids. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 2008;43(9):1159-1162. DOI 10.1590/S0100-204X2008000900009
- Chen L., Liu Y.G. Male sterility and fertility restoration in crops. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2014;65:579-606. DOI 10.1146/annurev-arplant-050213-040119
- Chen Z., Zhao N., Li S., Grover C.E., Nie H., Wendel J.F., Hua J. Plant mitochondrial genome evolution and cytoplasmic male sterility. *Crit. Rev. Plant Sci.* 2017;36(1):55-69. DOI 10.1080/07352689.2017.1327762
- Dahan J., Mireau H. The Rf and Rf-like PPR in higher plants, a fast-evolving subclass of PPR genes. *RNA Biol.* 2013;10(9):1469-1476. DOI 10.4161/rna.25568
- Davey M.R., Jan M. Sunflower (*Helianthus annuus* L.): genetic improvement using conventional and *in vitro* technologies. *J. Crop Improv.* 2010;24(4):349-391. DOI 10.1080/15427528.2010.500874
- De la Canal L., Crouzillat D., Quetier F., Ledoigt G. A transcriptional alteration on the atp9 gene is associated with a sunflower male-sterile cytoplasm. *Theor. Appl. Genet.* 2001;102:1185-1189
- Dimitrijevic A., Horn R. Sunflower hybrid breeding: from markers to genomic selection. *Front. Plant Sci.* 2018;8:2238. DOI 10.3389/fpls.2017.02238
- Farinati S., Draga S., Betto A., Palumbo F., Vannozzi A., Lucchin M., Barcaccia G. Current insights and advances into plant male sterility:

- new precision breeding technology based on genome editing applications. *Front. Plant Sci.* 2023;14:1223861. DOI 10.3389/fpls.2023.1223861
- Feng J., Jan C.C. Introgression and molecular tagging of *Rf4*, a new male fertility restoration gene from wild sunflower *Helianthus maximiliani* L. *Theor. Appl. Genet.* 2008;117:241-249. DOI 10.1007/s00122-008-0769-4
- Fernández-Martínez J.M., Pérez-Vich B., Velasco L. Sunflower. In: Vollmann J., Rajcan I. (Eds.) Oil Crops. Handbook of Plant Breeding. Vol. 4. New York: Springer, 2009;155-232. DOI 10.1007/978-0-387-77594-4_6
- Fick G.N. Breeding and genetics. In: Carter J.F. (Ed.) Sunflower Science and Technology. Agronomy Monograph. Vol. 19. American Society of Agronomy, 1978a;279-338. DOI 10.2134/agronmonogr19.c9
- Fick G.N. Selection for self-fertility and oil percentage in development of sunflower hybrids. In: Proceedings of 8th International Sunflower Conference, USA, Minneapolis, 1978b;418-420
- Fick G.N., Miller J.F. Sunflower breeding. In: Schneiter A.A. (Ed.) Sunflower Production and Technology. Agronomy Monograph. Vol. 35. Soil Science Society of America, 1997;395-439. DOI 10.2134/agronmonogr35.c8
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. Crops and livestock products. <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize> (Date of access: 24.01.2024)
- Forleo M.B., Palmieri N., Suardi A., Coaloa D., Pari L. The eco-efficiency of rapeseed and sunflower cultivation in Italy. Joining environmental and economic assessment. *J. Cleaner Prod.* 2018;172:3138-3153. DOI 10.1016/j.jclepro.2017.11.094
- Gaborieau L., Brown G.G., Mireau H. The propensity of pentatricopeptide repeat genes to evolve into restorers of cytoplasmic male sterility. *Front. Plant Sci.* 2016;7:1816. DOI 10.3389/fpls.2016.01816
- Garayalde A.F., Presotto A., Carrera A., Poverene M., Cantamutto M. Characterization of a new male sterility source identified in an invasive biotype of *Helianthus annuus* (L.). *Euphytica*. 2015;206:579-595. DOI 10.1007/s10681-015-1456-6
- Gentzbittel L., Mestries E., Mouzeyar S., Mazeyrat F., Badaoui S., Vear F., Tourville de Labrouhe D., Nicolas P. A composite map of expressed sequences and phenotypic traits of the sunflower (*Helianthus annuus* L.) genome. *Theor. Appl. Genet.* 1999;99:218-234. DOI 10.1007/s001220051228
- Gill K.S. Male sterility and its utilization in heterosis breeding. In: Heterosis Breeding in Crop Plants – Theory and Application. Ludhiana (India): Punjab Agricultural University, 1993
- Goryunov D.V., Anisimova I.N., Gavrilova V.A., Chernova A.I., Sotnikova E.A., Martynova E.U., Boldyrev S.V., Ayupova A.F., Gubaev R.F., Mazin P.V., Gurchenko E.A., Shumskiy A.A., Petrova D.A., Garkusha S.V., Mukhina Z.M., Benko N.I., Demurin Y.N., Khaitovich Ph.E., Goryunova S.V. Association mapping of fertility restorer gene for CMS PET1 in sunflower. *Agronomy*. 2019;9(2):49. DOI 10.3390/agronomy9020049
- Havekes F.W.J., Miller J.F., Jan C.C. Diversity among sources of cytoplasmic male sterility in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica*. 1991;55:125-129. DOI 10.1007/BF00025224
- Horn R. Molecular diversity of male sterility inducing and male-fertile cytoplasm in the genus *Helianthus*. *Theor. Appl. Genet.* 2002;104:562-570. DOI 10.1007/s00122-001-0771-6
- Horn R., Friedt W. Fertility restoration of new CMS sources in sunflower. *Plant Breed.* 1997;116:317-322. DOI 10.1111/j.1439-0523.1997.tb01005.x
- Horn R., Köhler R.H., Zetsche K. A mitochondrial 16 kDa protein is associated with cytoplasmic male sterility in sunflower. *Plant Mol. Biol.* 1991;17(1):29-36. DOI 10.1007/BF00036803
- Horn R., Kusterer B., Lazarescu E., Prüfe M., Friedt W. Molecular mapping of the *Rf1* gene restoring pollen fertility in PET1-based F₁ hybrids in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2003;106:599-606. DOI 10.1007/s00122-002-1078-y
- Horn R., Gupta K.J., Colombo N. Mitochondrion role in molecular basis of cytoplasmic male sterility. *Mitochondrion*. 2014;19:198-205. DOI 10.1016/j.mito.2014.04.004
- Horn R., Radanovic A., Fuhrmann L., Sprycha Y., Hamrit S., Jockovic M., Miladinovic D., Jansen C. Development and validation of markers for the fertility restorer gene *Rf1* in sunflower. *Int. J. Mol. Sci.* 2019;20:1260. DOI 10.3390/ijms20061260
- Jan C.C. Chromosome doubling of wild × cultivated sunflower interspecific hybrids and its direct effect on backcross success. In: Proceedings of 12th International Sunflower Conference, Novi Sad, Yugoslavia, 1988;287-292
- Jan C.C. In search of cytoplasmic male-sterility and fertility restoration genes in wild *Helianthus* species. In: Proceedings Sunflower Research Workshop, Fargo, 8–9 January 1990. Bismarck, ND: National Sunflower Association, 1990;3-5
- Jan C.C. Cytology and interspecific hybridization. In: Schneiter A.A. (Ed.) Sunflower Production and Technology. Agronomy Monograph. Vol. 35. Soil Science Society of America, 1997;497-558. DOI 10.2134/agronmonogr35.c10
- Jan C.C. Cytoplasmic male sterility in two wild *Helianthus annuus* L. accessions and their fertility restoration. *Crop Sci.* 2000;40:1535-1538. DOI 10.2135/cropsci2
- Jan C.C. Silencing of fertility restoration genes in sunflower. *Helia*. 2003;26(39):1-6. DOI 10.2298/HEL0339001J
- Jan C.C. A new CMS source from *Helianthus giganteus* and its fertility restoration genes from interspecific amphiploids. In: Proceedings of 16th International Sunflower Conference. Fargo, ND, 2004;709-712
- Jan C.C., Fernández-Martínez J.M. Interspecific hybridization, gene transfer, and the development of resistance to broomrape race F in Spain. *Helia*. 2002;36:123-136. DOI 10.2298/HEL0236123J
- Jan C.C., Rutger J.N. Mitomycin C- and streptomycin-induced male sterility in cultivated sunflower. *Crop Sci.* 1988;28(5):792-795. DOI 10.2135/cropsci1988.0011183X002800050014x
- Jan C.C., Vick B.A. Inheritance and allelic relationships of fertility restoration genes for seven new sources of male-sterile cytoplasm in sunflower. *Plant Breed.* 2007;126:213-217. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01350.x
- Jan C.C., Seiler G.J., Hammond J.J. Effect of wild *Helianthus* cytoplasm on agronomic and oil characteristics of cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Breed.* 2014;133(2):262-267. DOI 10.1111/pbr.12151
- Jocic S., Miladinovic D., Kaya Y. Breeding and genetics of sunflower. In: Sunflower: Chemistry, Production, Processing, and Utilization. Urbana, IL: AOCS, 2015;1-26. DOI 10.1016/B978-1-893997-94-3.50007-6
- Kantar M.B., Sosa C.C., Khoury C.K., Castañeda-Álvarez N.P., Achicanoy H.A., Bernau V., Rieseberg L.H. Ecogeography and utility to plant breeding of the crop wild relatives of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Front. Plant Sci.* 2015;6:841. DOI 10.3389/fpls.2015.00841
- Kaul M.L.H. Male Sterility in Higher Plants (Monograph on theoretical and applied genetics; 10). Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1988; 248-257
- Kinman M.L. New development in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs. In: Proceedings of the 4th International Sunflower Conference. Paris: International Sunflower Association, 1970;181-183
- Korell M., Mösges G., Friedt W. Construction of a sunflower pedigree map. *Helia*. 1992;15:7-16
- Kusterer B., Horn R., Friedt W. Molecular mapping of the fertility restoration locus *Rf1* in sunflower and development of diagnostic markers for the restorer gene. *Euphytica*. 2005;143:35-43. DOI 10.1007/s10681-005-1795-9
- Laver H.K., Reynolds S.J., Monager F., Leaver C.J. Mitochondrial genome organization and expression associated with cytoplasmic male sterility in sunflower (*Helianthus annuus*). *Plant J.* 1991;1(2):185-193. DOI 10.1111/j.1365-313x.1991.00185.x
- Leclercq P. Une stérilité mâle cytoplasmique chez le tournesol. *Ann. Amélior. Plant.* 1969;19:99-106
- Liu Z., Mulpuri S., Feng J., Vick B.A., Jan C.C. Molecular mapping of the *Rf3* fertility restoration gene to facilitate its utilization in breeding confection sunflower. *Mol. Breeding*. 2012;29:275-284. DOI 10.1007/s11032-011-9563-0
- Liu Z., Wang D.M., Feng J., Seiler G.J., Cai X., Jan C.C. Diversifying sunflower germplasm by integration and mapping of a novel male fertility restoration gene. *Genetics*. 2013;193:727-737. DOI 10.1534/genetics.112.146092
- Liu Z., Cai X., Seiler G.J., Jan C.C. Interspecific amphiploid-derived alloplasmic male sterility with defective anthers, narrow disc florets, and small ray flowers in sunflower. *Plant Breed.* 2014;133(6):742-747. DOI 10.1111/pbr.12216

- Liu Z., Wang H., Jan C.C. Additional Rf genes for CMS GIG2 and their molecular mapping. In: Proceeding of 38th Sunflower Research Workshop, 12–13 Jan. National Sunflower Association, Fargo ND, 2016. [https://www.sunflowerusa.com/uploads/research/1298/2016NSA-Rfgenemappingposter-Liu-final.pdf]
- Liu Z., Zhang L., Seiler G.J., Jan C.C. Molecular mapping of the *Rf9* gene from RCMG 1 for CMS ANN3 derived from wild sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica*. 2023;219:46. DOI 10.1007/s10681-023-03176-3
- López-Pereira M., Sadras V.O., Trápani N. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995. I. Yield and its components. *Field Crops Res.* 1999;62:157-166. DOI 10.1016/S0378-4290(99)00015-5
- Luo D.P., Xu H., Liu Z.L., Guo J.X., Li H.Y., Chen L.T., Fang C., Zhang Q.Y., Bai M., Yao N., Wu H., Wu H., Ji C.H., Zheng H.Q., Chen Y.L., Ye S., Li X.Y., Zhao X.C., Li R.Q., Liu Y.G. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice. *Nat. Genet.* 2013;45(5):573-577. DOI 10.1038/ng.2570
- Ma G., Long Y., Song Q., Talukder Z.I., Shamimuzzaman M., Qi L. Map and sequence-based chromosome walking towards cloning of the male fertility restoration gene *Rf5* linked to *R11* in sunflower. *Sci. Rep.* 2021;11(1):777. DOI 10.1038/s41598-020-80659-6
- Makarenko M.S., Kornienko I.V., Azarin K.V., Usatov A.V., Logacheva M.D., Markin N.V., Gavrilova V.A. Mitochondrial genomes organization in alloplasmic lines of sunflower (*Helianthus annuus* L.) with various types of cytoplasmic male sterility. *Peer J.* 2018;6:e5266. DOI 10.7717/peerj.5266
- Makarenko M.S., Usatov A.V., Tatarinova T.V., Azarin K.V., Logacheva M.D., Gavrilova V.A., Horn R. Characterization of the mitochondrial genome of the MAX1 type of cytoplasmic male-sterile sunflower. *BMC Plant Biol.* 2019a;19(Suppl.1):51. DOI 10.1186/s12870-019-1637-x
- Makarenko M.S., Usatov A.V., Tatarinova T.V., Azarin K.V., Logacheva M.D., Gavrilova V.A., Kornienko I.V., Horn R. Organization features of the mitochondrial genome of sunflower (*Helianthus annuus* L.) with ANN2-type male-sterile cytoplasm. *Plants*. 2019b;8:439. DOI 10.3390/plants8110439
- Mandel J.R., Nambesee S., Bowers J.E., Marek L.F., Ebert D., Rieseberg L.H., Knapp S.J., Burke J.M. Association mapping and the genomic consequences of selection in sunflower. *PLoS Genet.* 2013;9(3):e1003378. DOI 10.1371/journal.pgen.1003378
- Markin N., Usatov A., Makarenko M., Azarin K., Gorbachenko O., Kolo-kolova N., Usatenko T., Markina O., Gavrilova V. Study of informative DNA markers of the *Rf1* gene in sunflower for breeding practice. *Plant Breed.* 2017;53:69-75. DOI 10.17221/108/2016-CJGPB
- Meena H.P., Sujatha M., Varaprasad K.S. Achievements and bottlenecks of heterosis breeding of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in India. *Indian J. Genet.* 2013;73(2):123-130. DOI 10.5958/j.0975-6906.73.2.019
- Miladinovic D., Kovacevic B., Dimitrijevic A., Imerovski I., Jocić S., Cve-jic S., Miklic V. Towards dihaploid production in sunflower – selection of regeneration medium. In: Proceedings of the 18th International Sunflower Conference, Mar del Plata, Argentina, 27 February – 1 March 2012. International Sunflower Association, 2012;674-677
- Miller J.F. Sunflower. In: Fehr W.R. (Ed.) Principles of Cultivar Development. New York: Macmillan Publ. Co., 1987;626-668
- Miller J.F., Wolf S.L. Registration of three cytoplasmic male sterile and three restorer sunflower germplasm lines. *Crop Sci.* 1991;31(2):500. DOI 10.2135/cropsci1991.0011183X003100020087x
- Miller J.F., Gulya T.J., Vick B.A. Registration of imidazoline herbicide-resistant maintainer (HA 442) and fertility restorer (RHA 443) oilseed sunflower germplasms. *Crop Sci.* 2006;46:483-484
- Monéger F., Smart C.J., Leaver C.J. Nuclear restoration of cytoplasmic male sterility in sunflower is associated with the tissue-specific regulation of a novel mitochondrial gene. *EMBO J.* 1994;13(1):8-17. DOI 10.1002/j.1460-2075.1994.tb06230.x
- Nooryazdan H., Serieys H., Bacilieri R., David J., Bervillé A. Structure of wild annual sunflower (*Helianthus annuus* L.) accessions based on agro-morphological traits. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2010;57:27-39. DOI 10.1007/s10722-009-9448-9
- Postel Z., Touzet P. Cytonuclear genetic incompatibilities in plant speciation. *Plants*. 2020;9(4):E487. DOI 10.3390/plants9040487
- Putt E.D. The value of hybrids and synthetics in sunflower seed production. *Can. J. Plant Sci.* 1962;42:488-500. DOI 10.4141/cjps62-077
- Putt E.D. History and present world status. In: Carter J.F. (Ed.) Sunflower Science and Technology. Madison, WI: ASA, 1978;1-25
- Qi L.L., Seiler G.J., Vick B.A., Gulya T.J. Genetics and mapping of the *R11* gene conferring resistance to recently emerged rust races, tightly linked to male fertility restoration, in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2012;125(5):921-932. DOI 10.1007/s00122-012-1883-x
- Radanović A., Sprycha Y., Jocković M., Sundt M., Miladinović D., Jan-sen C., Horn R. KASP markers specific for the fertility restorer locus *Rf1* and application for genetic purity testing in sunflowers (*Helianthus annuus* L.). *Genes*. 2022;13(3):465. DOI 10.3390/genes13030465
- Rajanna M.P., Seetharam A., Virupakshapp K. Stability of male sterility in diverse cyto-sterile sources of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J. Oilseed Res.* 1998;15(1):46-49
- Rauf S., Jamil N., Tariq S.A., Khan M., Kausar M., Kaya Y. Progress in modification of sunflower oil to expand its industrial value. *J. Sci. Food Agric.* 2017;97(7):1997-2006. DOI 10.1002/jsfa.8214
- Reddemann A., Horn R. Recombination events involving the *atp9* gene are associated with male sterility of CMS PET2 in sunflower. *Int. J. Mol. Sci.* 2018;19:806. DOI 10.3390/ijms19030806
- Reif J.C., Mallauy A.R., Melchinger A.E. Heterosis and heterotic patterns in maize. *Maydica*. 2005;50(3):215-223
- Rieseberg L.H. Hybrid origins of plant species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1997;28:359-389. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.359
- Rieseberg L.H., Wendel J.F. Introgression and its consequences in plants. In: Hybrid Zones and the Evolutionary Process. Ch. 4. Oxford University Press, 1993;70-109
- Rieseberg L.H., Blackman B.K. Speciation genes in plants. *Ann. Bot.* 2010;106(3):439-455. DOI 10.1093/aob/mcq126
- Sadras V.O., Trápani N., Pereyra V.R., López-Pereira M., Quiroz F., Mortarini M. Intraspecific competition and fungal diseases as sources of variation in sunflower yield. *Field Crops Res.* 2000;67(1):51-58. DOI 10.1016/S0378-4290(00)00083-6
- Sajer O., Schirmak U., Hamrit S., Horn R. Mapping of the new fertility restorer gene Rf-PET2 close to *Rf1* on linkage group 13 in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Genes*. 2020;11:269. DOI 10.3390/genes11030269
- Schilling E.E., Heiser C.B. Infrageneric classification of *Helianthus* (Compositae). *Taxon*. 1981;30(2):393-403. DOI 10.2307/1220139
- Schnabel U., Engelmann U., Horn R. Development of markers for the use of the PEF1 cytoplasm in sunflower hybrid breeding. *Plant Breed.* 2008;127(6):587-591. DOI 10.1111/j.1439-0523.2008.01516.x
- Schuster W., Friedt W. Results and trends in breeding and cultivation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in West Germany. *Helia*. 1988;11:85-91
- Seiler G.J. The potential of wild sunflower species for industrial uses. *Helia*. 2007;30(46):175-198
- Seiler G.J. Utilization of wild *Helianthus* species in breeding for disease resistance. In: Proceedings of the International Sunflower Association (ISA) Symposium "Sunflower Breeding on Resistance to Diseases". Krasnodar, Russia, 2010;36-50
- Seiler G.J., Qi L.L., Marek L.F. Utilization of sunflower crop wild relatives for cultivated sunflower improvement. *Crop Sci.* 2017;57:1083-1101. DOI 10.2135/cropsci2016.10.0856
- Serieys H. Report on the past activities of the FAO working group: identification, study and utilization in breeding programmes of new CMS sources for the period 1991–1993. *Helia*. 1994;17(22):93-102
- Serieys H. Identification, study and utilization in breeding programs of new CMS sources in the FAO subnetwork. In: Proceedings of the Sunflower Subnetwork Progress Report. Rome: FAO, 2005;47-53
- Sivolopova A.B., Polivanova O.B., Goryunov D.V., Chebanova Y.V., Fedorova A.V., Sotnikova E.A., Karabitsina Y.I., Benko N.I., Mukhina Z.M., Anisimova I.N., Demurin Y.N., Goryunova S.V. Refinement of Rf1-gene localization and development of the new molecular markers for fertility restoration in sunflower. *Mol. Biol. Rep.* 2023;50(9):7919-7926. DOI 10.1007/s11033-023-08646-4
- Škorić D., Jocić S., Sakač Z., Lečić N. Genetic possibilities for altering sunflower oil quality to obtain novel oils. *Can. J. Physiol. Pharm.* 2008;86(4):215-221. DOI 10.1139/Y08-008
- Sykes T., Yates S., Nagy I., Asp T., Small I., Studer B. In silico identification of candidate genes for fertility restoration in cytoplasmic male sterile perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Genome Biol. Evol.* 2017;9(2):351-362. DOI 10.1093/gbe/evw047

- Talukder Z.I., Ma G., Hulke B.S., Jan C.C., Qi L. Linkage mapping and genome-wide association studies of the *Rf* gene cluster in sunflower (*Helianthus annuus* L.) and their distribution in world sunflower collections. *Front. Genet.* 2019;10:216. DOI 10.3389/fgene.2019.00216
- Tyagi V., Dhillon S.K. Cytoplasmic effects on combining ability for agronomic traits in sunflower under different irrigation regimes. *SABRAO J. Breed. Genet.* 2016;48(3):295-308
- Tyagi V., Dhillon S.K., Kaur G., Kaushik P. Heterotic effect of different cytoplasmic combinations in sunflower hybrids cultivated under diverse irrigation regimes. *Plants.* 2020;9(4):465. DOI 10.3390/plants9040465
- Unrau J. Heterosis in relation to sunflower breeding. *Sci. Agric.* 1947;27:414-427
- Vrânceanu V.A., Stoenescu F.M. Gene for pollen fertility restoration in sunflowers. *Euphytica.* 1978;27:617-627. DOI 10.1007/BF00043193
- Wang D.-X., Cui L.-J., Jan C.C. Establishment of new cytoplasmic male sterility by introduction of cytoplasm from wild species in sunflower. *Chinese J. Oil Sci.* 2007;29:416-419
- Whelan E.D.P. A new source of cytoplasmic male sterility in sunflower. *Euphytica.* 1980;29:33-46. DOI 10.1007/BF00037247
- Whelan E.D.P., Dedio W. Registration of sunflower germplasm composite crosses CMG-1, CMG-2 and CMG-3. *Crop Sci.* 1980;20(6):832. DOI 10.2135/cropsci1980.0011183X002000060066x
- Yue B., Vick B.A., Cai X., Hu J. Genetic mapping for the *Rf1* (fertility restoration) gene in sunflower (*Helianthus annuus* L.) by SSR and TRAP markers. *Plant Breed.* 2010;129:24-28. DOI 10.1111/j.1439-0523.2009.01661.x

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 24.01.2024. После доработки 03.05.2024. Принята к публикации 05.06.2024.