

Обзорные статьи

Обзорная статья

УДК 631.52:633.854.78

DOI: 10.25230/2412-608X-2025-1-201-102-118

Наследование признаков урожайности семян подсолнечника

Вячеслав Викторович Волгин
Александр Александрович Децына

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17
Тел.: (861) 254-27-91

Аннотация. Информация о наследовании большинства утилитарных признаков сельскохозяйственных культур, в том числе у подсолнечника, имеет решающее значение в процессе создания новых высокопродуктивных гибридов и сортов. В статье приводятся многочисленные результаты исследований отечественных и зарубежных авторов по проблеме наследования признаков урожайности и структуры урожая семян подсолнечника. Дано общее представление о количественном и качественном наследовании признаков, а также моделей взаимодействия генов. Отмечено, что урожайность и элементы структуры урожая (масса семян и их количество в корзинке, масса 1000 семян) контролируются доминантными, аддитивными и эпистатическими взаимодействиями генов и/или их сочетанием, в зависимости от генотипов подсолнечника, использовавшихся в исследованиях. Некоторыми учёными установлено наличие положительной корреляции между признаками продуктивности семян у родительских линий и их гибридов первого поколения, в других исследованиях эта связь была несущественной.

Ключевые слова: наследование, аддитивное взаимодействие генов, доминирование, эпистаз, урожайность, количество семян, масса семян в корзинке, масса 1000 семян

Для цитирования: Волгин В.В., Децына А.А. Наследование признаков урожайности семян подсолнечника // Масличные культуры. 2025. Вып. 1 (201). С. 102–118.

Inheritance of yield traits in sunflower seeds
Volgin V.V., doctor of biology

Detsyna A.A., head of the lab., leading researcher, PhD in agriculture

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops
17 Filatova street, Krasnodar, 350038, Russia
Tel.: (861) 254-27-91

Abstract. Information on the inheritance of most utilitarian traits of agricultural crops, including sunflower, is of crucial importance in the process of creating new highly productive hybrids and varieties. The article contains numerous results of research of Russian and foreign authors on the problem of inheritance of yield traits and yield structure of sunflower seeds. The general idea of quantitative and qualitative inheritance of traits, as well as models of gene interaction is given. It is noted that yield and elements of yield structure (seed weight and their number per a head, 1000 seeds weight) are controlled by dominant, additive, and epistatic interactions of genes and/or their combination, depending on sunflower genotypes used in the studies. Some scientists have found a positive correlation between seed productivity traits in parental lines and their first-generation hybrids, while in other studies this correlation was insignificant.

Key words: inheritance, additive gen interactions, dominance, epistasis, yield, seed number, seed weight per head, 1000 seed weight

Перед сельским хозяйством России поставлены задачи надёжного обеспечения страны продовольственными товарами и сельскохозяйственным сырьём при наличии достаточных резервов. Эти задачи решаются за счёт создания высокопродуктивных устойчивых к биотическим и абиотическим факторам среды сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, совершенствования технологии возделывания и расширения посевных площадей.

В селекции подсолнечника наиболее распространённым и перспективным в последние десятилетия является создание гибридов на цитоплазматически мужскостерильной основе (ЦМС). Поскольку селекция базируется на закономерностях общей и частной генетики, цитогенетики, генетики популяций, мутационной генетики, иммуногенетики, биохимии, молекулярной генетики, статистики и других, мы приводим в представленной статье данные по наследованию основных признаков продуктивности семян подсолнечника, таких как урожайность, масса и количество

семян в корзинке, масса 1000 семян.

Существуют две основные модели, учитывающие количество генов, контролирующих тот или иной признак, посредством которых описывают и объясняют явление наследственности. В случае качественной модели наследования признаки определяются одним, двумя или тремя генами. При этом в потомстве проявляются закономерности моно-, ди- или тригибридного расщепления, открытые в 1865 г. Г. Менделем [1]. В отдельных случаях экспрессия признаков может выражаться в эпистатическом и комплементарном взаимодействии генов, что уменьшает число фенотипических классов в расщепляющемся потомстве [2].

Под эпистазом понимается подавление действия одной аллельной пары генов доминантным или рецессивным геном другой, не аллельной им пары генов, даже в тех случаях, когда эпистатичный ген находится в гетерозиготном, гомозиготном, рецессивном или доминантном состоянии [3].

Комплементарное взаимодействие генов – совместное действие двух или большего числа самостоятельно менделирующих генов на проявление одного какого-либо признака. При этом каждый из комплементарных генов в отдельности не обладает способностью вызывать развитие данного признака, и лишь сочетание их в одном геноме способствует его проявлению. Первые тесты по комплементации аллелей были проведены Н.П. Дубининым в 1929 г. [4].

В полигенной модели наследования признаков предполагается, что они контролируются большим числом генов, каждый из которых вносит небольшой вклад в эффект их проявления. Основной задачей при этом типе наследования является учёт средовых влияний на фенотипическое проявление того или иного признака. Принципы полигенного наследования признаков открыл в 1908 г. Н. Nilsson-Ehle [5]. Большой вклад в развитие этого направления внесли Е.М. East [6], J.M. Rasmusson [7], К. Mather [8] и другие. Следует отметить, что термин полигены

предложил К. Mather, и после него стали применять понятие полигенная наследственность.

Наряду с выше отмеченными взаимодействиями генов, большое число из них не имеет определённого эффекта в отдельности, за исключением ослабления или усиления выражения главного гена. Действие генов-модификаторов было продемонстрировано в экспериментах W.E. Castle, J.C. Philips [9] с крысами. Действие генов-модификаторов привлекает внимание селекционеров, работающих с большинством культурных растений. Эти гены, вероятно, участвуют в создании небольших, но важных различий в таких признаках цветка, как окраска, форма или аромат. Гены-модификаторы изменяют также внешний вид, вкус и аромат плодов [10].

По мере того, как в промышленных сортах различных сельскохозяйственных культур накапливается всё больше и больше главных генов, постепенно возрастает и значение генов-модификаторов. О.Н. Frankel [11] подчёркивал это при обсуждении проблем селекции растений на урожайность.

Род *Helianthus* отличается чётко выраженным полиплоидным рядом. Он включает диплоидные ($2n = 34$), тетраплоидные ($2n = 68$) и гексаплоидные ($2n = 102$) виды. Гаплоидное число хромосом равно 17. К диплоидам относятся культурный подсолнечник *Helianthus annuus* L., все его однолетние дикорастущие формы, а также большинство многолетних видов [12].

Как известно, основной целью гибридизации растений в процессе селекции сельскохозяйственных культур является достижение гетерозисного эффекта тех или иных хозяйственно-биологических признаков и получение новых трансгрессивных форм с новым их сочетанием и проявлением. Один из наиболее важных признаков в селекции подсолнечника – урожайность и её структурные элементы.

Значительная генетическая изменчивость обусловлена у подсолнечника перекрёстным типом опыления и гетерозиготным состоянием генов большинства

признаков генотипа. Однако, как и у других культур, урожайность семян подсолнечника зависит от многих факторов и главным образом от взаимного влияния генов с окружающей средой. Поэтому роль окружающей среды значительна в проявлении наследования урожайности и её компонентов.

Наследование урожая у подсолнечника – это количественный признак, который представляет собой комплекс, включающий несколько взаимосвязанных признаков. Знание степени связи компонентов структуры урожая с признаком урожая и наследственности отдельных компонентов может быть очень полезным в лучшем понимании наследования этого признака. Взаимосвязи между описываемыми признаками компонентов структуры урожая и урожаем также могут быть полезными в определении наследования.

Для признака урожайность семян с одного растения подсолнечника различными авторами получены оценки коэффициента наследуемости от $H^2 = 0,98$ (в широком смысле) при изучении образцов мировой коллекции подсолнечника и $H^2 = 0,76$ для F_1 диаллельного скрещивания набора инбредных линий [13] до $h^2 = 18\%$ (наследование в узком смысле) для единичного растения в сравнении с варьированием от 22 до 49 % по высоте растений, массе 1000 семян, масличности, лузжистости семян и диаметру корзинки [14]. R. Shabana [15] отмечал сравнительно высокую наследуемость в узком смысле (69 %) по урожаю семян среди индивидуальных растений, эти оценки были подобны по масличности и массе 1000 семян, но значительно меньше показателей количества дней до цветения, площади листа, числа листьев на растении, высоты растений и числа семян на корзинку. В исследованиях R.S. Pathak [16] была получена оценка наследуемости в узком смысле по признаку урожая 57 %, в сравнении с ранжированием от 20 до 81 % по высоте растения, диаметру корзинки и стебля, массе 1000 семян и их лузжистости.

Согласно данным, полученным в

опытах A.V. Anaschenko [17], наследственность общей комбинационной способности (ОКС) по признаку урожая у подсолнечника была высокой, варьируя от 60 до 86 %.

E.D. Putt [18] отметил оценки общей и специфической комбинационной способности (ОКС и СКС) по признаку урожая семян в диаллельных скрещиваниях десяти инбредных линий. СКС была более важной, чем ОКС, свидетельствуя о том, что неаддитивная генетическая вариация имеет большее значение, чем аддитивная, в проявлении этого признака. В случае преобладания неаддитивной генетической компоненты включение в селекционный процесс некоторых тест-кроссов может быть наиболее эффективным в селекции на урожай семян. И, наоборот, если урожай детерминирован главным образом аддитивной генетической вариацией, использование S_1 или S_2 лучших потомств может обеспечить наибольший эффект.

Стабильность проявления признака высокого урожая с одного растения подсолнечника при различных условиях окружающей среды также находится под генетическим контролем. G.N. Fick, D.E. Zimmer [19] оценивали 18 гибридов и популяций в 14 различных условиях окружающей среды и заключили, что стабильность урожая может быть достигнута с генетически гомогенным простым гибридом также хорошо, как с гетерогенными культурами или популяциями. Гибриды, полученные с восстановителем фертильности пыльцы – линией RHA 274, проявили особенную стабильность, что свидетельствует о том, что признак стабильности урожайности может иметь сравнительно высокую наследственность.

Однако оценки аддитивных, доминантных и эпистатических генетических вариантов по признаку урожая, по определению J.F. Miller et al. [20], показали, что аддитивная генетическая вариация вносит главный вклад в генетическую вариацию признака урожая. Эпистатический эффект, контролирующий урожай, наблюдался единожды в этом опыте. Вариация

доминантной компоненты также была значительной, и степень доминантной оценки (0,620) свидетельствует о том, что преобладало неполное доминирование. F. Sessoni, M. Baldini [21] отмечали, что обе аддитивная и неаддитивная генетические варианты контролируют урожай семян. Степень доминирования была 2,69, свидетельствуя о проявлении сверхдоминирования. D. Petakov [22] скрестил семь инбредных линий по полной диаллельной схеме и определил, что как аддитивные, так и неаддитивные генные эффекты контролировали урожай с преобладанием аддитивных эффектов.

A. Kovacik, V. Skaloud [23] определили, что неаддитивная генетическая компонента, контролирующая урожай семян у подсолнечника, была в девять раз значительнее, чем аддитивная. Однако E.D. Putt [18] и R. Marinkovic, D. Skoric [24] отметили, что оба аддитивный и неаддитивный эффекты были важны в наследовании урожая семян. F.C. Sessoni et al. [25] нашли, что доминантное генное взаимодействие было немного более важным в контроле этого признака и что увеличение урожая семян может достигаться повышением диаметра корзинки. G.N. Fick [26] определил, что аддитивный компонент должен быть важным в простом гибриде, а неаддитивный – в гибриде, когда семена завязываются при бесконтрольном опылении.

R.G. Reid [27] использовал скрещивание мужскофертильных и стерильных линий, полученных в Аргентине и США, чтобы определить тип генных взаимодействий, контролирующих семь признаков подсолнечника. Эффекты ОКС, определённые по наибольшей вариации, контролирующей урожай семян, продолжительность периода всходы – цветение ($R = 5,0$) и периода всходы – созревание, высоту растения, массу 1000 семян и масличность, свидетельствуют, что аддитивные генные взаимодействия оказывали преимущественное влияние на выражение этих признаков для данной группы инбредных линий. Эффекты ОКС составляли 75 % общей генетической вариации по

урожаю семян в сравнении с 25 % по СКС.

W. Shuster [28] выявил положительную корреляцию по урожаю между родительскими линиями и их гибридами F_1 . Он отметил, что наследуемость по урожаю семян гибридов первого поколения была 0,48 по материнским и 0,30 по отцовским линиям. Однако Y. Stoyanova, P. Ivanov [29] в своих исследованиях нашли, что корреляция между продуктивностью родительских линий и их гибридов была очень низкой. J.F. Miller et al. [30] также определили отрицательную корреляцию между урожаем линий 4–6 поколений инбридинга и их последующих гибридов, что свидетельствует о низкой наследуемости. A.S. Ortegon-Morales et al. [31] не нашли корреляции среди линий и их гибридов, при этом по признаку масличности отмечалась высокая корреляция. В.В. Волгин, А.Д. Обыдало [32] выявили методом корреляционного анализа достоверно высокие связи по признакам урожая с одного растения, урожайности, масличности семян и сбора масла у родительских линий и гибридов первого поколения. По-видимому, такие противоречивые данные обусловлены различием генетических особенностей исследуемых селекционных материалов.

Очевидно, что оба аддитивные и неаддитивные генные эффекты важны в контроле урожая подсолнечника. Результаты варьировали, вероятно, в зависимости от генотипов, использовавшихся в исследованиях. Селекционные методы, такие как рекуррентный отбор на ОКС, реципрокный рекуррентный отбор или реципрокный полусибсовый отбор, будут использовать аддитивную составляющую генетической вариации, представленной в линиях подсолнечника. Испытание на неаддитивную составляющую генетической вариации свидетельствует, что некоторые из тест-кроссовых испытаний, таких как рекуррентный отбор на СКС, будут наиболее эффективными в селекции на урожай семян.

При оценке наследственности по массе семян J. Dominguez, J.F. Miller [33]

установили, что эффекты ОКС были выше, чем СКС, и наследственность варьировала от 30 до 90 %. Наследственность массы семян в корзинке среди масличных типов была промежуточной и, как показали результаты исследований в широком смысле, варьировала от 30 до 66 % [14; 15; 16; 34]. J.A. Kesteloot et al. [35] также отметили, что наследственность признака массы семян была на промежуточном уровне – 60 %.

Процесс наследования урожая семян на растении и проявление гетерозиса по этому признаку изучались многочисленными авторами. J.F. Miller, G.N. Fick [36] отметили, что аддитивные и неаддитивные генные эффекты играют важную роль в контроле этого признака у подсолнечника. S. Jocić [37] изучала процесс наследования и проявления аддитивных, доминантных и двугенных эпистатических генетических эффектов, используя аддитивно-доминантную и шести-параметрическую модель и нашла, что доминантные гены имели значительно большее влияние на урожайность семян, чем аддитивные. Эти результаты находятся в согласии с большим числом других авторов [38–44], которые отметили, что неаддитивная составляющая генетической вариации является наиболее важной в наследовании признака урожая семян на растении.

A. Manjunath, J.V. Goud [45] проанализировали результаты исследования 25 гибридов подсолнечника и на этой основе определили, что сравнительное значение отдельных генных эффектов было следующим (в порядке значения): доминирование, доминирование $\times$ доминирование, аддитивность $\times$ аддитивность, аддитивность $\times$ доминирование и аддитивность.

Эпистатические генные взаимодействия также играют важную роль в проявлении признака урожайности семян на растении подсолнечника [46]. Согласно М.А.Н. El-Hity [47] эпистатические эффекты значительно более важны, чем эффекты аддитивных генов, но обычно менее влиятельны, чем доминирование. Некоторые авторы также согласны, что

эпистатическое взаимодействие доминирование $\times$ доминирование менее важно, чем двухлокусный эпистаз, в наследовании признака урожая семян. E. Ganappa et al. [48], наоборот, установили, что доминантные генные эффекты и эпистаз доминирование $\times$ доминирование значительно более важны, чем аддитивные эффекты и другие типы двухлокусных эпистазов.

Другие исследователи отметили более важное значение ОКС по сравнению с СКС по урожаю семян, свидетельствуя о более значительном влиянии аддитивной компоненты генетической вариации по сравнению с неаддитивной. Такое заключение было сделано рядом авторов, таких как T.D. Putt [18], D. Sudhakar et al. [49], S. Singh et al. [50], D. Petakov [22], J.F. Miller et al. [20], R. Marinkovic et al. [51], S. Ashok et al. [52], N. Hladni et al. [53].

Согласно N. Hladni et al. [54] гетерозис по урожаю семян варьирует у подсолнечника по сравнению со средними показателями родителей от 43,3 до 92,3 %. По сравнению с лучшим родителем гетерозис по урожаю семян у подсолнечника варьирует от 35,0 до 85,7 % [54] и в другом случае – от 129,3 до 412,0 % [38]. В исследованиях N. Hladni et al. [55] было выявлено, что по признаку урожая семян на растении наблюдался достоверно высокий гетерозис по сравнению со средней величиной родителей (108,8–274,3 %) и наиболее урожайным родителем (54,8–223,2 %).

W. Qingun et al. [56] сделали заключение о том, что аддитивные и неаддитивные компоненты генетической вариации имеют равное значение в проявлении признака урожай семян на растении.

Некоторые отечественные учёные провели аналогичные исследования по наследованию признака урожая семян подсолнечника. Так, В.Г. Вольф, Л.П. Думачева [57] выявили, что неаддитивные эффекты генов оказали более или менее заметное влияние на изменчивость урожая семян. В этом случае проявилось взаимодействие эффектов доминирования или эпистатического эффекта родительских линий. В опытах Л.К. Воскобойника,

И.В. Марина [58] наиболее продуктивными оказались гибриды, полученные от скрещивания крупносемянной линии (материнская форма) с многоцветковой (отцовская форма). Менее продуктивными были гибриды, полученные от скрещивания мелкосемянной (материнская форма) и малоцветковой (отцовская форма) линий.

Продуктивность семян в исследованиях И.П. Петковича [59] в значительной степени была обусловлена генетической ($h_g^2 = 0,975$) и аддитивной ($h_a^2 = 0,676$) вариансами, причём доля аддитивных генов в формировании данного признака составила около 70 %. В структуре наследуемости в широком смысле наибольший вклад внесли материнские генотипы ($H_r^2 = 0,446$), значительно меньше – отцовские линии ($H_p^2 = 0,230$) и взаимодействие родительских компонентов ($H_{r1p2}^2 = 0,299$).

Результаты, полученные в опытах В.В. Волгина, А.Д. Обыдало [60], свидетельствуют о том, что в генетическом контроле признака урожайности семян у межлинейных гибридов подсолнечника основную роль играет аддитивное взаимодействие генов.

А. Kovacik, V. Skaloud [61] и B. Chervet, F. Vear [62] нашли высокую корреляцию между урожаем семян на одно растение и числом семян в корзинке. Было установлено проявление сверхдоминирования по главной генетической компоненте, контролирующей количество семян в корзинке [63], однако наследственность этого признака была всего 20 %. N.M. Rao, B. Singh [32] отметили, что большая доля общей генетической вариации, контролирующая число семян в корзинке, была обусловлена доминированием. R. Marinkovic [65] заключил, что неаддитивное генное взаимодействие было преобладающим в наследовании этого признака. А. Kovacik et al. [66] сравнили вклад числа семян в корзинке и массы 1000 семян в урожай семян посредством вычисления общих и частных коэффициентов корреляции. Они сделали вывод, что число семян в корзинке было в три раза более важным, чем масса 1000 се-

мян, в определении величины урожая. J.A. Kesteloot et al. [35] отмечали высокое значение эффектов ОКС и СКС по числу семян в корзинке и сравнительно высокую наследуемость (75 %). А.О. Omran et al. [67] также выявили высокую наследственность числа семян в корзинке.

Прямые анализы коэффициентов корреляции обеспечивают эффективные средства определения прямых и непрямых ассоциаций различных компонентов урожая или признаков растений, влияющих на окончательную продуктивность, и оценивают сравнительную важность каждого фактора. Н. Ivanov, Y. Stoyanova [68] отмечали, что процентное содержание ядра и масса 1000 семян имеют прямое положительное влияние на урожай семян. V.E. Green [69] выявил, что масса семян на растении и диаметр корзинки имели значительное влияние на урожай семян, а также прямое влияние наблюдалось между признаками числа фотосинтетической активности листьев и количества дней от всходов до созревания. Другими признаками, которые могут быть связаны с урожаем семян, являются высота растения, диаметр стебля, продолжительность периода вегетации и репродуктивной стадии, площадь листовой пластинки и уборочный индекс [21; 25; 34; 62; 63; 70; 71; 72; 73].

N.G. Lakshmanrao et al. [72] отметили, что часть испытаний выявили прямое влияние индекса урожайности на урожай семян через содержание масличного ядра и лузжистость. Е. Alba et al. [74] определили, что высота растений негативно влияла на урожай семян, однако положительно – на диаметр корзинки, в то время как число дней до цветения имело средний положительный эффект на урожай семян. В исследованиях B. Tanibu, S.C. Ado [75] признак диаметра корзинки был негативно связан с урожаем семян. R. Sarno et al. [76] определили, что масса 1000 семян и площадь малосеменной центральной части корзинки наиболее важны для урожая, наряду с диаметром корзинки, не прямо влияющим на этот признак. Анализы частных коэффициентов, осуществлённые M.S. Punia, Y.S. Gill [77] на 63

генотипах, выявили, что число семян в корзинке и диаметр корзинки были наиболее важными по влиянию на урожай семян на растении.

Наряду с урожайностью семян с определённой площадью, не маловажным фактором, напрямую влияющим на этот показатель, является количество цветков в корзинке.

Культурный подсолнечник характеризуется широким размахом генетической изменчивости по числу трубчатых цветков. Самое высокое их число было отмечено у сорта Гигант-ВНИИМК – свыше 8000 шт. Масличные генотипы подсолнечника наиболее часто имеют 600–1200 трубчатых цветков, хотя они иногда могут иметь до 3000 шт. [78]. В.К. Морозов [79] отмечал, что окончательное число трубчатых цветков в среднем формируется у ранних сортов на стадии 6–10 настоящих листьев, в то время как у поздних – 14–18 настоящих листьев. Согласно J. Marc, J.H. Palmer [80] и J.H. Palmer, B.T. Steer [81], этот процесс происходил на стадии 10 и 12 настоящих листьев. До процесса окончания закладки трубчатых цветков растения подсолнечника нуждаются в оптимальных условиях произрастания. В более поздние стадии развития растений число трубчатых цветков не зависит от условий окружающей среды.

В наследовании числа трубчатых цветков на корзинке было отмечено проявление гетерозиса и доминирования родителя с более высоким выражением признака [82–85]. G. Piquemal [86] и Mikvic V. [87] отметили увеличенное число трубчатых цветков у гибридов по сравнению с инбредными родительскими линиями, выражение этого признака контролировалось большим числом наследственных факторов. R. Marinkovic [82] отмечал, что аддитивная составляющая генетической вариации играла важнейшую роль в наследовании числа трубчатых цветков, в то время как результаты исследований D. Skoric [84] и J. Joksimovic et al. [85] показывают противоположное, то есть наибольшее значение неаддитивной компоненты.

Наиболее детальное изучение наследования числа трубчатых цветков на корзинке было осуществлено S. Josic [37]. В опыте число трубчатых цветков у пяти гибридных F₁ комбинаций наследовалось по схеме положительного сверхдоминирования, и оценки гетерозиса варьировали от 20,24 до 40,62 %. У трёх гибридов было обнаружено аддитивное взаимодействие генов, в то время как у одного – доминирование лучшего родителя. Аддитивные генные взаимодействия были существенными у всех гибридов, но их оценки были значительно ниже, чем величины доминантных эффектов и эффектов двугенного эпистаза. В случаях, когда доминантные генные эффекты были значительны, их влияние на проявление признака числа трубчатых цветков было наибольшим. Особо существенно двугенный эпистаз проявился при взаимодействии среди доминантных генов. Взаимодействие между доминантными и аддитивными генами проявилось крайне высокими отрицательными генными эффектами у четырёх гибридов первого поколения. В целом наиболее значимым в наследовании признака числа трубчатых цветков на корзинке было аддитивное взаимодействие генов.

Для получения высокого урожая семян требуется не только большое число трубчатых цветков, но также количество опылённых цветков и максимальное число сформировавшихся семян

Поскольку одним из показателей структуры урожая является число семян в корзинке, признак завязываемости семян является значимым. На этот признак существенно влияют условия произрастания растений подсолнечника [37].

G.N. Fick et al. [88] изучали различные линии-закрепители стерильности пыльцы, восстановители фертильности пыльцы, гибриды и сорта подсолнечника и отметили, что в случаях, когда опылители были представлены образцами с высоким уровнем завязываемости семян, они могли трансформироваться даже в генотипы с низким уровнем самосовместимости благодаря переносу пыльцы от других

генотипов посредством опылителей.

Перенос пыльцы от одного растения к другому имеет место благодаря воздействию ветра и насекомых. T. Cupina, Z. Sakas [78] отметили, что увеличенное использование пестицидов в сельском хозяйстве уменьшает популяции насекомых-опылителей в природе. Эти опылители и их активность увеличивают уровень опыления подсолнечника от 10 до 20 % в нормальных и от 30 до 40 % в засушливых условиях, что положительно влияет на урожайность перекрёстноопыляющихся растений.

A. Segala et al. [89] отмечали, что проявление автофертильности у самоопыленных линий очень значительно коррелировало со степенью самосовместимости. Этот феномен является общим для подсолнечника, и в некоторых популяциях проявляется довольно часто. Дикie виды рода *Helianthus* чаще всего самонесовместимы. В исследованиях H. Series [90] 31 однолетний и восемь многолетних видов были самоопылены, уровень их самофертильности варьировал от 0 до 2 %.

R. Marinkovic [82] отмечал, что наследование завязываемости семян в его исследовании было промежуточным, частично доминантным, доминантным и наблюдался гетерозис. В работах J. Joksimovic [91] с соавторами [92] выявили случаи доминирования и сверхдоминирования в наследовании этого признака. S.S. Lande et al. [93] также отмечали сверхдоминирование в проявлении этого признака.

S. Jocić [37] пришла к заключению, что завязываемость семян наследуется посредством доминирования наиболее продуктивного родителя и сверхдоминирования. Также ей выявлено проявление эпистаза во всех случаях, кроме двух гибридов первого поколения. Полученные оценки двугенного эпистаза были выше аддитивных генных эффектов, но ниже показателей доминантных генных взаимодействий. В её исследованиях проявились аддитивное $\times$ аддитивное взаимодействие генов у трёх гибридов первого поколения, аддитивный $\times$ аддитивный эпистаз – у пяти и взаимодействие доминантных генов –

у двух гибридов. Наиболее значительный двойной эпистаз по признаку завязываемости семян был между аддитивными и доминантными генами. Оценки высоко достоверного гетерозиса по этому признаку у гибридов первого поколения были получены в ранжировании от 36,7 до 56,3 %. N. Hladni [94] в результате двухлетнего исследования также отмечала гетерозис по признаку завязываемости семян.

Y. Saranga et al. [95] нашли, что процент завязавшихся семян в периферийной и промежуточной зонах корзинки составил 75–80 %, в то время как в центральной зоне был 50–55 %.

M.L. Holtom et al. [96] в своих опытах обнаружили наиболее важное значение доминантных эффектов и отсутствие эпистаза в наследовании признака завязываемости семян. E. Gangappa et al. [48] отмечали проявление двугенного эпистаза в наследовании этого признака. Наиболее значимыми генными эффектами были доминантные гены и взаимодействие доминантных $\times$ доминантные, сопровождавшиеся двойным эпистазом. Аддитивные генные эффекты были незначительны, хотя аддитивные $\times$ аддитивные взаимодействия наблюдались.

В.В. Волгин и др. [97] в своих исследованиях выявили отсутствие неаллельного взаимодействия генов (эпистаза) в наследовании признака массы семян на растении у межлинейных гибридов подсолнечника. Определяющим фактором в наследовании этого признака является аддитивное взаимодействие генов и в некоторой степени доминирование.

Число семян на корзинке определяется количеством сформированных цветочных дисков, степенью самосовместимости, аттрактивностью для опылителей, факторами окружающей среды во время цветения и опыления растений [95].

В исследованиях D. Scoric [70; 98], A. El-Hosary et al. [99] и A. Taklewold et al. [100] число семян на корзинке имело высочайшее положительное влияние на урожай семян. Вопреки этому, в опытах A. Merrión et al. [101] число семян на корзинке имело

прямое негативное влияние на урожай семян. В статье N. Hladni et al. [54] в нескольких опытах отмечен гетерозис по признаку общего числа семян на корзинке: от 69,6 до 203,7 % от среднего уровня родителей и от 47,6 до 183,3% от высокопродуктивного родителя. N. Hladni [94] выявила положительный гетерозис по общему числу семян на корзинке в оба года изучения всех гибридов первого поколения.

M. Ghaffari и E. Farrokhi [102] отмечали, что признак числа семян на корзинке контролируется аддитивными и доминантными генными эффектами, также S.S. Sindagi et al. [106] установили в своих исследованиях, что аддитивные генные взаимодействия вносят большой вклад в наследование этого признака. Противоположные результаты были получены A. Kovacic, V. Skaloud [23], N.M. Rao, B. Singh [64], R. Marinkovic [65; 83], A.A. Kumar et al. [41], A.T. Goksoy et al. [42], которые нашли, что неаддитивный компонент генетической вариации внёс наибольший вклад в наследование признака числа семян в корзинке. N. Hladni [94] получила аналогичные результаты. Это было определено соотношением ОКС/КС у гибридов первого поколения, которое было меньше единицы в оба года испытания. Она также определила, что Rf-тестеры внесли больший вклад в проявление признака общего числа семян в корзинке, чем материнские линии, взаимодействие линия $\times$ тестер было менее значительным.

Несколько авторов также отмечали положительную корреляцию между числом семян в корзинке и урожаем семян [74; 104; 105]. Существенную положительную корреляцию между диаметром и общим числом семян в корзинке отмечали N. Hladni et al. [55].

D. Petakov [106] указывал, что неаддитивные генные эффекты наиболее важны в проявлении признака числа семян в корзинке.

В исследованиях В.В. Волгина и А.Д. Обыдало [107] в наследовании признака количества семян в корзинке у межлинейных гибридов подсолнечника на ЦМС-основе

наличие эпистаза не обнаружено. В генетическом контроле этого признака основную роль играло аддитивное взаимодействие генов и доминирование.

Значительное влияние на признак урожая подсолнечника оказывает их размер. Варьирование этого показателя семян проявляется значительно – с размахом от 6 до 25 мм в длину и от 3 до 13 мм в ширину. Семена масличного подсолнечника обычно имеют массу 1000 штук от 40 до 100 г, в то время как не масличные типы (крупноплодные) часто обладают массой более чем 100 г. Значительные положительные корреляции между урожаем семян и массой 1000 семян были получены многими авторами [15; 16; 67; 70; 71; 74; 108; 109].

Согласно данным В.С. Пустовойта [110], качество семян и особенно их размер открывают широкую дорогу для увеличения урожаев подсолнечника. Повышение массы 1000 семян может иметь большое значение в увеличении урожайности подсолнечника. В.К. Морозов [111] доказал, что увеличение массы 1000 семян даже на один грамм может повысить урожайность до 40 кг/га.

Многие авторы определили, что масса 1000 семян меняется в зависимости от генотипа и факторов окружающей среды. Например, в исследованиях S. Josic [37] масса 1000 семян варьировала от 21 до 104 г в зависимости от генотипа. Частичное доминирование в наследовании признака массы 1000 семян является преобладающим, хотя полное доминирование и положительный гетерозис проявляются сравнительно часто.

В.К. Морозов [79], E.D. Putt [18] и R. Marinkovic, D. Skoric [24] отмечали гетерозис в наследовании признака массы 1000 семян.

У кондитерского подсолнечника, согласно G.N. Fick [26], наиболее общим типом наследования массы 1000 семян у гибридов первого поколения является промежуточное проявление признака.

Ф.И. Горбаченко [112] описал случаи промежуточного наследования и доминирования над лучшим родителем по

признаку массы 1000 семян.

У гибридов F_1 в опыте первого года признак массы 1000 семян наследовался промежуточно, с частичным доминированием над лучшим родителем [113]. На второй год ситуация была подобной с тем отличием, что промежуточного наследования не наблюдалось. В оба года исследований сверхдоминирование наблюдалось в некоторых случаях, но их число было сравнительно мало. R. Marincovic [83] отмечал доминирование и сверхдоминирование как обычное проявление при изучении наследования этого признака.

R. Marincovic, D. Skoric [24] нашли, что масса 1000 семян наследовалась по схеме сверхдоминирования у большинства изученных ими гибридных комбинаций (73,3 %), и также наблюдались случаи промежуточного наследования и доминирования над лучшим родителем. Гетерозис по этому признаку был обнаружен в исследованиях E.D. Putt [18], M.A.H. El-Hity [47], S.S. Lande et al. [93], A.G. Rather et al. [40] и U.K. Naik et al. [114].

Наибольшее значение неаддитивного компонента генетической вариации было отмечено A. Kovacik, V. Skaloud [23], R. Marinkovic, D. Skoric [24], A.A. Kumar et al. [41], D. Sassikumar et al. [115], A.T. Goksoy et al. [42; 116; 117], S. Ashok et al. [52], N. Hladni [94]. С другой стороны, наибольшее значение аддитивного компонента генетической вариации было найдено в исследованиях, проведенных E.D. Putt [18], N.M. Rao, B. Singh [64], R. Marinkovic [82], R. Marincovic et al. [51], D. Laureti, A. Del Gatto [118], E. Farrokhi et al. [113].

Различные результаты были получены относительно роли эпистаза в проявлении признака массы 1000 семян. Согласно M.J. Holtom et al. [96], только доминантные генные эффекты важны в наследовании массы 1000 семян и проявляются не-эпистатические генные эффекты. P.M. Panchabhaye et al. [46], с другой стороны, установили, что эпистаз имел значительное влияние в наследовании этого признака. M.A.H. El-Hity [47] отмечал существенные аддитивные, доминантные и

эпистатические генные эффекты в этой связи, с преобладанием доминантных генов, имеющих наибольшее влияние, далее эпистаз и затем аддитивные взаимодействия генов. Согласно некоторым авторам, двугенный эпистаз, аддитивное, доминантные $\times$ доминантное и доминантное $\times$ доминантное взаимодействия сопровождалось двойным эпистазом, являющимся особенно значимым в их исследованиях. A. Manjunath, J.V. Goud [45] считают, что доминантные $\times$ доминантные и доминантные эффекты являются наиболее важными видами взаимодействия генов в наследовании признака массы 1000 семян. Следующими по важности являются аддитивное $\times$ аддитивное взаимодействия генов и аддитивные генные эффекты, в то время как аддитивный $\times$ аддитивный эпистаз является наименее важным.

S. Josic [37] отмечала, что эпистаз проявлялся во всех гибридах, которые она изучала, по этому признаку. В некоторых опытах полученные оценки значительного двугенного эпистаза были выше, чем аддитивные генные эффекты, но ниже, чем оценки, полученные по существенным доминантным генным взаимодействиям. Среди двугенного эпистаза аддитивный $\times$ доминантный и доминантный $\times$ доминантный эпистазы были более важными, в то время как аддитивный $\times$ аддитивный эпистаз имел меньшее значение. Подобные результаты о роли эпистатических эффектов были отмечены A. Manjunath, J.V. Goud [45], M.A.H. El-Hity [47] и E. Gangappa et al. [48].

В исследовании K.B. Ведмедевой, В.А. Носаль [119] признак массы 1000 семян контролировался двумя генами с доминантным эффектом взаимодействия.

Наследуемость признака массы 1000 семян, обеспечиваемая генетической вариацией, в опытах И.П. Петковича [59] составила 0,653, при этом в структуре генетической вариации 71,1 % эффектов принадлежали аддитивным генам.

В опытах В.В. Волгина, А.Д. Обыдало [120] изучали 20 гибридов и их родительские линии, в результате этого было установлено, что урожайность семян в

среднем за 2 года исследований в 97,5 % проявлялась положительным гетерозисом, в остальных случаях наблюдали положительное доминирование, урожай семян с одного растения – на 100 % положительный гетерозис, и масса 1000 семян – на 92,5 % положительный гетерозис и на 7,5 % положительное доминирование.

В последующем В.В. Волгиным и др. [121] установлено отсутствие неаллельного взаимодействия генов (эпистаз) в наследовании признака масса 1000 семян у изученных линий подсолнечника, генетический контроль этого признака осуществлялся под влиянием аддитивного взаимодействия генов и доминирования.

А.В. Лекаревым и др. [122] выявлено, что элементы структуры урожая характеризуются значительной вариабельностью в зависимости от года, генотипа и от взаимодействия этих факторов. В их исследованиях фактор сорт или гибрид оказал наибольшее влияние на признак диаметра корзинки (33,7 %), фактор год – на признак число семян на корзинке (44,12 %), массу 1000 семян (40,61 %), взаимодействие факторов генотип и год – на массу семян на корзинке (35,77 %).

Судя по результатам многочисленных исследований ряда авторов, наследование признаков урожайности, массы семян и их количества на растении и массы 1000 семян осуществляется под воздействием многочисленных генетических факторов, в том числе эффектов доминирования, сверхдоминирования, аддитивного взаимодействия генов и эпистаза, в зависимости от вовлечённых в скрещивания конкретных родительских форм. Следует отметить проявление в большинстве случаев полигенного наследования этих признаков под влиянием внешней среды.

Список литературы

1. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. – М.: Наука, 1935. – 107 с.
2. Орлова Н.И. Особенности наследования количественных признаков. Возможные методы их изучения // Генетический анализ: учеб. пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1991. – С. 134–136.

3. Bateson W. The progress of genetic since the rediscovery of Mendel's papers // Progr. Rei Botan. – 1907. – 1. – P. 368–418.
4. Dubinin N.P. Allelomorphen treppen bei *Drosophila melanogaster* // B.Z. – 1929. – 49. – P. 328.
5. Nilsson-Ehle H. Einige Ergebnisse von Krenzen bei Hafer und Weizen // Botan. Notiser. – 1908. – S. 257–294.
6. East E.M. Mendelian interpretation to of variation that is apparently continuous // Am. Naturalist. – 1910. – Vol. 44. – No. 518. – P. 65–82.
7. Rasmusson J.M. Studies on the inheritance of quantitative characters in *Pisum*. 1. Preliminary mote on genetics flowering // Hereditas. – 1935. – No. 20. – P. 161–180.
8. Mather K. The balance of polygenic characters // J. Genet. – 1942. – Vol. 43. – P. 309–336.
9. Castle W.E., Philips J.C. Piebald rats and selection: an experimental test of the effectiveness of selection and of the theory of gametic purity in Mendelian crosses. – Carnegie Institution of Washington, 1914. – Publication No. 195. – P. 16–27.
10. Брусс Ф., Ноуиз П. Наследование количественных признаков // Научные основы селекции растений. – М., Колос, 1972. – С. 81–97.
11. Frankel O.H. The theory of plant breeding for yield // Heredity. – 1947. – Vol. 1. – No 1. – P. 109–120.
12. Гаврилова В.А., Анисимова И.Н. Подсолнечник. – СПб., 2003. – 202 с.
13. Дьяков А.Б. Количественные хозяйственные признаки // Биология, селекция и возделывание подсолнечника. – М.: Агропромиздат, 1991. – С. 52–57.
14. Kloczowski Z. Studies on some features of oil sunflower and their significance in breeding that plant in Poland // Hodowla Rost. Aklim. Nasienn. – 1975. – 19 (2). – P. 89–131.
15. Shabana R. Genetic variability of sunflower varieties and inbred lines // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf., Bucharest, Romania, 1974. – Vol. 1. – P. 263–269.
16. Pathak R.S. Yield components in sunflower // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf., Bucharest, Romania, 1974. – Vol. 1. – P. 271–281.
17. Anaschenko A.V. The initial material for sunflower heterosis breeding // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf., Bucharest, Romania, 1974. – Vol. 1. – P. 391–393.
18. Putt E.D. Heterosis, combining ability, and predicted synthetics from a diallel cross in sunflowers (*Helianthus annuus* L.) // Can. J. Plant Sci. – 1966. – 46. – P. 59–67.
19. Fick G.N., Zimmer D.E. Yield stability of sunflower hybrids and open-pollinated varieties // Proc. of 7th Intern. Sunfl. Conf., Krasnodar, USSR, 1976. – Vol. 2. – P. 253–258.
20. Miller J.F., Hammond J.J., Roath W.W. Comparison of inbred vs. single-cross testers and estimation of genetic effects in sunflower // Crop. Sci. – 1980. – Vol. 20. – Is. 6. – P. 703–706.
21. Cecconi F., Baldini M. Genetic analysis of some physiological characters in relation to plant development of a sunflower (*Helianthus annuus* L.) diallel cross // Helia. – 1991. – 14 (4). – P. 93–100.
22. Petakov D. Application of Griffing's methods in determination of combining ability of sunflower self-pollinated lines // Proc. of 13th Intern. Sunfl. Conf., Pisa, Italy, 1992. – Vol. 2. – P. 1205–1210.
23. Kovacik A., Skaloud V. Combining ability and prediction of heterosis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Scintia Agriculturae Bohemoslovaca. – 1972. – Vol. 4 (4). – P. 263–273.
24. Marinkovic R., Skoric D. Inheritance of 1000-seed and hectoliter mass in F₁ sunflowers and components of genetic variability // Zbornik Radova. – 1985. – P. 62–71.
25. Cecconi F., Pugliesi C., Baronelli S., Rossa M. Genetic analysis for some agronomical characters of a sunflower (*Helianthus*

annuus L.) diallel cross // *Helia*. – 1987. – Vol. 10. – P. 21–27.

26. Fick G.N. Sunflower breeding and genetics // Sunflower science and technology: Agronomy Monograph / Ed. G.F. Carter. – Madison, WI, 1978. – P. 279–337.

27. Reid R.G. Combining ability of sunflower inbred lines derived from United States and Argentina: M.S. thesis. – North Dakota State Univ., Fargo, 1992. – P. 74–75.

28. Shuster W. Inbreeding and heterosis in sunflower (*Helianthus annuus* L.). – Wilgelm Schmitz, Verlag, Giessen, 1964. – 135 p.

29. Stoyanova Y., Ivanov P. Inheritance of oil and protein content in first hybrid progeny of sunflower // *Rastenievud. Nauk.* – 1975. – 12 (9). – P. 30–35.

30. Miller J.F., Fick G.N., Roath W.W. Relationships among traits of inbreds and hybrids of sunflower // Proc. of 10th Intern. Sunfl. Conf., Surfers Paradise, Australia, 1982. – P. 238–241.

31. Ortegon-Morales A.S., Escobedo-Mendoza A., Villareal L.Q. Combining ability of sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines and comparison among parent lines and hybrids // Proc. of 13th Intern. Sunfl. Conf., Pisa, Italy, 1992. – Vol. 2. – P. 1178–1193.

32. Волгин В.В., Обыдало А.Д. Корреляция хозяйственно-биологических признаков между самоопыленными линиями и гибридами подсолнечника // *Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК.* – 2012. – Вып. 4 (164). – С. 20–28.

33. Dominguez J., Miller J.F. Evaluation and genetic studies of F₁ sunflower hybrids between sets of lines selected in USA and Spain // Proc. of 12th Intern. Sunfl. Conf., Novi Sad, Yugoslavia, 1988. – Vol. 2. – P. 424–428.

34. Zhao-Cheng X., Duo J., Gui-Zhi W., Jic Q. Applied theory of relative heritability to calculate the heterosis of sunflower // Proc. of 12th Intern. Sunfl. Conf., Novi Sad, Yugoslavia, 1988. – Vol. 2. – P. 484–488.

35. Kesteloot J.A., Heursel J., Pauwels F.M. Estimation of the heritability and genetic variation in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia*. – 1985. – Vol. 8. – P. 17–20.

36. Miller J.F., Fick G.N. The genetics of sunflower // In: Sunflower Technology and Production / Ed. Schneiter A.A. – Madison, Wisconsin, USA, 1997. – P. 441–496.

37. Jovic S. Inheritance of yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.): Ph.D. thesis. – University of Novi Sad, Serbia, 2003. – P. 1–84.

38. Lande S.S., Weginwar D.G., Patel M.C., Limbore A.R., Khorgade P.W. Gene action, combining ability in relation to heterosis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) through line x tester analysis // *J. Soils and Crops.* – 1997. – Vol. 7 (2). – P. 205–207.

39. Sanket Sharma, Bajaj R.K., Narinder Kaur, Seghal S.K. Combining ability studies in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Crop Improvement.* – 2003. – Vol. 30 (1). – P. 69–73.

40. Rather A.G., Sandha G.S., Bajaj R.K., Narinder K. Genetic analysis for oil yield and its components in sunflower (*Helianthus annuus* L.). // *Crop Improvement.* – 1998. – Vol. 25 (2). – P. 226–228.

41. Kumar A.A., Ganesh M., Janila P. Combining ability analysis for yield contributing characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Ann. Agric. Sci.* – 1998. – Vol. 19. – P. 437–440.

42. Goksoy A.T., Turkec A., Turan Z.M. Heterosis and combining ability in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Indian J. Agric. Sci.* – 2000. – Vol. 70 (8). – P. 525–529.

43. Cecconi F., Gaetani M., Srebrenich R., Luciani N. Diallel analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) genetic and phenotypic correlation for some agronomic and physiological characters // Proc. of 15th Intern. Sunfl. Conf., Toulouse, France, 2000. – Vol. 2. – Art. No. E It10.

44. Stankovic V. Phenotypic and correlation of morphological traits and yield components of protein sunflower (*Helianthus annuus* L.): M.Sc. Thesis. – University of Novi Sad,

Serbia, 2005. – P. 1–68.

45. Manjunath A., Goud J.V. Epistatic gene action in sunflower – a caution to sunflower geneticists and breeders // Proc. of 10th Intern. Sunfl. Conf., Surfers Paradise, Australia, 1982. – P. 249–251.

46. Pauchabhaye P.M., Weginwar D.G., Golhar S.R., Pande M.K. Detection of epistasis by using simplified triple test cross analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Ann. Plant Physiol.* – 1998. – Vol. 12 (2). – P. 156–158.

47. El-Hity M.A.El-H. Genetically analysis of some agronomic characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 13th Intern. Sunfl. Conf., Pisa, Italy, 1992. – Vol. 2. – P. 1118–1128.

48. Ganappa E., Channakrishnaiah K.M., Thakur C., Ramesh S. Genetic architecture of yield and its attributes in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia*. – 1997. – Vol. 20 (27). – P. 85–94.

49. Shudhaker D., Seetharam A., Sindai S.S. Analysis of combining ability in sunflower // *Oilseeds Journal.* – 1984. – Vol. 1. – P. 157–166.

50. Singh S.B., Labana K.S., Virk D.S. Detection of epistatic, additive and dominant variation in sunflower // *Indian J. Genet.* – 1987. – Vol. 47 (3). – P. 243–247.

51. Marinkovic R., Scoric D., Dozet B., Jovanovic D. Line x tester analysis of combining ability in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 15th Intern. Sunfl. Conf., Toulouse, France, 2000. – Vol. 2. – E Yu8.

52. Ashok S., Mohamed-Sheriff N., Narayanan S.L. Combining ability studies in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Crop. Res. Hisar.* – 2000. – Vol. 20 (3). – P. 457–462.

53. Hladni N., Skoric D., Kraljevic-Balalic M. Components of phenotype variability for seed yield per plant of sunflower // Conference Proceeding from 43rd Counseling on Oil Production. – Budva, 2002. – 43. – P. 31–36.

54. Hladni N., Skoric D., Kraljevic-Balalic M. Genetic variance of sunflower yield components (*Helianthus annuus* L.) // *Genetica.* – 2003. – Vol. 35. – P. 1–9.

55. Hladni N., Skoric D., Kraljevic-Balalic M. Influence of heterosis on agronomically important sunflower traits // Conference Proceeding from 47th Counseling on Oil Production. – Herceg Novi, 2006. – 47. – P. 41–49.

56. Qingyu W., Yu Feng J., Hin Sheng Z. Selection for oil sunflower hybrids with yield and low husk content by exploiting the complementation of combining ability of two characters // *Chinese J. Oil Crop Sci.* – 2002. – Vol. 24 (3). – P. 33–36.

57. Вольф В.Г., Думачева Л.П. Генотипическое влияние родительских форм на изменчивость хозяйственно ценных признаков у гибридов подсолнечника // *Селекция и семеноводство.* – Киев, 1973. – № 24. – С. 36–43.

58. Воскобойник Л.К., Марин И.В. Наследование элементов продуктивности при межлинейной гибридизации подсолнечника // *Селекция и семеноводство.* – 1989. – № 6. – С. 14–15.

59. Петкович И.П. Использование нерегулярных скрещиваний для оценки комбинационной способности гомозиготных линий подсолнечника и определения наследуемости некоторых признаков // Сб. докл. междунар. науч.-практ. конф. «Современные проблемы научного обеспечения производства подсолнечника». – Краснодар, 2006. – С. 43–49.

60. Волгин В.В., Обыдало А.Д. Результаты изучения наследования признака урожайности семян у межлинейных гибридов подсолнечника // *Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК.* – 2016. – Вып. 4 (168). – С. 19–24.

61. Kovacic A., Skaloud V. Manifestation of heterosis for different traits in inheritance sunflower hybrids // *Heterozis Kulturnih Rasteny.* – Varna, 1977. – P. 41.

62. Chervet B., Vear F. Etude des relations entre la precocite du tournesol et son rendement sa teneur on huile son

developpement et sa morphologie // Agronomy. – 1990. – Vol. 10 (1). – P. 51–56.

63. Kovacik A., Skaloud V. Results of inheritance evaluation of agronomically important traits in sunflower // *Helia*. – 1990. – Vol. 13 (13). – P. 41–46.

64. Rao N.M., Singh B. Inheritance of some quantitative characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Pantagar J. Res. – 1977. – Vol. 2 (2). – P. 144–146.

65. Marinkovic R. Inheritance of seed number per sunflower head in F₁ generation and components of genetic variability // Proc. of 9th Intern. Sunfl. Conf., Torremolinos, Spain, 1980. – Vol. 1. – P. 347–355.

66. Kovacik A., Skaloud V., Viekova V. Evaluation of relation between the yield of achenes and yield components in hybrid sunflower breeding // Proc. 9th Int. Sunflower Conf., Torremolinos, Spain, 1980. – Vol. 1. – P. 362–368.

67. Omran A.O., Abole-Zahab A.A., Haikal M.A. Evaluation of sunflower cultivars. Heritability and variability of metric traits // Proc. of 7th Intern. Sunfl. Conf., Krasnodar, USSR, 1976. – Vol. 1. – P. 361–375.

68. Ivanov P., Stoyanova Y. Studies on the genotypic and phenotypic variability and some correlation in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 9th Intern. Sunfl. Conf., Torremolinos, Spain, 1980. – Vol. 1. – P. 336–342.

69. Green V.E. Correlation and path coefficient analysis of the components of yield in sunflower cultivars (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 9th Intern. Sunfl. Conf., Torremolinos, Spain, 1980. – Vol. 2. – P. 12–21.

70. Scoric D. Correlation among the most importance characters of sunflower in F₁ generation // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf., Bucharest, Romania, 1974. – Vol. 1. – P. 283–289.

71. Tyagi A.P. Association and path analysis of yield components and oil percentage in sunflower // Proc. of 11th Intern. Sunfl. Conf., Mar del Plata, Argentina, 1985. – Vol. 2. – P. 807–812.

72. Lakshmanrao N.G., Shambulingappa K.G., Kusumakumari P. Studies on path-coefficient analysis in sunflower // Proc. of 11th Intern. Sunfl. Conf., Mar del Plata, Argentina, 1985. – Vol. 2. – P. 733–735.

73. Dua P.R., Yadova P.T. Genetics of seed yield and its components in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 11th Intern. Sunfl. Conf., Mar del Plata, Argentina, 1985. – Vol. 2. – P. 627–632.

74. Alba E., Benvenuti A., Tuberoza R., Vannozzi G.P. A path coefficient analysis of some yield components in sunflower // *Helia*. – 1979. – 2. – P. 25–29.

75. Tanibu B., Ado S.C. Relationships between yield and yield components in forty populations of sunflower // *Helia*. – 1988. – Vol. 11. – P. 17–23.

76. Sarno R., Leto C., Carrubba A., Cibella R. Correlation between some yield factors in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 13th Intern. Sunfl. Conf., Pisa, Italy, 1992. – Vol. 1. – P. 366–389.

77. Punia M.S., Gill H.S. Correlation and path-coefficient analysis for seed yield traits in sunflower // *Helia*. – 1994. – Vol. 17 (20). – P. 7–12.

78. Cupina T., Sakas Z. Sunflower morphology, anatomy, biology of flowering and pollination // Sunflower: monograph / Ed. Polak V. – Nolit, Belgrad, 1989. – P. 55–75.

79. Морозов В.К. Селекция подсолнечника в СССР. – М.: Пищепромиздат, 1947. – 245 с.

80. Mark J., Palmer J.H. A sequence of stages in flower development in the sunflower // Proc. of 8th Intern. Sunfl. Conf., Minneapolis, Minnesota, USA, 1978. – P. 130–137.

81. Palmer J.H., Steer B.T. Use of generative area and other inflorescence characters to predict floret and seed numbers in the sunflower // Proc. of 11th Intern. Sunfl. Conf., Mar del Plata, Argentina, 1985. – Vol. 1. – P. 1–6.

82. Marinkovic R. The mode of inheritance of seed yields and some yield components by crossbreeding different inbred lines of sunflower: PhD thesis. – University of Novi Sad, 1984. – P. 157–161.

83. Marinkovic R., Skoric D. Inheritance of head diameter and number of flowers per head by crossbreeding various lines of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Oil Production. – 1990. – Vol. 1–2. – P. 22–27.

84. Skoric D. Sunflower breeding // Sunflower: monograph / Ed. Polak V. – Nolit, Belgrad, 1989. – P. 285–393.

85. Joksimovic J., Marinkovic R., Mihaljcevic M. Genetic control of number of flowers and percentage of pollination of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Selection and Seed Production. – 1995. – Vol. 2 (1). – P. 71–74.

86. Piquemal G. Recherches sur la structure du rendement en grains du tournesol (*H. annuus* L.) variation, correlations et heritables de ses composantes // Ann. Amelior. Des Plantes. – 1968. – Vol. 18 (4). – P. 423–446.

87. Miclic V. Effect of various genotypes and climate factors on visiting honey bees and other pollinizers and sunflower fertilization: M. Sc. Thesis. – University of Novi Sad, 1966. – P. 1–94.

88. Fick G.N., Zimmer D.E. Fertility restoration in confectionary sunflowers // Crop Sci. – 1974. – Vol. 14 (4). – P. 603–604.

89. Segala A., Segala M., Piquemal G. Recherches en vue d'ameliorer le degre d'utogamie des cultivars de tournesol (*Helianthus annuus* L.). I. L'autogamie et l'autocompatibilite pollinique // Ann. Amelior. Plantes. – 1980. – Vol. 30 (2). – P. 151–159.

90. Serieys H.A. FAO sunflower sub-network 1984–1986 // In: Genetic evaluation of *Helianthus* wild species and their use in breeding programs / Ed. Skoric D. – FAO Rome, Italy, 1987. – P. 1–23.

91. Joksimovic J. Evaluation of combining abilities in some inbred sunflower lines: PhD thesis. – University of Novi Sad, 1992. – P. 1–157.

92. Joksimovic J., Marinkovic R., Mihaljcevic M. Genetic control of the number of flowers and percentage of pollination of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Selection and Seed Production. – 1995. – Vol. 2 (1). – P. 71–74.

93. Lande S.S., Narkhede M.N., Weginwar D.G., Patel M.C., Golhar S.R. Heterotic studies in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Ann. of Plant Physiol. – 1998. – Vol. 12 (1). – P. 15–18.

94. Hladni N. Combining abilities and mode of inheritance of yield and yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.): Ph.D. Thesis. – University of Novi Sad, Serbia, 2007. – P. 1–104.

95. Saranga Y., Horcicka P., Wolf S. Effect of source-sink relationship on yield of confection sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia*. – 1996. – Vol. 19 (24). – P. 29–38.

96. Holtom M.J., Pooni H.S., Rawlinson C.J. [et al.]. The genetic control of maturity and seed characters in sunflower crosses // J. Agric. Sci. – 1995. – Vol. 125 (1). – P. 69–78.

97. Волгин В.В., Обыдало А.Д., Бочкарёв Б.Н. Наследование признака массы семян у межлинейных гибридов подсолнечника // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2017. – Вып. 4 (172). – С. 10–17.

98. Skoric D. Achievements and future directions of sunflower breeding // Field Crops Research. – 1992. – Vol. 30 (3–4). – P. 231–270.

99. El-Hosary A., El-Ahmar B., El-Kasaby A.E. Association studies in sunflower // *Helia*. – 1999. – Vol. 22. – P. 561–567.

100. Telkewold A., Jayaramaiah H., Jagadeesh B.N. Correlations and part analysis of physio-morphological characters of sunflower (*Helianthus annuus* L.) as related to breeding method // *Helia*. – 2000. – Vol. 23 (32). – P. 105–114.

101. Merrien A., Blanchet R., Gelfi N., Rellier G.P., Rollier M. Pathways of yields elaboration in sunflower under various water stresses // Proc. of 10th Intern. Sunfl. Conf., Surfers Paradise, Australia, 1982. – P. 11–13.

102. Ghaffari M., Farrokhi E. Principal component analysis as a reflector of combining abilities // Proc. of 17th Intern. Sunfl. Conf., Cordoba, Spain, 2008. – Vol. 2. – P. 499–504.

103. Sindagi S.S., Patil P.N., Govindaraju T.A. Evaluation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) inbreds by inbred x tester cross and incorporation of CMS character in the lines having high combining ability to develop superior hybrids // Proc. of 14th Intern. Sunfl. Conf., Beijing/Shenyang, China, 1996. – Vol. 1. – P. 212–217.

104. Kovacic A., Skaloud V. The pollen sterility in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Genetica a Slechteni. – Praha, 1973. – Vol. 9 (3). – P. 173–180.

105. Shabana M.R.A. Genetic variability of yield components of oil in different sunflower varieties and inbred lines: PhD Thesis. – University of Novi Sad, 1974. – P. 1–129.

106. Petakov D. Correlation and heritability of some quantitative characters in sunflower diallel crosses // EUCARPIA Symposium on Breeding Oil and Protein Crops. – Albena, Bulgaria. – 1994. – P. 162–164.

107. Волгин В.В., Обыдало А.Д. Двутестерный метод в изучении генетики признака количества семян с корзинки у межлинейных гибридов подсолнечника // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2017. – Вып. 1 (169). – С. 26–30.

108. Varshney S.K., Singh B. Correlation and path-coefficient analysis in sunflower // Pan. J. Res. – 1977. – 2 (2). – P. 147–149.

109. Stoyanova Y. Frequency of occurrence and rate of heterosis with respect to productivity of sunflower // Proc. of 8th Intern. Sunfl. Conf., Minnesota, USA, 1978. – P. 449–452.

110. Лустовойт В.С. Избранные труды: Селекция, семеноводство и некоторые вопросы агротехники подсолнечника. – М.: Колос, 1966. – 368 с.

111. Морозов В.К. Селекция подсолнечника // Научные труды НИИСХ Юго-Востока. – 1970. – Вып. 27. – С. 207–213.

112. Горбаченко Ф.И. Проявление гетерозиса при скрещивании низкорослых и высокорослых форм подсолнечника // Вестник с.-х. науки. – 1979. – № 8. – С. 35–40.

113. Farrokhi E., Khodabandeh A., Ghaffari M. Studies on general and specific combining abilities in sunflower // Proc. of 17th Intern. Sunfl. Conf., Cordoba, Spain, 2008. – Vol. 2. – P. 561–566.

114. Naik V.R., Hiremath S.R., Giriraj K. Gene action in sunflower // J. Agric. Sci. – 1999. – Vol. 12. – P. 43–47.

115. Sassikumar D., Gopalan A., Thirumugan T. Combining ability analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Trop. Agric. Res. – 1999. – Vol. 11. – P. 134–142.

116. Goksoy A.T., Turkec A., Turan Z.M. Quantitative inheritance in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Helia. – 2002. – Vol. 25 (37). – P. 131–140.

117. Goksoy A.T., Turan Z.M. Combining abilities of certain characters and estimation of hybrid vigor in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Acta Agronomica Hungaria. – 2004. – Vol. 52 (4). – P. 361–368.

118. Laureti D., Del Gatto A. General and specific combining ability in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Helia. – 2001. – Vol. 24 (34). – P. 1–16.

119. Ведмедева К.В., Носаль В.А. Наследование признака крупности семян у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) в комбинации скрещивания Л12Б x КП11Б // Науч.-тех. бюл. Института масличных культур НААН. – 2018. – № 26. – С. 21–29.

120. Волгин В.В., Обыдало А.Д. Гетерозис по комплексу хозяйственно-биологических признаков у стерильных гибридов подсолнечника // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2015. – Вып. 4 (164). – С. 3–13.

121. Волгин В.В., Обыдало А.Д., Бочкарёв Б.Н. Наследование признака масса 1000 семян у межлинейных

гибридов подсолнечника // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2018. – Вып. 1 (173). – С. 29–35.

122. Лекарев А.В., Солодников А.П., Гудова Л.А. Оценка элементов структуры урожая и параметров адаптивности сортов и гибридов подсолнечника в степном Поволжье // Аграрный научный журнал. – 2010. – № 10. – С. 57–69.

References

1. Mendel' G. Opyty nad rastitel'nymi gibridami. – M.: Nauka, 1935. – 107 s.

2. Orlova N.I. Osobennosti nasledovaniya kolichestvennykh priznakov. Vozmozhnye metody ikh izucheniya // Geneticheskiy analiz: ucheb. posobie. – M.: Izd-vo MGU, 1991. – S. 134–136.

3. Bateson W. The progress of genetic since the re-discovery of Mendel's papers // Progr. Rei Botan. – 1907. – 1. – P. 368–418.

4. Dubinin N.P. Allelomorphen treppen bei Drosophila melanogaster // B.Z. – 1929. – 49. – P. 328.

5. Nilsson-Ehle H. Einige Ergebnisse von Krenzen bei Hafer und Weizen // Botan. Notiser. – 1908. – S. 257–294.

6. East E.M. Mendelian interpretation to of variation that is apparently continuous // Am. Naturalist. – 1910. – Vol. 44. – No. 518. – P. 65–82.

7. Rasmusson J.M. Studies on the inheritance of quantitative characters in Pisum. 1. Preliminary mote on genetics flowering // Hereditas. – 1935. – No. 20. – P. 161–180.

8. Mather K. The balance of polygenic characters // J. Genet. – 1942. – Vol. 43. – P. 309–336.

9. Castle W.E., Philips J.C. Piebald rats and selection: an experimental test of the effectiveness of selection and of the theory of gametic purity in Mendelian crosses. – Carnegie Institution of Washington, 1914. – Publication No. 195. – P. 16–27.

10. Briggs F., Noulz P. Nasledovanie kolichestvennykh priznakov // Nauchnye osnovy seleksii rasteniy. – M., Kolos, 1972. – S. 81–97.

11. Frankel O.H. The theory of plant breeding for yield // Heredity. – 1947. – Vol. 1. – No 1. – P. 109–120.

12. Gavrilova V.A., Anisimova I.N. Podsolnechnik. – SPb., 2003. – 202 s.

13. D'yakov A.B. Kolichestvennye khozyaystvennye priznaki // Biologiya, selektsiya i vozdeyvanie podsolnechnika. – M.: Agropromizdat, 1991. – S. 52–57.

14. Kloczowski Z. Studies on some features of oil sunflower and their significance in breeding that plant in Poland // Hodowla Rost. Aklim. Nasienn. – 1975. – 19 (2). – P. 89–131.

15. Shabana R. Genetic variability of sunflower varieties and inbred lines // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf., Bucharest, Romania, 1974. – Vol. 1. – P. 263–269.

16. Pathak R.S. Yield components in sunflower // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf., Bucharest, Romania, 1974. – Vol. 1. – P. 271–281.

17. Anaschenko A.V. The initial material for sunflower heterosis breeding // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf., Bucharest, Romania, 1974. – Vol. 1. – P. 391–393.

18. Putt E.D. Heterosis, combining ability, and predicted synthetics from a diallel cross in sunflowers (*Helianthus annuus* L.) // Can. J. Plant Sci. – 1966. – 46. – P. 59–67.

19. Fick G.N., Zimmer D.E. Yield stability of sunflower hybrids and open-pollinated varieties // Proc. of 7th Intern. Sunfl. Conf., Krasnodar, USSR, 1976. – Vol. 2. – P. 253–258.

20. Miller J.F., Hammond J.J., Roath W.W. Comparison of inbred vs. single-cross testers and estimation of genetic effects in sunflower // Crop. Sci. – 1980. – Vol. 20. – Is. 6. – P. 703–706.

21. Cecconi F., Baldini M. Genetic analysis of some physiological characters in relation to plant development of a sunflower (*Helianthus annuus* L.) diallel cross // Helia. –

1991. – 14 (4). – P. 93–100.

22. Petakov D. Application of Griffing's methods in determination of combining ability of sunflower self-pollinated lines // Proc. of 13th Intern. Sunfl. Conf., Pisa, Italy, 1992. – Vol. 2. – P. 1205–1210.

23. Kovacik A., Skaloud V. Combining ability and prediction of heterosis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Scintia Agriculturae Bohemoslovaca. – 1972. – Vol. 4 (4). – P. 263–273.

24. Marinkovic R., Skoric D. Inheritance of 1000-seed and hectoliter mass in F₁ sunflowers and components of genetic variability // Zbornik Radova. – 1985. – P. 62–71.

25. Cecconi F., Pugliesi C., Baronelli S., Rossa M. Genetic analysis for some agronomical characters of a sunflower (*Helianthus annuus* L.) diallel cross // Helia. – 1987. – Vol. 10. – P. 21–27.

26. Fick G.N. Sunflower breeding and genetics // Sunflower science and technology: Agronomy Monograph / Ed. G.F. Carter. – Madison, WI, 1978. – P. 279–337.

27. Reid R.G. Combining ability of sunflower inbred lines derived from United States and Argentina: M.S. thesis. – North Dakota State Univ., Fargo, 1992. – P. 74–75.

28. Shuster W. Inbreeding and heterosis in sunflower (*Helianthus annuus* L.). – Wilgelm Schmitz, Verlag, Giesen, 1964. – 135 p.

29. Stoyanova Y., Ivanov P. Inheritance of oil and protein content in first hybrid progeny of sunflower // Rasteniyeud. Nauk. – 1975. – 12 (9). – P. 30–35.

30. Miller J.F., Fick G.N., Roath W.W. Relationships among traits of inbreds and hybrids of sunflower // Proc. of 10th Intern. Sunfl. Conf., Surfers Paradise, Australia, 1982. – P. 238–241.

31. Ortegon-Morales A.S., Escobedo-Mendoza A., Villareal L.Q. Combining ability of sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines and comparison among parent lines and hybrids // Proc. of 13th Intern. Sunfl. Conf., Pisa, Italy, 1992. – Vol. 2. – P. 1178–1193.

32. Volgin V.V., Obydalo A.D. Korrelyatsiya khozyaystvenno-biologicheskikh priznakov mezhdru samoopylennymi liniyami i gibridami podsolnechnika // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK. – 2012. – Vyp. 4 (164). – S. 20–28.

33. Dominguez J., Miller J.F. Evaluation and genetic studies of F₁ sunflower hybrids between sets of lines selected in USA and Spain // Proc. of 12th Intern. Sunfl. Conf., Novi Sad, Yugoslavia, 1988. – Vol. 2. – P. 424–428.

34. Zhao-Cheng X., Duo J., Gui-Zhi W., Jic Q. Applied theory of relative heritability to calculate the heterosis of sunflower // Proc. of 12th Intern. Sunfl. Conf., Novi Sad, Yugoslavia, 1988. – Vol. 2. – P. 484–488.

35. Kesteloot J.A., Heursel J., Pauwels F.M. Estimation of the heritability and genetic variation in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Helia. – 1985. – Vol. 8. – P. 17–20.

36. Miller J.F., Fick G.N. The genetics of sunflower // In: Sunflower Technology and Production / Ed. Schneider A.A. – Madison, Wisconsin, USA, 1997. – P. 441–496.

37. Jocić S. Inheritance of yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.): Ph.D. thesis. – University of Novi Sad, Serbia, 2003. – P. 1–84.

38. Lande S.S., Weginwar D.G., Patel M.C., Limbore A.R., Khorgade P.W. Gene action, combining ability in relation to heterosis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) through line x tester analysis // J. Soils and Crops. – 1997. – Vol. 7 (2). – P. 205–207.

39. Sanket Sharma, Bajaj R.K., Narinder Kaur, Seghal S.K. Combining ability studies in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Crop Improvement. – 2003. – Vol. 30 (1). – P. 69–73.

40. Rather A.G., Sandha G.S., Bajaj R.K., Narinder K. Genetic analysis for oil yield and its components in sunflower (*Helianthus annuus* L.). // Crop Improvement. – 1998. – Vol. 25 (2). – P. 226–228.

41. Kumar A.A., Ganesh M., Janila P. Combining ability analysis for yield contributing characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Ann. Agric. Sci. – 1998. – Vol. 19. – P. 437–440.

42. Goksoy A.T., Turkec A., Turan Z.M. Heterosis and combining ability in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Indian J. Agric. Sci. – 2000. – Vol. 70 (8). – P. 525–529.

43. Cecconi F., Gaetani M., Srebrenich R., Luciani N. Diallel analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) genetic and phenotypic correlation for some agronomic and physiological characters // Proc. of 15th Intern. Sunfl. Conf., Toulouse, France, 2000. – Vol. 2. – Art. No. E It10.

44. Stankovic V. Phenotypic and correlation of morphological traits and yield components of protein sunflower (*Helianthus annuus* L.): M.Sc. Thesis. – University of Novi Sad, Serbia, 2005. – P. 1–68.

45. Manjunath A., Goud J.V. Epistatic gene action in sunflower – a caution to sunflower geneticists and breeders // Proc. of 10th Intern. Sunfl. Conf., Surfers Paradise, Australia, 1982. – P. 249–251.

46. Pauchabhaye P.M., Weginwar D.G., Golhar S.R., Pande M.K. Detection of epistasis by using simplified triple test cross analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Ann. Plant Physiol. – 1998. – Vol. 12 (2). – P. 156–158.

47. El-Hity M.A.El-H. Genetically analysis of some agronomic characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 13th Intern. Sunfl. Conf., Pisa, Italy, 1992. – Vol. 2. – P. 1118–1128.

48. Ganappa E., Channakrishnaiah K.M., Thakur C., Ramesh S. Genetic architecture of yield and its attributes in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Helia. – 1997. – Vol. 20 (27). – P. 85–94.

49. Shudhaker D., Seetharam A., Sindai S.S. Analysis of combining ability in sunflower // Oilseeds Journal. – 1984. – Vol. 1. – P. 157–166.

50. Singh S.B., Labana K.S., Virk D.S. Detection of epistatic, additive and dominant variation in sunflower // Indian J. Genet. – 1987. – Vol. 47 (3). – P. 243–247.

51. Marinkovic R., Skoric D., Dozet B., Jovanovic D. Line x tester analysis of combining ability in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 15th Intern. Sunfl. Conf., Toulouse, France, 2000. – Vol. 2. – E Yu8.

52. Ashok S., Mohamed-Sheriff N., Narayanan S.L. Combining ability studies in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Crop. Res. Hisar. – 2000. – Vol. 20 (3). – P. 457–462.

53. Hladni N., Skoric D., Kraljevic-Balalic M. Components of phenotype variability for seed yield per plant of sunflower // Conference Proceeding from 43rd Counseling on Oil Production. – Budva, 2002. – 43. – P. 31–36.

54. Hladni N., Skoric D., Kraljevic-Balalic M. Genetic variance of sunflower yield components (*Helianthus annuus* L.) // Genetica. – 2003. – Vol. 35. – P. 1–9.

55. Hladni N., Skoric D., Kraljevic-Balalic M. Influence of heterosis on agronomically important sunflower traits // Conference Proceeding from 47rd Counseling on Oil Production. – Herceg Novi, 2006. – 47. – P. 41–49.

56. Qingyu W., Yu Feng J., Hin Sheng Z. Selection for oil sunflower hybrids with yield and low husk content by exploiting the complementation of combining ability of two characters // Chinese J. Oil Crop Sci. – 2002. – Vol. 24 (3). – P. 33–36.

57. Vol'f V.G., Dumacheva L.P. Genotipicheskoe vliyanie roditel'skikh form na izmenchivost' khozyaystvenno tsennyykh priznakov u gibridov podsolnechnika // Selektsiya i semenovodstvo. – Kiev, 1973. – № 24. – S. 36–43.

58. Voskoboynik L.K., Marin I.V. Nasledovanie elementov produktivnosti pri mezhlineynoy gibrizatsii podsolnechnika // Seleksiya i semenovodstvo. – 1989. – № 6. – S. 14–15.
59. Petkovich I.P. Ispol'zovanie neregulyarnykh skreshchivaniy dlya otsenki kombinatsionnoy sposobnosti gomozigotnykh liniy podsolnechnika i opredeleniya nasleduemosti nekotorykh priznakov // Sb. dokl. mezhdunar. nauch.-prakt. konf. «Sovremennye problemy nauch-nogo obespecheniya proizvodstva podsolnechnika». – Krasnodar, 2006. – S. 43–49.
60. Volgin V.V., Obydalo A.D. Rezul'taty izucheniya nasledovaniya priznaka urozhaynosti semyanok u mezhlineynykh gibrinov podsolnechnika // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK. – 2016. – Vyp. 4 (168). – S. 19–24.
61. Kovacic A., Skaloud V. Manifestation of heterosis for different traits in inheritance sunflower hybrids // Heterosis Kulturnih Rasteniy. – Varna, 1977. – P. 41.
62. Chervet B., Vear F. Etude des relations entre la precocite du tournesol et son rendement sa teneur en huile son developpement et sa morphologie // Agronomy. – 1990. – Vol. 10 (1). – P. 51–56.
63. Kovacic A., Skaloud V. Results of inheritance evaluation of agronomically important traits in sunflower // Helia. – 1990. – Vol. 13 (13). – P. 41–46.
64. Rao N.M., Singh B. Inheritance of some quantitative characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Pantagar J. Res. – 1977. – Vol. 2 (2). – P. 144–146.
65. Marinkovic R. Inheritance of seed number per sunflower head in F₁ generation and components of genetic variability // Proc. of 9th Intern. Sunfl. Conf., Torremolinos, Spain, 1980. – Vol. 1. – P. 347–355.
66. Kovacic A., Skaloud V., Viekova V. Evaluation of relation between the yield of achenes and yield components in hybrid sunflower breeding // Proc. 9th Int. Sunflower Conf., Torremolinos, Spain, 1980. – Vol. 1. – P. 362–368.
67. Omran A.O., Abole-Zahab A.A., Haikal M.A. Evaluation of sunflower cultivars. Heritability and variability of metric traits // Proc. of 7th Intern. Sunfl. Conf., Krasnodar, USSR, 1976. – Vol. 1. – P. 361–375.
68. Ivanov P., Stoyanova Y. Studies on the genotypic and phenotypic variability and some correlation in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 9th Intern. Sunfl. Conf., Torremolinos, Spain, 1980. – Vol. 1. – P. 336–342.
69. Green V.E. Correlation and path coefficient analysis of the components of yield in sunflower cultivars (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 9th Intern. Sunfl. Conf., Torremolinos, Spain, 1980. – Vol. 2. – P. 12–21.
70. Skoric D. Correlation among the most importance characters of sunflower in F₁ generation // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf., Bucharest, Romania, 1974. – Vol. 1. – P. 283–289.
71. Tyagi A.P. Association and path analysis of yield components and oil percentage in sunflower // Proc. of 11th Intern. Sunfl. Conf., Mar del Plata, Argentina, 1985. – Vol. 2. – P. 807–812.
72. Lakshmanrao N.G., Shambulingappa K.G., Kusumakumari P. Studies on path-coefficient analysis in sunflower // Proc. of 11th Intern. Sunfl. Conf., Mar del Plata, Argentina, 1985. – Vol. 2. – P. 733–735.
73. Dua P.R., Yadava P.T. Genetics of seed yield and its components in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 11th Intern. Sunfl. Conf., Mar del Plata, Argentina, 1985. – Vol. 2. – P. 627–632.
74. Alba E., Benvenuti A., Tuberoza R., Vannozzi G.P. A path coefficient analysis of some yield components in sunflower // Helia. – 1979. – 2. – P. 25–29.
75. Tanibu B., Ado S.C. Relationships between yield and yield components in forty populations of sunflower // Helia. – 1988. – Vol. 11. – P. 17–23.
76. Sarno R., Leto C., Carrubba A., Cibella R. Correlation between some yield factors in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 13th Intern. Sunfl. Conf., Pisa, Italy, 1992. – Vol. 1. – P. 366–389.
77. Punia M.S., Gill H.S. Correlation and path-coefficient analysis for seed yield traits in sunflower // Helia. – 1994. – Vol. 17 (20). – P. 7–12.
78. Cupina T., Sakas Z. Sunflower morphology, anatomy, biology of flowering and pollination // Sunflower: monograph / Ed. Polak V. – Nolit, Belgrad, 1989. – P. 55–75.
79. Morozov V.K. Seleksiya podsolnechnika v SSSR. – M.: Pishchepromizdat, 1947. – 245 s.
80. Mark J., Palmer J.H. A sequence of stages in flower development in the sunflower // Proc. of 8th Intern. Sunfl. Conf., Minneapolis, Minnesota, USA, 1978. – P. 130–137.
81. Palmer J.H., Steer B.T. Use of generative area and other inflorescence characters to predict floret and seed numbers in the sunflower // Proc. of 11th Intern. Sunfl. Conf., Mar del Plata, Argentina, 1985. – Vol. 1. – P. 1–6.
82. Marinkovic R. The mode of inheritance of seed yields and some yield components by crossbreeding different inbred lines of sunflower: PhD thesis. – University of Novi Sad, 1984. – P. 157–161.
83. Marinkovic R., Skoric D. Inheritance of head diameter and number of flowers per head by crossbreeding various lines of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Oil Production. – 1990. – Vol. 1–2. – P. 22–27.
84. Skoric D. Sunflower breeding // Sunflower: monograph / Ed. Polak V. – Nolit, Belgrad, 1989. – P. 285–393.
85. Joksimovic J., Marinkovic R., Mihaljcevic M. Genetic control of number of flowers and percentage of pollination of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Selection and Seed Production. – 1995. – Vol. 2 (1). – P. 71–74.
86. Piquemal G. Recherches sur la structure du rendement en grains du tournesol (*H. annuus* L.) variation, correlations et heritables de ses composantes // Ann. Amelior. Des Plantes. – 1968. – Vol. 18 (4). – P. 423–446.
87. Miclic V. Effect of various genotypes and climate factors on visiting honey bees and other pollinizers and sunflower fertilization: M. Sc. Thesis. – University of Novi Sad, 1966. – P. 1–94.
88. Fick G.N., Zimmer D.E. Fertility restoration in confectionary sunflowers // Crop Sci. – 1974. – Vol. 14 (4). – P. 603–604.
89. Segala A., Segala M., Piquemal G. Recherches en vue d'ameliorer le degre d'autogamie des cultivars de tournesol (*Helianthus annuus* L.). I. L'autogamie et l'autocompatibilite pollinique // Ann. Amelior. Plantes. – 1980. – Vol. 30 (2). – P. 151–159.
90. Serieys H.A. FAO sunflower sub-network 1984–1986 // In: Genetic evaluation of *Helianthus* wild species and their use in breeding programs / Ed. Skoric D. – FAO Rome, Italy, 1987. – P. 1–23.
91. Joksimovic J. Evaluation of combining abilities in some inbred sunflower lines: PhD thesis. – University of Novi Sad, 1992. – P. 1–157.
92. Joksimovic J., Marinkovic R., Mihaljcevic M. Genetic control of the number of flowers and percentage of pollination of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Selection and Seed Production. – 1995. – Vol. 2 (1). – P. 71–74.
93. Lande S.S., Narkhede M.N., Weginwar D.G., Patel M.C., Golhar S.R. Heterotic studies in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Ann. of Plant Physiol. – 1998. – Vol. 12 (1). – P. 15–18.
94. Hladni N. Combining abilities and mode of inheritance of yield and yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.): Ph.D. Thesis. – University of Novi Sad, Serbia, 2007. – P. 1–104.

95. Saranga Y., Horcicka P., Wolf S. Effect of source-sink relationship on yield of confection sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia*. – 1996. – Vol. 19 (24). – P. 29–38.
96. Holtom M.J., Pooni H.S., Rawlinson C.J. [et al.]. The genetic control of maturity and seed characters in sunflower crosses // *J. Agric. Sci.* – 1995. – Vol. 125 (1). – P. 69–78.
97. Volgin V.V., Obydalo A.D., Bochkarev B.N. Nasledovanie priznaka massy semyanok u mezhlineynykh gibridov podsolnechnika // *Maslichnye kul'tury*. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2017. – Vyp. 4 (172). – S. 10–17.
98. Skoric D. Achievements and future directions of sunflower breeding // *Field Crops Research*. – 1992. – Vol. 30 (3–4). – P. 231–270.
99. El-Hosary A., El-Ahmar B., El-Kasaby A.E. Association studies in sunflower // *Helia*. – 1999. – Vol. 22. – P. 561–567.
100. Telkewold A., Jayaramaiah H., Jagadeesh B.N. Correlations and part analysis of physio-morphological characters of sunflower (*Helianthus annuus* L.) as related to breeding method // *Helia*. – 2000. – Vol. 23 (32). – P. 105–114.
101. Merrien A., Blanchet R., Gelfi N., Rellier G.P., Rollier M. Pathways of yields elaboration in sunflower under various water stresses // *Proc. of 10th Intern. Sunfl. Conf., Surfers Paradis, Australia, 1982*. – P. 11–13.
102. Ghaffari M., Farrokhi E. Principal component analysis as a reflector of combining abilities // *Proc. of 17th Intern. Sunfl. Conf., Cordoba, Spain, 2008*. – Vol. 2. – P. 499–504.
103. Sindagi S.S., Patil P.N., Govindaraju T.A. Evaluation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) inbreds by inbred x tester cross and incorporation of CMS character in the lines having high combining ability to develop superior hybrids // *Proc. of 14th Intern. Sunfl. Conf., Beijing/Shenyang, China, 1996*. – Vol. 1. – P. 212–217.
104. Kovacic A., Skaloud V. The pollen sterility in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Genetica a Slechteni*. – Praha, 1973. – Vol. 9 (3). – P. 173–180.
105. Shabana M.R.A. Genetic variability of yield components of oil in different sunflower varieties and inbred lines: PhD Thesis. – University of Novi Sad, 1974. – P. 1–129.
106. Petakov D. Correlation and heritability of some quantitative characters in sunflower diallel crosses // *EU-CARPIA Symposium on Breeding Oil and Protein Crops*. – Albena, Bulgaria. – 1994. – P. 162–164.
107. Volgin V.V., Obydalo A.D. Dvutesternyy metod v izuchenii genetiki priznaka kolichestva semyanok s korzinki u mezhlineynykh gibridov podsolnechnika // *Maslichnye kul'tury*. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2017. – Vyp. 1 (169). – S. 26–30.
108. Varshney S.K., Singh B. Correlation and path-coefficient analysis in sunflower // *Pan. J. Res.* – 1977. – 2 (2). – P. 147–149.
109. Stoyanova Y. Frequency of occurrence and rate of heterosis with respect to productivity of sunflower // *Proc. of 8th Intern. Sunfl. Conf., Minnesota, USA, 1978*. – P. 449–452.
110. Pustovoyt V.S. Izbrannyye trudy: Seleksiya, semenovodstvo i nekotoryye voprosy agrotekhniki podsolnechnika. – M.: Kolos, 1966. – 368 s.
111. Morozov V.K. Seleksiya podsolnechnika // *Nauchnye trudy NIISKh Yugo-Vostoka*. – 1970. – Vyp. 27. – S. 207–213.
112. Gorbachenko F.I. Proyavlenie geterozisa pri skreshchivanii nizkoroslykh i vysokoroslykh form podsolnechnika // *Vestnik s.-kh. nauki*. – 1979. – № 8. – S. 35–40.
113. Farrokhi E., Khodabandeh A., Ghaffari M. Studies on general and specific combining abilities in sunflower // *Proc. of 17th Intern. Sunfl. Conf., Cordoba, Spain, 2008*. – Vol. 2. – P. 561–566.
114. Naik V.R., Hiremath S.R., Giriraj K. Gene action in sunflower // *J. Agric. Sci.* – 1999. – Vol. 12. – P. 43–47.
115. Sassikumar D., Gopalan A., Thirumugan T. Combining ability analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Trop. Agric. Res.* – 1999. – Vol. 11. – P. 134–142.
116. Goksoy A.T., Turkec A., Turan Z.M. Quantitative inheritance in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia*. – 2002. – Vol. 25 (37). – P. 131–140.
117. Goksoy A.T., Turan Z.M. Combining abilities of certain characters and estimation of hybrid vigor in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Acta Agronomica Hungaria*. – 2004. – Vol. 52 (4). – P. 361–368.
118. Laureti D., Del Gatto A. General and specific combining ability in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia*. – 2001. – Vol. 24 (34). – P. 1–16.
119. Vedmedeva K.V., Nosal' V.A. Nasledovanie priznaka krupnosti semyan u podsolnechnika (*Helianthus annuus* L.) v kombinatsii skreshchivaniya L12B x KP11B // *Nauch.-tekh. byul. Instituta maslichnykh kul'tur NAAN*. – 2018. – № 26. – S. 21–29.
120. Volgin V.V., Obydalo A.D. Geterozis po kompleksu khozyaystvenno-biologicheskikh priznakov u steril'nykh gibridov podsolnechnika // *Maslichnye kul'tury*. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2015. – Vyp. 4 (164). – S. 3–13.
121. Volgin V.V., Obydalo A.D., Bochkarev B.N. Nasledovanie priznaka massa 1000 semyan u mezhlineynykh gibridov podsolnechnika // *Maslichnye kul'tury*. Nauch.-tekh. byul. VNIIMK. – 2018. – Vyp. 1 (173). – S. 29–35.
122. Lekarev A.V., Solodnikov A.P., Gudova L.A. Otsenka elementov struktury uroznya i parametrov adaptivnosti sortov i gibridov podsolnechnika v stepnom Povolzh'e // *Agrarnyy nauchnyy zhurnal*. – 2010. – № 10. – S. 57–69.

Сведения об авторах

В.В. Волгин, д-р с.-х. наук

А.А. Децына, зав. лаб., вед. науч. сотр., канд. с.-х. наук

Получено/Received

18.09.2024

Получено после рецензии/Manuscript peer-reviewed

07.10.2024

Получено после доработки/Manuscript revised

27.11.2024

Принято/Accepted

31.03.2025

Manuscript on-line

25.05.2025