Семеноводство гибридного подсолнечника: методика, нормативные акты, технические приемы (обзор)

А.Д. Бочковой,

доктор сельскохозяйственных наук

В.И. Хатнянский,

кандидат сельскохозяйственных наук

В.А. Камардин,

кандидат сельскохозяйственных наук

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17

Тел.: (861) 254-23-33

E-mail: vniimk@vniimk.ru

Для цитирования: Бочковой А.Д., Хатнянский В.И., Камардин В.А. Семеноводство гибридного подсолнечника: методика, нормативные акты, технические приемы (обзор) // Масличные культуры. – 2019. – Вып. 2 (178). – С. 110–127.

Ключевые слова: подсолнечник, семеноводство, гибриды, самоопыленные линии.

На основании анализа отечественных и зарубежных источников приведены сведения об особенностях методики, нормативных актах и технических приемах, применяемых в первичном и промышленном семеноводстве гибридов подсолнечника и их родительских форм. Установлена важная роль пчелоопыления и соблюдения научно обоснованных норм пространственной и временной изоляции на всех этапах репродукции семенного материала. Рассматриваются вопросы экологической специализации производства высококачественных семян и выделения наиболее перспективных зон их выращивания. Подчеркивается сложность и разнонаправленность процессов, происходящих в процессе размножения самоопыленных линий и получения гибридных семян. Это является свидетельством того, что производство семенного материала представляет собой наукоемкую отрасль производства, требующую больших интеллектуальных, физических и финансовых затрат.

UDC 633.854.78: 631.531.02

Seed growing of hybrid sunflower: methods, regulations, techniques (review).

110

A.D. Bochkovoy, doctor of agriculture

V.I. Khatnyansky, PhD in agriculture

V.A. Kamardin, PhD in agriculture

V.S. Pustovoyt All-Russian Research Institute of Oil Crops

17 Filatova street, Krasnodar, 350038, Russia

Tel.: (861) 254-23-33

E-mail: vniimk- vniimk@mail.ru

Key words: sunflower, seed growing, hybrids, self-pollinated lines.

The review is based on the analysis of domestic and foreign sources and presents information about the characteristics of methods, regulations and techniques used in the breeders and foundation seed growing of sunflower hybrids and their parental forms. We established the importance of bee-pollination and observance of scientifically recommended regulations of space and time isolation at all stages of the reproduction of seeds material. The review addresses the issues of environmental specialization of the production of high-quality seeds and the selection of the most promising regions of their cultivation. The authors underline the complexity and diversity of the processes that occur during the reproduction of self-pollinated lines and the production of hybrid seeds. It proves that the production of seed material is a knowledge-based industry, requiring extensive intellectual, physical and financial expenses.

Селекция подсолнечника в мире началась с этапа бессознательного улучшения существующих форм в процессе народной селекции по признакам продуктивности и раннеспелости [1]. Преобладающим критерием при этом был отбор лучших корзинок и растений. В результате такой работы было выведено большое количество местных сортов-популяций. По свидетельству академика В.С. Пустовойта, среди них встречались «весьма ранние формы, обладающие карликовым ростом, а также гиганты, достигающие высоты до 4 м, с длинным вегетационным периодом» [2]. При этом «распространенные в широких хлебоборбских массах сорта подсолнечника представляют собой чрезвычайно пестрые смеси» [2].

В описании исходного материала, послужившего основой для первого этапа селекционных работ с подсолнечником в

Краснодаре, академик В.С. Пустовойт указывает, что это были образцы «местных неулучшенных сортов из Краснодарского, Орджоникидзевского краев, Ростовской и Воронежской областей, а также Украины. Основная часть в коллекции была представлена образцами бывшей Кубанской области» [3]. Аналогичное описание огромного разнообразия форм подсолнечника, созданного селекционерами из народа, приводится в работах В.К. Морозова [4; 5; 6; 7].

Работы по выведению селекционных сортов подсолнечника начались методом многократного индивидуального отбора. Опыта научной селекционной работы с подсолнечником в то время не было ни в нашей стране, ни за рубежом. Это создавало большие трудности и требовало творческой инициативы от ученых, работающих в этой области. Имеющийся опыт народной селекции мог бы помочь, но он был распылен и не изучен [6]. В то же время задачи селекции существенно усложнились в связи с распространением опасного растения-паразита заразихи [8]. Эту проблему, наряду с селекцией на высокую масличность и другие хозяйственно полезные признаки, селекционерам нашей страны пришлось постоянно решать на протяжении многих лет, и она остается актуальной в настоящее время.

В ходе развития селекционных работ с подсолнечником происходило также совершенствование и системы семеноводства. Первоначально семеноводство велось по упрощенной схеме, включающей в себя массовый отбор типичных для сорта корзинок и составления из них фонда семян элиты. Вследствие незначительного количества таких семян они проходили ряд последовательных этапов репродуцирования, в результате чего на производственных посевах высевались семена пятой и шестой репродукций [9; 10]. Со временем несовершенство такой системы семеноводства стало входить в противоречие с практикой внедрения высокомасличных сортов подсолнечника, и

Постановлением Совета Министров СССР от 10.12.1956 г. была введена система ежегодного сортообновления подсолнечника семенами первой репродукции [11; 12]. По существу, новая система улучшающего семеноводства представляла собой продолжение селекционного процесса, состояла из четырех звеньев и включала в себя принципиально новое звено – питомник оценки потомств [3]. За счет этого все районированные сорта селекции ВНИИМК настолько увеличили свою продуктивность и сбор масла с гектара, что каждый из них «мог быть заявлен 3–5 раз как новый» [14].

Современный этап селекции подсолнечника в мире ознаменовался открытием Р. Leclercq [15] источника ЦМС и М. Kintan [16] донора генов восстановления фертильности пыльцы к нему. Эти научные события показали перспективу создания и внедрения межлинейных гибридов как нового коммерческого продукта в системе рыночных отношений при производстве подсолнечника. Происходящее при этом усложнение системы семеноводства повлекло за собой коренные изменения на всех этапах репродуцирования самоопыленных линий и выращивания семян первого поколения гибридов.

Так, например, если особенностью семеноводства сортов-популяций была трудность идентификации примесных (off-type) растений вследствие существенной изменчивости в популяции сорта [17], то при семеноводстве самоопыленных линий появился огромный фронт работ для сохранения их однородности при стабильности их исходной популяции [18].

Самоопыленные линии подсолнечника выводятся в течение длительного периода самоопыления и отбора как по однородности их морфологических признаков, так и по общей и специфической комбинационной способности. Вследствие своей узкой генетической основы, инбредные линии очень часто подвержены генетическим отклонениям, модификации

ям, а также изменениям комбинационной способности. Биологическая ценность самоопыленных линий подсолнечника сохраняется посредством чередования самоопыления и внутрисемейного перекрестного опыления под изоляторами с целью предотвращения негативного влияния строгого самоопыления. Эта работа в питомниках первичного семеноводства проводится под изоляторами так, чтобы однородность легко контролировалась и сохранялась.

В последующем, на втором этапе промышленного семеноводства, используется открытое опыление при размножении на больших площадях, где индивидуальная изменчивость не может контролироваться, а идентифицируются только фенотипически различные биологические и механические примеси [18].

Помимо сохранения типичности и однородности самоопыленных линий, гибридное семеноводство включает также специфические приемы оценки и отбора, связанные с сохранением в неизменном виде определенных генетических признаков, таких как цитоплазматической мужской стерильности, генов восстановления фертильности пыльцы и устойчивости к болезням в гомозиготном состоянии.

Существенной трудностью на всех этапах промышленного семеноводства гибридного подсолнечника является соблюдение научно обоснованных норм пространственной и (или) временной изоляции. Особенность подсолнечника как перекрестноопыляющегося растения учитывалась и ранее при семеноводстве сортов-популяций, однако в гибридном семеноводстве эта проблема получила новое, более важное значение.

Так, например, академик В.С. Пустовойт в 1926 г. с целью сохранения «хорошего сорта подсолнечника» рекомендовал «разные сорта сеять один от другого подале – на 300–500 саженей» (600–1000 м) [19]. Аналогичные нормы пространственной изоляции при семеноводстве сортов-популяций сохранялись довольно дли-

тельное время. Иногда они пересматривались в сторону их увеличения, затем возвращались к прежнему уровню [3; 23].

С началом внедрения гибридов было установлено, что минимальная пространственная изоляция, обеспечивающая сохранение биологической чистоты самоопыленных линий на уровне 99,0–99,5 %, должна составлять как минимум 3000 м. Пространственная изоляция в 1000 м была способна обеспечить генетическую чистоту не более 85–90 % [18]. Дальнейшие исследования позволили уточнить и конкретизировать нормы пространственной изоляции применительно к конкретным почвенно-климатическим условиям и странам. Так, например, для Болгарии Р. Petrov [20] установил, что в случае нарушения технологии выращивания семян гибриды не способны реализовать свои потенциальные возможности, поэтому пространственная изоляция для участков размножения самоопыленных линий должна составлять не менее 5 км, а для участков гибридизации – не менее 3 км.

В условиях Испании участки размножения фертильных самоопыленных линий и их ЦМС-аналогов закладывают с соблюдением норм пространственной изоляции как минимум 6–8 км. Для участков гибридизации нормы пространственной изоляции варьируют от 1,6 до 4,8 км в зависимости от генетических особенностей гибрида [21].

В Молдавии с 1981 г. была проведена большая работа по организации гибридного семеноводства подсолнечника. Зона пространственной изоляции для участков размножения самоопыленных линий при этом составляла 7–10 км, а участков гибридизации не менее 3 км [22].

В США, где имеются заросли дикорастущих форм подсолнечника, нормы пространственной изоляции для участков размножения маточных (Breeder seed) семян фертильных самоопыленных линий составляют 6,4 км, для участков размножения суперэлитных (Foundation seed) семян фертильных самоопыленных линий –

4,8 км. Маточные семена ЦМС-аналогов линий выращиваются с пространственной изоляцией не менее 8 км [17].

В СССР, Румынии и Югославии нормы пространственной изоляции участков размножения и участков гибридизации были установлены на том же уровне, что и в Болгарии [24; 25]. Специальные опыты, проведенные в Болгарии с маркированием пчел, показали, что пчелы летят на расстояние до 7 км [25].

Во Франции при размножении родительских линий пространственная изоляция должна составлять не менее 4 км [25]. Допускается размещение участков гибридизации с пространственной изоляцией 500 м при небольшой их площади (до 10 га) и при семеноводстве одного и того же гибрида [26].

Нормы пространственной изоляции являются показателем нестабильным и зависят от учреждения-оригинатора, генотипа линии, факторов внешней среды, схемы посева, нагрузки пчелосемей и т.д. Однако варьирование этого признака находится в определенных пределах, незначительно отличающихся от общепринятых закономерностей.

Так, например, в зоне гибридного семеноводства в Долине Сакраменто штата Калифорния США минимальная зона пространственной изоляции для участков гибридизации, по данным D. Lilleboe [27], составляет 2,25 км, а по данным В.К. Ретерсона [28], – 2,70 км. Минимальные нормы пространственной изоляции при выращивании суперэлитных семян фертильных самоопыленных линий – 4,5 и 5,4 км соответственно.

В случае затруднений с размещением семеноводческих посевов гибридного подсолнечника в соответствии с научно обоснованными нормами пространственной изоляции, учреждения-оригинаторы активно используют прием так называемой временной изоляции – расхождение по времени посева участков размножения и (или) гибридизации. Часто этот прием используется в сочетании с пространст-

венной изоляцией, обычно явно недостаточной для предотвращения чужеродного переопыления. Общепринятые нормы временной изоляции составляют 30 дней [17; 21; 25], однако встречаются рекомендации по некоторому их снижению до 25–30 дней [24], а также увеличению до 35–40 дней [27].

По свидетельству А.И. Плотникова [29], подсолнечник относится к числу энтомофильных растений, поэтому опыление у него осуществляется главным образом насекомыми и только в незначительной степени ветром [29]. Роль ветра в опылении подсолнечника находится в зависимости от его частоты и скорости в период цветения. При ветре до 7–9 м/сек пыльца переносится на 200–250 м, а при более сильном ветре может переноситься значительно дальше [29]. По своему морфологическому строению пыльца подсолнечника меньше приспособлена для ветроопыления, чем пыльца ржи и кукурузы. Зерна пыльцы подсолнечника относительно крупные, и кроме того, в силу своей шиповости они очень легко слипаются друг с другом, образуя при этом комочки. Такие комочки пыльцы под влиянием своей тяжести при слабом ветре большей частью падают на соседние цветки корзинки, на листья растения или просто на землю. Ветер как агент перекрестного опыления у подсолнечника, таким образом, имеет определенное значение при переопылении растений в пределах одного и того же поля, чем между полями, удаленными друг от друга на расстояние 200–250 и более метров [29].

Второстепенная роль ветра в перекрестном опылении подсолнечника отмечена в исследованиях R.G. Robinson [30; 31], K.K. Jain et al. [32], G.N. Fick [33], L.F. Hernandez [34] и многих других ученых.

В последние годы изучение процесса переноса пыльцы подсолнечника ветром вновь стало актуальным. Это связано с тенденциями в развитии стратегии Евросоюза в отношении производства биотоплива из биомассы и масличного сырья

подсолнечника. При производстве биодизеля присутствует фактор риска от перекрестного опыления обычных сортов с генномодифицированными, создаваемыми специально для этих целей.

В этой связи в опытах V. Alba [35] получены убедительные свидетельства о возможности переноса пыльцы подсолнечника с помощью ветра на расстояние до 900 м от поля опылителя в условиях Италии. Результаты этих опытов согласуются с данными о переносе пыльцы подсолнечника ветром на такое же расстояние от дикорастущих к культурным формам [36; 37]. Установлено также, что погодные условия, особенно скорость ветра и его турбулентность, делают закономерность лёта пыльцы сложной и труднопредсказуемой [38]. В этих условиях, возможно, потребуется заново пересматривать существующие нормы пространственной изоляции, более точно учитывать генетические особенности селекционного материала, размер полей и их конфигурацию, направление и скорость господствующих ветров, наличие естественных преград или искусственных барьеров, сроков посева и других элементов технологии возделывания подсолнечника [39].

Тем не менее роль пчелоопыления в гибридном семеноводстве подсолнечника является первоосновой для получения высокого урожая семян стерильных родительских форм и первого поколения гибридов. На подсолнечнике собирают нектар и пыльцу многие насекомые, численность которых превышает 30 видов, однако только медоносная пчела способна обеспечить полноценное опыление [1; 17; 40]. По данным А.Н. Бурмистрова [41], в одной пчелосемье в летний период насчитывается от 50 до 80 тыс. пчел. Рабочая пчела при каждом вылете из улья посещает от 100 до 150 цветков подсолнечника, вследствие чего одна пчелосемья способна опылить за день от 30 до 50 млн цветков. Прибавка урожайности от дополнительного пчелоопыления сор-

тов-популяций составляет при этом 40–45 % [41]. Если размножение сортов-популяций и фертильных самоопыленных линий в какой-то степени возможно без дополнительного пчелоопыления, то размножение ЦМС-аналогов и получение гибридных семян без участия пчел становится нерентабельным. Так, например, анализ данных опыления участков гибридизации подсолнечника в хозяйствах Кагульского района Молдавской ССР показал, что без участия пчел урожайность не превышает 1,5–2 ц/га, что составляет не более 25 % по сравнению с вариантом с дополнительным пчелоопылением [42]. Вследствие этого для нормального обеспечения опыления участков гибридизации предлагается выставлять не менее трех пчелосемей в расчете на один гектар посева гибридного подсолнечника. Более того, считается экономически целесообразным увеличивать этот показатель до пяти и более пчелосемей на один гектар. Сходные рекомендации содержатся в работах P. Petrov [20] и G. Georgiev et al. [45].

В работах отечественных и зарубежных ученых встречаются различные мнения относительно оптимальной нагрузки пчелосемей на один гектар посевов товарного и семенного подсолнечника. Общеизвестной считается рекомендация по обеспеченности посевов товарного подсолнечника из расчета не менее одной [41], а участков гибридизации – не менее двух-трех пчелосемей на гектар [22; 42]. В то же время, по мнению D.L. Smith [17], оптимальная нагрузка пчелосемей при опылении участков гибридизации подсолнечника должна быть умеренной и варьировать от 0,5 до 2,5 на один гектар. Избыточное насыщение ульями может заставить пчел искать другие источники нектара и (или) пыльцы. В опытах V. Jančić et al. [43] увеличение нагрузки пчелосемей с 0,42 до 1,07 на один гектар посева участка гибридизации оказало решающее влияние на завязываемость семян. Завязываемость гибридных семян при этом возросла с 68,5 до 89,8 %, а урожайность

– с 1,53 до 1,92 т/га. Аналогичные результаты получены в опытах E.B. Birch et al. [44].

Расчеты, проведенные R.G. Robinson [20], показывают, что поле товарного подсолнечника с густотой стояния 50 тыс. растений на гектар в среднем имеет 50 млн трубчатых цветков, которые надо опылить. Хотя опыление индивидуально-го растения продолжается 10 дней, для всего поля это растягивается до 20 дней. Соответственно в день надо опылить примерно 3 млн цветков. Установлено, что рабочая пчела посещает в день около 1000 цветков [46]. Для полноценного опыления растения подсолнечника обычно требуется порядка шести пчелопосещений в расчете на одну корзинку [47].

В научной литературе приводятся также критерии оценки уровня пчелоопыления при единовременном визуальном осмотре посевов подсолнечника. По данным австралийских ученых [48], если при учетах отмечено более 22 пчел в расчете на 100 цветущих корзинок, то это будет достаточно для полноценного опыления. В том случае, если количество пчел меньше трех особей на 100 цветущих корзинок и отсутствуют другие насекомые-опылители, то можно ожидать существенного снижения завязываемости семян и уменьшения урожайности [49].

С учетом приведенных исходных данных получается, что при опылении 1 га товарного подсолнечника один улей может обеспечить выделение достаточного количества пчел, если они не будут отвлекаться на другие медоносные культуры или не будут стоять слишком далеко от поля. Однако при опылении участков гибридизации или участков размножения стерильных материнских форм подсолнечника возникают дополнительные трудности, связанные с характером поведения пчел как живого организма.

Установлено, что большинство популяции рабочих пчел в улье (до 97 %) занимается на подсолнечнике сбором нектара, а сбором пыльцы занята только

незначительная их часть [30; 42; 50; 51]. В исследованиях B. Furgala et al. [52] обнаружено, что на участке гибридизации подсолнечника пчелы стараются перемещаться вдоль одного рядка и избегают перелетать с одного рядка на рядом стоящий. Этот феномен, по мнению авторов, отмечен и на многих других культурах широкорядного посева. Обобщение таких особенностей поведения пчел привело к заключению, что эффективность опыления стерильной материнской формы может снижаться с увеличением расстояния от рядков опылителя. Этот фактор снижения эффективности опыления начинает действовать, когда рядки стерильной материнской формы расположены на расстоянии 6-и и более рядков от рядков опылителя [52]. В то же время имеются данные, что увеличение рядков материнской формы вплоть до 18–20 (то есть 9–10 рядков от отцовской формы) не оказывает существенного влияния на завязываемость гибридных семян, даже если количество пчел ограничено [78; 79].

Относительно низкая опылительная способность пчел, предпочитающих посещать стерильные растения по сравнению с фертильными, вынуждает разрабатывать дополнительные приемы повышения эффективности гибридизации подсолнечника. В частности, за рубежом испытан механический прибор, который опыляет пчел пылью определенной отцовской линии при их вылете из улья [52]. Трехлетние испытания показали его целесообразность при использовании как для селекционных целей, так и в качестве дополнительного фактора опыления в системе промышленного семеноводства гибридного подсолнечника.

В исследованиях B. Furgala et al. [53] установлено, что растения гибридов выделяют больше нектара и с большим содержанием сухих веществ, чем их родительские формы. Помимо этого отмечено, что ЦМС-аналоги линий содержат в нектаре меньше сухих веществ, чем соответствующие им фертильные линии.

Наибольшее снижение урожайности от недостаточного опыления можно ожидать в том случае, если отцовская форма на участке гибридизации по аттрактивности пчелам существенно превышает стерильную материнскую форму [54].

Дополнительным фактором нестабильности пчелоопыления семеноводческих посевов гибридного подсолнечника является то обстоятельство, что предпочтение пчел пыльце подсолнечника довольно незначительное по сравнению с другими медоносными растениями. Так, например, в опытах L. Gallez et al. [55] содержание пыльцы подсолнечника в весовом соотношении к общей массе собранной пыльцы не превышало 17,5 %. Несмотря на это, опыление ЦМС-аналога пыльцой отцовской формы на участке гибридизации было достаточно эффективным и завязываемость составила 71 %. В то же время необходимо учитывать избирательность пчелопосещения и не располагать участки гибридизации вблизи массивов других медоносных растений.

Установлено, что наибольшая интенсивность пчелопосещения подсолнечника наблюдается в период с 8 до 10 ч утра [56], а иногда и с 6 до 11 ч утра [57]. Это время совпадает с периодом максимального выделения нектара при ранних и оптимальных сроках посева подсолнечника. На поздних четко выраженного пика активности пчел не наблюдается. В обоих случаях наименьшая интенсивность лёта пчел приходится на самый жаркий период дня [56].

Большое влияние на пчелопосещаемость оказывают генетические особенности селекционного материала [34; 58]. В значительной мере это связано с длиной венчика трубчатого цветка подсолнечника, поскольку у генотипов с длинным венчиком затруднен сбор нектара. Установлено, что средняя длина хоботка у медоносной пчелы составляет 6,46 мм [59], а изменчивость по длине венчика у ЦМС-аналогов югославских линий находилась в пределах от 7,0 до 11,2 мм, у линий-

закрепителей стерильности – от 7,7 до 10,0 мм, у линий-восстановителей фертильности – от 6,7 до 9,2 мм [60].

Изучение 15-и гибридов подсолнечника румынской селекции показало, что длина венчика у них варьировала от 4,8 до 5,5 мм. Это позволяло пчелам беспрепятственно доставать нектар из цветков [59]. По-видимому, в данном случае оценка на пчелопосещаемость входила в комплекс признаков отбора при выведении таких гибридов.

В некоторых исследованиях изучалась корреляционная зависимость между длиной венчика трубчатого цветка и пчелопосещаемостью. Так, в опытах F. Montilla [61] отмечена достоверная отрицательная зависимость (коэффициент корреляции – 0,65), а в исследованиях А.Ф. Матиенко [62] коэффициент корреляции составил – 0,78. Наибольшее значение данного показателя – 0,9 – отмечено в работе F. Montilla et al. [63].

Помимо длины венчика, на пчелопосещаемость может влиять и окраска рыльца пестика, причем генотипы, отличающиеся темной окраской рыльца, посещаются пчелами неохотно [34; 63]. Высказывается предположение, что проявление темной окраски рыльца очень сходно с цветом обычно окрашенных корзинок после того, как цветение уже закончилось. Поэтому существует вероятность того, что темная окраска рыльца может сигнализировать пчелам о том, что цветение уже закончилось и нектар больше недоступен [63]. Приведенные данные показывают, что отдельные морфологические признаки могут быть использованы в селекционных программах при отборе на привлекательность генотипов подсолнечника для пчел.

Аттрактивность подсолнечника для пчел в значительной степени зависит от объема выделяемого нектара и концентрации сахара в нем [41; 54; 60; 61]. Установлено также, что нектаропроductивность подсолнечника имеет большие пределы варьирования [64]. По данным D. Scoric et al. [54], объем нектара в цвет-

ках подсолнечника варьирует от 0,04 до 0,36 л × 10⁻⁶. В опытах F. Montilla et al. [61] изученные ЦМС-линии показали значительные различия как по объему выделяемого нектара, так и по содержанию сахара в нем. Максимальный объем составлял 0,53, а минимальный – 0,17 мкл/цветок. Содержание сахара в нектаре варьировало от 32,8 до 44,7 % [61]. Аналогичные данные по изменчивости содержания нектара содержатся в исследованиях V.A. Miklic et al. [60]. Так, среди различных генотипов подсолнечника, включающих в себя самоопыленные линии и гибриды первого поколения, варьирование по данному признаку было значительным – от 2,45 до 15,57 мг в расчете на 10 цветков. При этом подчеркивалось значительное влияние условий года. Биометрические измерения, выполненные на цветках подсолнечника, показали, что существует высокая положительная корреляция между нектаропродуктивностью и окружностью нектароносного сосуда [59; 65].

Пчелопосещаемость, по нашему мнению, должна рассматриваться как производное от взаимодействия двух живых организмов – растения (подсолнечник) и насекомого (медоносная пчела). Влияние условий внешней среды на оба компонента этого взаимодействия очень сильное. Оно различно и многообразно, а зачастую и разнонаправлено [60]. По этой причине существует ряд ограничений, снижающих эффективность пчелоопыления, таких как погодные условия, уровень агротехники, генетические особенности селекционного материала, потенциальные возможности и предпочтения медоносной пчелы.

Высокий потенциал урожайности родительских линий подсолнечника может успешно реализовываться только в благоприятных условиях внешней среды. Процент переопыления родительских компонентов скрещивания зависит от соотношения между максимальной и минимальной дневной температурой. В частности, если соотношение между максимальной и минимальной температурой

воздуха составляет 30/10 °С при средней дневной температуре около 20 °С, то завязываемость семян может существенно снижаться [43]. Угнетающее действие на этот показатель оказывают и большие колебания относительной влажности воздуха при соотношении 95 : 55 %. Высокая относительная влажность также опасна в сочетании с высокой температурой, особенно ранним утром [4; 32]. Частые дожди в период цветения увеличивают влажность и липкость пыльцевых зерен, они же препятствуют эффективной работе пчел.

В северных регионах завязываемость семян у подсолнечника может быть снижена, если цветение совпадает с продолжительным периодом холодной и сырой погоды [17]. Такие условия оказывают неблагоприятное воздействие как на реакцию растений подсолнечника, так и на работоспособность пчел. Аналогичное действие оказывает и чрезмерно высокая температура, превышающая 35–38 °С, особенно при низкой относительной влажности воздуха на уровне 20 %. У растений подсолнечника при этом происходит частичная или полная стерилизация пыльцевых зерен, а у пчел – резкое подавление активности [66].

Выделение нектара у растений подсолнечника значительно сокращается при недостатке влаги в почве. Автоматически при этом сокращается и пчелопосещаемость [67]. Для устранения причин такого негативного воздействия на урожайность подсолнечника рекомендуется соблюдать научно обоснованную густоту стояния растений применительно к конкретным почвенно-климатическим условиям.

При планировании привлечения пчел для дополнительного опыления подсолнечника необходимо учитывать биологию медоносной пчелы. Так, например, рекомендуется подвозить пасеки к посевам подсолнечника своевременно, за один-два дня до начала цветения или в первые его дни [41]. В этом случае пчелы сразу после облета начинают активно работать на посевах. Ставить пасеки следует ближе к

полю подсолнечника. На крупных массивах расстояние между отдельными пасеками не должно превышать 1–1,5 км [41]. Установлено, что эффективная работа пчел при нагрузке в один улей на гектар наблюдается в радиусе 500 м от пасеки [68; 69]. Иногда рекомендуется размещать пасеки группами по периферии поля или внутри его (если его площадь большая), с интервалами около 200 м между группами [17].

Таким образом, взаимодействие растений подсолнечника и медоносных пчел представляет собой диалектическое единство, способствующее получению (или не получению) высокой урожайности на участках размножения родительских форм и участках гибридизации. Влияние на это взаимодействие для получения желательного результата осуществляется посредством выделения специализированных зон гибридного семеноводства с благоприятными почвенно-климатическими условиями, изменением соотношения родительских компонентов скрещивания и нагрузкой пчелосемей, подбора отцовских форм с повышенной пыльцевой продуктивностью, а также применения комплекса агротехнических приемов, обеспечивающих реализацию потенциальных возможностей растений подсолнечника.

Примером творческого отношения к решению данной проблемы может служить организация системы гибридного семеноводства подсолнечника в долине Сакраменто штата Калифорния в США [27]. В качестве ответа на вопрос: «Как долина Сакраменто в Калифорнии стала Меккой для производства гибридных семян подсолнечника?» D. Lilleboe приводит единственное слово, а именно: «Климат» [27]. Несмотря на то, что в принципе не существует климата, абсолютно исключаящего риски производства семенного материала, эта часть Калифорнии близка к идеальной для семеноводства, особенно в период вегетации с апреля по октябрь. В частности,

осадки почти отсутствуют в течение весны, лета и осени. Все участки размещаются на орошении, поэтому растения почти никогда не подвергаются стрессу от недостатка или избытка влажности. **Дневная температура** теплая или жаркая, а ночная прохладная вследствие влияния океана. При этом растения не подвергаются воздействию экстремальных значений температур и находятся в оптимальных условиях для развития и формирования урожая. **Болезни** подсолнечника практически отсутствуют по сравнению с другими зонами семеноводства. Посев подсолнечника проводится в конце марта, а уборка – в середине августа. Это позволяет семеноводческим компаниям в осенний период оперативно подрабатывать семена и своевременно поставлять их для распространения дилерам. Большая продолжительность вегетационного периода позволяет в полной мере использовать прием временной изоляции, применяя при этом разрыв во времени посева отдельных участков продолжительностью 35–40 дней. Близость портов Сакраменто, Сан-Франциско и Стоктона облегчает поставку выращенных семян по экспортным каналам.

Таким образом, совокупность благоприятных условий для выращивания, подработки и поставки семенного материала стало важной причиной концентрации семеноводческих посевов в долине Сакраменто. Сочетание благоприятных почвенно-климатических условий с тщательным контролем всех технологических операций, предусмотренных в контракте, позволяет получать семенной материал высокого качества [70].

Производство гибридных семян подсолнечника в долине Сакраменто требует больших затрат финансовых средств и рабочей силы. Минимальные затраты в расчете на один акр посева составляют около 700 долларов США [71]. Это происходит вследствие высокой стоимости аренды земли в этой части Калифорнии; больших затрат на основную и предпо-

севную обработку почвы; многократный полив; подвоз пасек пчел для опыления; эффективную борьбу с сорняками; проведение десикации; оплату квалифицированного персонала для выполнения всех технологических операций.

Несмотря на большие затраты, в производстве гибридных семян имеется достаточно большой риск. Иногда из-за плохой завязываемости семян урожайность резко падает, особенно в случае использования низкопродуктивных самоопыленных линий. Поэтому при заключении контракта этот фактор учитывается посредством различий в цене для высокопродуктивных и низкопродуктивных линий. Так, например, в случае использования низкопродуктивной самоопыленной линии с потенциалом урожайности на уровне 1000 фунтов с одного акра закупочная цена составит 75–80 центов за фунт семян. В варианте с высокопродуктивной самоопыленной линией (потенциал урожайности 2000 фунтов с одного акра) выплаты составят всего 45 центов за фунт семян [71]. В итоге шансы производителей гибридных семян почти выравниваются и фермеры могут получить от 800 до 900 долларов за акр валового дохода.

Всего производством гибридных семян в долине Сакраменто занимаются около 200 фермеров, а общая площадь участков гибридизации превышает 25 тыс. акров [71].

Посев на участке размножения элитных семян стерильной материнской линии закладывается по схеме 4 : 2. Это общепринятая для Калифорнии схема, которая отличается от схемы, используемой при закладке участков гибридизации (14 : 4; 10 : 2; 8 : 2 или 6 : 2). Схема 4 : 2 используется при размножении стерильных материнских форм, потому что, во-первых, при этом используется однокорзиночная линия-опылитель, а на участке гибридизации — многокорзиночная. Во-вторых, увеличение нагрузки опылителя повышает вероятность получения генетически чистых семян за счет улучшения процесса переноса пыльцы пчелами. И, наконец, такая схема позволяет макси-

мально приблизить (окружить) опылитель к стерильной материнской форме.

Установлено, что зачастую количество пыльцы не является таким критическим фактором, как расстояние опылителя от материнской формы. Эффективность опыления становится зависимым от того, насколько много времени пчела затрачивает на перелет от опылителя к стерильной материнской форме [70].

Несмотря на большую пылецевую продуктивность многокорзиночных ветвистых отцовских самоопыленных линий, для полноценного переопыления, по мнению G. Georgiev et al. [45], требуется повышенная нагрузка пчел — не менее 3–4 ульев на гектар посева участка гибридизации. Возможность одновременного посева родительских форм также является большим преимуществом при промышленном семеноводстве гибридов подсолнечника.

Участки размножения оригинальных (breeder) семян обычно размещают в США на небольшой площади, как правило, не более 10–15 акров. Участки площадью 30 акров встречаются редко. Аналогичные подходы используются при семеноводстве гибридного подсолнечника во Франции, где площади семеноводческих посевов в фермерских хозяйствах варьируют от 1 до 10 га. При этом семеноводством занимаются более тысячи фермерских хозяйств из 29 департаментов страны [26].

В исследованиях F. Onemli et al. [72] установлено, что грубые нарушения агротехники при выращивании гибридных семян подсолнечника могут привести к значительному (от 10 до 40 %) снижению урожайности. Обращается также внимание на то, что многие пестициды являются токсичными для пчел, особенно при использовании их во время цветения. Это также является дополнительным фактором риска при семеноводстве гибридов подсолнечника.

Компании-производители семян родительских форм и гибридов тщательно контролируют выполнение всех элементов технологии выращивания и вправе

требовать выполнения каждой операции, предусмотренной в контракте. Инспекции проводят специалисты фирмы-заказчика как минимум 5–6 раз в течение вегетационного периода [26; 70].

Достижение высокого уровня генетической однородности самоопыленных линий и гибридов подсолнечника в процессе первичного и промышленного семеноводства является предпосылкой для успешного внедрения коммерческих гибридов. Генетическая чистота семян как специфическая и одна из основных их потребительских характеристик имеет важнейшее значение для семеноводства [73]. В достижении высоких значений этого показателя большое значение имеет своевременное и качественное проведение сортопрочинок.

По мнению D.L. Smith [17], успешное выполнение этого приема требует наличия квалифицированного персонала и продолжительного времени для проведения полевых работ. Обучение включает в себя изучение особенностей родительских форм и проверку знаний работников по способности различить примесные и фертильные растения.

Удаление примесей (сортопрочистки) необходимо начинать в фазе бутонизации. За время от бутонизации до начала цветения можно удалить большинство нетипичных растений. Цветущие корзинки будут продолжать развиваться и воспроизводить жизнеспособную пыльцу даже после обрывания их со стебля. Этот источник воспроизводства пыльцы должен быть устранен посредством обрывания корзинок и укладки их на поверхность почвы пыльника вниз [17].

В обычных условиях однокорзинчатые формы цветут в среднем 7 дней, а многокорзинчатые – до 3–4 недель. Если дневная температура воздуха достигает 35–38 °C в период цветения, то его продолжительность у однокорзинчатых форм сокращается до четырех дней, а если ниже 22 °C – процесс может удлиниться до двух недель.

Растения ЦМС-аналогов линий остаются восприимчивыми к опылению при отсутствии пыльцы в течение 3–5 дней. Когда цветение началось, фертильные растения на материнской форме должны удаляться ежедневно в утренние часы до начала лета пчел.

Растения подсолнечника отличаются гелиотропизмом, поэтому рядки на участке гибридизации должны быть направлены с севера на юг, иначе возникнут затруднения при проведении сортопрочинок [17].

Для гарантированного опыления участков гибридизации подсолнечника необходимо, чтобы в фазе полного цветения материнской формы цвело как минимум 50 % растений отцовской формы [28]. В этой связи большое внимание уделяется проблеме синхронизации по времени цветения родительских форм на участках гибридизации [74]. Результаты исследований показали, что посев отцовской формы гибрида KBSH-1 в условиях Индии на 8 дней раньше, чем материнской формы, способствовал лучшей синхронизации цветения родительских компонентов скрещивания и получению максимальной урожайности (833 кг/га). В то же время посев отцовской формы на 4 дня раньше материнской приводил к получению урожайности 687 кг/га, а одновременный посев форм давал всего 475 кг/га [74].

В этих же опытах установлено, что внесение высокой дозы азота (90 кг/га) способствовало сокращению периода от всходов до цветения на 2 дня и получению более высокой урожайности (692 кг/га) по сравнению с дозой азота 60 кг/га (635 кг/га). Сочетание же более раннего посева отцовской формы (на 8 дней) с более высокими дозами азота приводило к получению самой высокой урожайности (851 кг/га). Механизм более раннего зацветания подсолнечника под влиянием повышенных доз азота пока не установлен. Однако этим приемом достигается сокращение периода от всходов до цветения не более чем на 2–3 дня [74].

В современном конкурентном и быстро меняющемся семенном бизнесе значительные финансовые ресурсы направляются на идентификацию семян инбредных линий и гибридов [75]. Для достижения максимальной эффективности внедрения гибридов подсолнечника необходимо, чтобы семена соответствовали современным требованиям как по посевным качествам, так и по уровню генетической чистоты.

В Национальной лаборатории по испытанию семян (Нови Сад, Сербия) приняты следующие ограничения: максимальное содержание нетипичных семян не должно превышать 12 штук в одном килограмме, минимальная генетическая чистота для материнских линий 99,5 %, для отцовских линий – 99,8 % и для гибридов первого поколения – 95 % [73]. Только семенной материал с такими показателями качества соответствует требованиям, предъявляемым к допуску на международный рынок [76; 77]. Для получения необходимого уровня генетической чистоты самоопыленных линий подсолнечника учреждениям-оригинаторам приходится нести существенные затраты труда и средств на развертывание первичного и промышленного семеноводства.

Так, например, в звеньях первичного семеноводства размножение фертильных самоопыленных линий (закрепителей стерильности и восстановителей фертильности) первоначально происходит под индивидуальными изоляторами. По каждой линии обычно высевают в питомнике оценки потомств 3000 семян. В течение вегетации растения оценивают по однородности и основным хозяйственно полезным признакам. Перед цветением отбирают для изоляции и изолируют не менее 500 типичных растений. Каждое самоопыленное растение убирают в отдельный пакет [17; 21].

На следующий год закладывают участок размножения с пространственной изоляцией 6,4 км от других посевов подсолнечника. Семена каждой семьи из отдельного пакета высевают отдельным

рядком. Нетипичные семьи выбраковывают до цветения. В каждой оставшейся семье изолируют как минимум по 2 растения для сестринских скрещиваний. Оставшиеся растения на участке размножают при свободном опылении, а полученные семена составляют фонд маточных семян (breeder seeds). При последующем размножении материала пространственная изоляция должна составлять не менее 4,8 км, а разрыв во времени посева (временная изоляция) – не менее 30 дней.

При первичном семеноводстве В-линий и их стерильных аналогов необходимо высеять в питомнике оценки потомств как минимум по 2000 семян В-линии и ее стерильного аналога чередующимися рядками. В период до начала цветения отбирают и изолируют по 1000 пар растений В-линии и ЦМС-аналога. За время цветения проводят опыление под рукавами с периодичностью 1–2 дня как минимум 3–4 раза. Каждую пару растений убирают с соблюдением требований последующей идентификации (линия 1В р1 – линия 1А р1).

На следующий год от каждой пары высевают в питомнике оценки потомств по 20–50 семян. В период до начала цветения проводят выделение типичных пар растений и накрывают рукавами по 10–15 пар. Особое внимание обращают на выбраковку семей, выщепляющих фертильные растения в рядках ЦМС-аналога. Полученные маточные семена В-линии и ее стерильного аналога (А-линии) используют для размножения при свободном цветении.

При этом пространственная изоляция при размножении ЦМС-аналога должна составлять не менее 8 км, а если фертильная линия размножается на отдельном участке в отсутствие ЦМС-аналога – 4,8 км [17; 21]. Нормы временной изоляции при этом остаются прежними (30 дней).

В связи с проблемой сохранения генетической чистоты самоопыленных линий в звеньях первичного семеноводства при выращивании оригинальных семян в ус-

ловиях свободного опыления болгарскими специалистами в 1981–1985 гг. был разработан оригинальный метод репродуцирования в групповых сетчатых изоляторах [80]. Проведенная оценка эффективности данного приема показала, что, несмотря на большие затраты материально-технических средств, он способствует получению семенного материала с генетической чистотой 99,5–100,0 %. Это позволило развернуть широкомасштабное промышленное семеноводство болгарского гибрида Албена и внедрить его во Франции на 40 % посевных площадей под подсолнечником.

В последующем такое техническое решение проблемы первичного семеноводства стало широко использоваться повсеместно в мире, в том числе и в Российской Федерации [21; 81; 82].

При использовании индивидуальных изоляторов для размножения самоопыленных линий важное значение придается особенностям материала для их изготовления. Проведенные Kalton [83] опыты показали, что изоляторы, изготовленные из крафт-бумаги и всех других типов бумажных изоляторов, обеспечивают минимальную завязываемость семян при самоопылении по сравнению с другими типами изоляторов. В то же время растения, накрытые марлевыми изоляторами с плотностью нитей 16 см², показали максимальную завязываемость семян, однако при этом наблюдалось проникновение под них чужеродной пыльцы. Изоляторы с плотностью нитей от 34 до 50 см² оказались наиболее предпочтительными с точки зрения завязываемости семян и в то же время исключали проникновение чужеродной пыльцы [83; 84].

В России в селекции сортов подсолнечника для сбора пыльцы использовались бумажные изоляторы, а для изоляции материнских форм – марлевые изоляторы с плотностью нитей 20 см² и размером 40 × 45 см [85]. С развитием гетерозисной селекции потребовалось уточнение как параметров индивидуаль-

ных изоляторов, так и способности их в обеспечении максимальной завязываемости семян при сохранении генетической чистоты [86; 87]. Появление новых материалов, таких как спанбонд и агротекс для изготовления индивидуальных изоляторов, а также сетчатых тканей на основе полиамидных и полиэфирных мономеров для изготовления пологов групповых сетчатых изоляторов, значительно повысило эффективность работы в звеньях первичного семеноводства [33; 81]. Необходимой предпосылкой при получении высококачественного семенного материала является разработка и внедрение эффективной системы контроля за уровнем генетической чистоты самоопыленных линий и гибридов. Эта специфическая характеристика семян до начала развития гетерозисной селекции не использовалась и не могла быть использована в практической работе в звеньях первичного и промышленного семеноводства сортов-популяций ввиду их большой гетерогенности. Однако на новом этапе селекционно-семеноводческой работы с подсолнечником вопросы сертификации и повышения качества семян приобрели особо важное значение.

Первоначально система контроля генетической чистоты основывалась на методе грунтконтроля с использованием морфологических маркеров [17; 88]. Этот метод является затратным по времени и средствам, а также зависит от условий внешней среды [75]. Для правильной оценки уровня генетической чистоты грунтконтроль должен включать от 1000 до 2000 растений одного образца, а в случае его недостаточной выравненности объем выборки увеличивают до 3000 растений [17]. Дополнительные трудности связаны с необходимостью проведения грунтконтроля до начала реализации семян, вследствие чего в странах северного полушария он приходится на осенне-зимний период. В этих условиях приходится, как правило, арендовать участок земли в странах южного полушария или

проводить его в условиях искусственного климата. Так, например, в США грунт-контроль выполнялся в Мексике, Пуэрто-Рико, Южной Африке, на Гавайских островах, а иногда и во Флориде [17].

В процессе изучения метода полевого грунтконтроля была установлена небольшая его точность, поскольку морфологические признаки определяются не только генетическими особенностями, но и взаимодействием генотипа и условий внешней среды [89]. Кроме того, генетический контроль большинства морфологических признаков пока неизвестен, а увеличивающееся число генетически сходных сортообразцов затрудняет точную их идентификацию.

Для устранения недостатков метода полевого грунтконтроля на многих культурах, в том числе и на подсолнечнике, используется анализ биохимических маркеров. Биохимические маркеры, такие как изоферменты или спектр белка, в наименьшей степени подвержены влиянию условий внешней среды, однако демонстрируют ограниченный полиморфизм и вследствие этого часто не позволяют установить различия между близкородственными линиями [88]. Воспроизводимость и достоверность результатов такой оценки до сих пор является дискуссионным вопросом.

ДНК-маркеры лишены большинства ограничений, присущих морфологическим и биохимическим маркерам. Впервые перспективность использования ДНК-маркеров для идентификации была продемонстрирована Dallas [90] на рисе. На подсолнечнике использование SSR-системы маркеров было предложено для идентификации инбредных линий Solodenko et al. [91] и Antonova et al. [92]. Главное преимущество этого метода заключается в быстроте и точности проведения анализа. Нормативное время оценки при этом сокращается до 8 дней. Освоение этого метода анализа генетической чистоты является необходимым условием работы учреждений-оригина-

торов, которые собираются оставаться конкурентоспособными в семенном бизнесе [75].

Таким образом, идентификация семенного материала и определение его генетической чистоты являются важной составляющей современного эффективного семеноводства.

Анализ изоферментов может быть особенно эффективным в решении таких проблем, как несанкционированное смешивание семян гибридов или линий, неконтролируемое переопыление, ошибки репродуцирования и т.д. [93; 94]. Электрофорез запасных белков (гелиантинин) подсолнечника также показывает обнадеживающие результаты при определении генетической чистоты линий и гибридов [95; 96]. Молекулярные маркеры оказываются эффективными при изучении морфологических отличий, устойчивости к патогенам, классификации растений, определении генетических различий, а также для патентования и защиты селекционных достижений [97].

Проблема использования этих методов оценки генетической чистоты состоит лишь в том, чтобы их стандартизировать [73].

Проведенный нами обзор элементов методики, нормативных актов и технических приемов, необходимых для получения высококачественных семян гибридов подсолнечника и их родительских форм показывает всю сложность и разнонаправленность происходящих при этом процессов. Это свидетельствует о том, что производство семенного материала представляет собой наукоемкую отрасль производства, требующую больших интеллектуальных, физических и финансовых затрат. Правда, и рентабельность отрасли в случае успеха может быть очень высокой, чем и объясняется ее привлекательность для высокотехнологичного бизнеса.

Список литературы

1. *Scoric D.* Sunflower breeding // Sunflower genetics and breeding. – Serbian Academy of Science and Arts. Branch in Novi Sad, 2012. – P. 165–354.

2. Пустовойт В.С. Масличный подсолнечник // Краткий очерк основных моментов рациональной культуры, особенностей биологии и результатов селекции. – М.: Государственное техническое издательство, 1928. – 37 с.
3. Пустовойт В.С. Селекция подсолнечника // Подсолнечник. – Краснодар, 1940. – С. 7–43.
4. Морозов В.К. Методы селекции подсолнечника // Селекция подсолнечника в СССР. – М.: Пищепромиздат, 1947. – С. 167–245.
5. Морозов В.К. Агробиологические основы возделывания подсолнечника на Юго-Востоке СССР. – Саратов, 1953. – С. 10–15.
6. Морозов В.К. Результаты работы по масличным культурам // Научные труды НИИСХ Юго-Востока. – 1968. – Вып. 24. – С. 110–121.
7. Морозов В.К. Селекция подсолнечника // Научные труды НИИСХ Юго-Востока. – 1970. – Вып. 27. – С. 207–213.
8. Пустовойт В.С. Селекция и семеноводство подсолнечника // Агробиология. – 1956. – № 1. – С. 9–17.
9. Пустовойт В.С. Итоги работ по селекции и семеноводству подсолнечника за 1912–1961 годы // Генетика – сельскому хозяйству. – М., 1963. – С. 372–386.
10. Пустовойт В.С. Селекция и семеноводство подсолнечника // Успехи советской селекции. – М.: Знание, 1967. – С. 15–33.
11. Пустовойт В.С. Руководство по селекции и семеноводству масличных культур. – М.: Колос, 1967. – 351 с.
12. Пустовойт В.С. Избранные труды. – М.: Колос, 1966. – 367 с.
13. Пустовойт В.С. Селекция и семеноводство подсолнечника // Подсолнечник. – М.: Колос, 1975. – С. 136–277.
14. Пустовойт В.С. Селекция и семеноводство подсолнечника // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1971. – № 3. – С. 55–61.
15. Leclercq P. Cytoplasmic male sterility in sunflower // Proc. of 3-th Intern. Sunfl. Conf. – USA, Crookston, August 13–15, 1968. – P. 40–45.
16. Kinman M.L. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs // Proc. of 4-th Intern. Sunfl. Conf., USA, Memphis, June 19–21, 1970. – P. 181–183.
17. Smith D.L. Planting seed production // Sunflower science and technology / Carter J.F. (Ed.). – USA, Madison, 1978. – P. 371–384.
18. Vranceanu A.V., Stoenescu F.M., Caramanqiu P. Maintenance of the biological and genetic value of inbred lines in sunflower hybrid seed production // Proc. of 6-th Intern. Sunfl. Conf., Bucharest Romania, July 22–24, 1974. – P. 427–434.
19. Пустовойт В.С. Подсолнечник и его возделывание на Кубани. – Краснодар: Севкавказ-Севкавказжирмасло, 1926. – 28 с.
20. Petrov P. Use of the heterosis in sunflower in Bulgaria // Proc. of 13th Intern. Sunfl. Conf. Pisa. – Italy, September 7–11, 1992. – V. 2. – P. 1216–1226.
21. Fernandez-Martinez J.M., Perez-Vich B., Velasco L. Sunflower // Oil crops. Handbook of plant breeding / Vollmann J., Rajcan J. (Eds.). – Springer, London, New York, 2009. – P. 155–232.
22. Гуторов В.В. Обнадеживающие результаты // Масличные культуры. – 1984. – № 6. – С. 6–8.
23. Минкевич И.А., Борковский В.Е. Масличные культуры. Методика апробации масличных культур // Масличные культуры. – М.: Сельхозгиз, 1952. – С. 485–500.
24. Бурлов В.В., Либенко Н.А. Определение оптимальной нормы изоляции от других посевов подсолнечника при семеноводстве гибридов // Науч.-тех. бюл. ВСГИ. – Одесса, 1982. – Вып. 1 (43). – С. 18–23.
25. Стоянова И., Петров П. Проучвания върху продуктивността и размножаването на родителските линии при хибридни слънчоглед // Растениевъдни науки. – 1982. – V. 19. – № 3. – P. 46–52.
26. Нечипоренко В.Н. Семеноводство гибридов подсолнечника во Франции // Масличные культуры. – 1986. – № 6. – С. 35–36.
27. Lilleboe D. California's Sacramento Valley. Hub of Hybrid Sunflower Seed Production // The Sunflower. – 2000. – V. 26. – No 2. – P. 16–17.
28. Peterson B.K. The California seed certification program // Proc. of 20-th Sunflower research workshop. – Fargo, USA, January 15–16, 1998. – P. 31–35.
29. Плотников А.И. Биология цветения подсолнечника // Подсолнечник. – Краснодар, 1940. – С. 44–87.
30. Robinson R.G. Production and Culture // Sunflower Science and Technology / Carter J.F. (Ed.). – Madison, USA, 1978. – P. 89–132.
31. Robinson R.G. Artifact autogamy in sunflower // Proc. sunflower forum and research workshop. – USA, January 27–28, 1981. – P. 23–25.
32. Jain K.K., Vaish D.P., Gupta H.K., Mathur S.S. Studies on hollow seedness in sunflower // Proc. of 8-th Intern. Sunfl. Conf. – USA, Minneapolis, July 23–27, 1978. – P. 138–147.
33. Fick G.N. Breeding and Genetics // Sunflower Science and Technology / Carter J.F. (Ed.). – USA, Madison, 1978. – P. 279–338.
34. Hernandez L.F. Visit path pattern of the honeybee (*Apis mellifera* L.) on the sunflower capitulum-correspondence with the location of seedless and incompletely developed fruits // Helia. – 2008. – V. 31. – No 48. – P. 1–16.
35. Alba V. Pollen flow in sunflower // Helia. – 2009. – V. 32. – No 51. – P. 11–18.
36. Arias D.M., Rieseberg L.H. Gene flow between cultivated and wild sunflower // Theoretical and Applied Genetics. – 1994. – No 89. – P. 655–660.
37. Whitton J., Wolf D.E., Arias D.M., Snow A.A., Rieseberg L.H. The persistence of cultivar alleles in wild populations of sunflowers five generations after hybridization // Theoretical and Applied Genetics. – 1997. – No 95. – P. 33–40.
38. Giddings G.D., Sackville Hamilton N.R., Hayward M.D. The influence of wind direction on pollen dispersal // Theoretical and Applied Genetics. – 1997. – No 94. – P. 1007–1014.
39. Onofri A., Rosellini D., Tei F., Veronesi F. Le piante geneticamente modificate nell'agricoltura Umbra // Coesistenza tra colture geneticamente modificate, convenzionali e biologiche nel contesto dell'agricoltura Umbra. – Cornicchia Grafiche. – Perugia, Italy. – 2006. – P. 1–24.
40. Делод А., Ролье М. Опыление и способы производства гибридных семян подсолнечника // Мат-лы 7-й Международной конференции по подсолнечнику. – Краснодар, 27 июня – 3 июля 1976 г. – М.: Колос, 1978. – С. 216–218.
41. Бурмистров А.Н. Пчелы и урожай сельскохозяйственных культур // Пчеловодство. – 1990. – № 4. – С. 2–5.
42. Карасек И.Е. На участках гибридизации подсолнечника // Пчеловодство. – 1987. – № 10. – С. 14–15.
43. Jancic V., Pap J. Dependence of yield of sunflower hybrid seed on environmental factors and insects // Proc. of 9-th Intern. Sunfl. Conf. – Spain, Torremolinos, June 8–13, 1980. – V. 2. – P. 309–318.
44. Birch E.B., Sandt V.D., Herrmann J.M., Johannsmeier M.J. Bee pollination of sunflower // Proc. of 11-th Intern. Sunfl. Conf. – Argentina, Mar Del Plata, March 10–13, 1985. – P. 255–260.
45. Georgiev G., Encheva V., Nenova N., Encheva Y., Valkova D., Peevska P., Penchev E. Production potential of new sunflower hybrids developed at Dobrudzha agricultural institute – General Toshevo // Proc. of 19-th Intern. Sunfl. Conf. – Edirne, Turkey, May 29 – June 3, 2016. – P. 441–453.
46. Аветисян Г.А. Опыление сельскохозяйственных культур пчелами // Пчеловодство. – М.: Колос, 1965. – С. 209–248.
47. Глухов М.М. Медоносные растения. – М.: Государственное издательство сельскохозяйственной литературы, 1955. – 512 с.
48. Radford B.J., Rhodes J.W., Nielson R.H. Population of honey-bees pollinating sunflower crops on the Central Darling Queensland // Australia Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry. – 1978. – No 19. – P. 716–718.
49. George D.L., Shein S.F. Effect of pollination and compatibility on seed set // The Sunflower. – May/June, 1980. – P. 12.
50. Free J.B. The behaviour of honeybees on sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Journal of Applied Ecology. – 1964. – No 1. – P. 19–27.
51. Langridge D.F., Goodman R.D. A study on pollination of sunflowers (*Helianthus annuus* L.) // Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry. – 1974. – No 14. – P. 201–204.
52. Furgala B., Sugden M.A. Pollination efficiency of honey bees foraging in hybrid sunflower seed production fields // Proc. sunflower forum and research workshop. – USA, January 27–28, 1981. – P. 21.
53. Furgala B., Mussen E.C., Noetzel D.M., Robinson R.G. Observations on nectar secretion in sunflowers // Proc. Sunflower Forum. – USA, Fargo, 1976. – No 1. – P. 11–13.
54. Scoric D., Seiler G. J., Liu Z., Jan C.C., Miller J.F., Charlet L.D. Bee-pollination // Sunflower Genetics and Breeding

(International Monograph). – Serbian Academy of Science and Arts, 2012. – P. 58–65.

55. Gallez L., Andrada A., Valle A., Padoni P., Hernandez L. Flora competitiva en la polinización de girasol para producción de semilla híbrida, por *Apis mellifera* L., en el sur de la pcia // Proc. of 11-th Intern. Sunfl. Conf. – Argentina, Mar del Plata, March 10–13. – 1985. – P. 265–267.

56. Lehman W.F., Robinson F.E., Knowles P.F., Flock R.A. Sunflowers in the valley areas of southern California // California Agriculture. – 1973. – No 27. – P. 12–14.

57. Rangarajan A.V., Mahadevan N.R., Iyemperumal S. Note on time of visit of pollinating honey bees to sunflower // India Journal Agriculture Science. – 1974. – No 27. – P. 12–14.

58. Burmistrov A.N. The melliferous value of some sunflower varieties // Proc. of 20-th Intern. Apic. Cong. – Bucharest, 1965. – P. 320–323.

59. Balana I., Vranceanu A.V., Craiciu S.D. Melliferous value of sunflower hybrids (*Helianthus annuus* L.) in Romania // Proc. of 13-th Intern. Sunfl. Conf. – Pisa, Italy, September 7–11, 1992. – Vol. 1. – P. 52–56.

60. Miklic V.A., Sakac Z.O., Dusanic N.Z., Atlagic J.D., Jorsimovic J.P., Vasic D.M. Effects of genotype, growing conditions and several parameters of sunflower attractiveness for bee visitation // Proc. of 16-th Intern. Sunfl. Conf. – USA, Fargo, August 29 – September 2, 2004. – P. 871–876.

61. Montilla F., Gomez-Arnau J., Duhigg P. Bee-attractiveness and self-compatibility of some inbred lines and their hybrids // Proc. of 12-th Intern. Sunfl. Conf. – Novi Sad, Yugoslavia, July 25–29, 1988. – V. 1. – P. 423–428.

62. Матиенко А.Ф. Об отборе биотипов подсолнечника, привлекательных для пчел // Селекция и семеноводство. – 1992. – № 2–3. – С. 14–16.

63. Shein S.E., Sargent S.J., Miko J. An evaluation of differential attractiveness of sunflower genotypes to honey bees // Proc. of 9-th Intern. Sunfl. Conf. – Spain, Torremolinos, June 8–13, 1980. – V. 1. – P. 216–220.

64. Димча Г.Г. Нектаропродуктивность гибридов подсолнечника // Пчеловодство. – 1987. – № 4. – С. 8–9.

65. Sammatore D., Garment M.B., Erickson E.H. Anatomical features of the sunflower floret // Helia. – 1985. – No 8. – P. 25–31.

66. Vaish D.P., Agrawal S.C., Joshi M.J. Frequency of insect visitors for pollen foraging on sunflower in relation to daily temperature and humidity // Proc. of 8-th Intern. Sunfl. Conf. – USA, Minneapolis, July 23–27, 1978. – P. 148–157.

67. Семихненко П.Г., Ключников А.И., Токарева Т.М., Ягодокина В.П., Путерская А.М. Культура подсолнечника. – М.: Сельхозгиз, 1960. – 275 с.

68. Furgala B. The effect of honey bee (*Apis mellifera* L.) on the seed set, yield and hybridization of the cultivated sunflower *Helianthus annuus* L. // Manitoba Entomol. Soc. – 1954. – No 10. – P. 28–29.

69. Mc Gregor S.E. Insect pollination of cultivated crop plants // USDA Agric. Handb. – No 496. – P. 1–411.

70. Lilleboe D. Laying the foundation // The Sunflower. – 2000. – V. 26. – No 2. – P. 18–19.

71. Lilleboe D. Breaking even at \$ 600 on acre // The Sunflower. – 2000. – V. 26. – No 2. – P. 20.

72. Onemli F., Tetik U. The effects of applied herbicides on yield and oil quality components of two oleic and two linoleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids // Proc. of 19-th Intern. Sunfl. Conf. – Edirne, Turkey, 29 May – 2 June, 2016. – P. 712–723.

73. Nikolic Z., Vujakovic M., Jevtic A. Genetic purity of sunflower hybrids determined on the basis of isozymes and seed storage proteins // Helia. – 2008. – V. 31. – No 48. – P. 47–54.

74. Somasekhara K., Gowda K.T., Kalappa V.P., Seenappa K. Studies on agronomic manipulations for improving the seed yield and quality of KBSH-1 sunflower hybrid seed production // Proc. of 15-th Intern. Sunfl. Conf. – Toulouse, France, June 12–15, 2000. – P. 67–72.

75. Schultz Q. Isozyme electrophoresis purity tests for sunflower // Proc. of 20-th Sunflower research workshop. – Fargo, USA, January 15–16, 1998. – P. 125–127.

76. OECD. Seed Schemes «2006» // OECD Schemes for the varietal certification or the control of seed moving in international trade. – Paris, 2006.

77. CCIA. Certification standards [Электронный ресурс]. – California crop improvement association. – 2005. – Режим доступа: <http://ccia.ucdavis.edu>.

78. Drane D., Macpherson R., White K. Pollination studies in hybrid sunflower seed production // Proc. of 10-th Intern. Sunfl. Conf. – Australia, Surfers Paradise, March 14–16, 1982. – P. 95–100.

79. Delaude A., Rollier M. Information Techniques // Cetiom. – 1977. – No 56. – P. 15–24.

80. Писков А. Върху методике за производство на хибридни семена от слънчоглед // Селскогосп. Наука. – 1987. – V. 25. – № 1. – С. 39–41.

81. Гриднев А.К., Шафоростов В.Д., Тюрин А.А., Макаров С.С. Использование и особенности устройства изоляторов, применяемых в селекции и семеноводстве гибридного подсолнечника // Масличные культуры. – Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2008. – Вып. 2 (139). – С. 25–27.

82. Бочковой А.Д., Ветер В.И., Камардин В.А., Пивненко О.В. Эффективность групповых сетчатых изоляторов при репродукции самоопыленных линий подсолнечника // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2011. – Вып. 1 (146–147). – С. 37–40.

83. Kalton R.R. Efficiency of various bagging materials for effecting self-fertilization of sunflower // Agron. J. – 1951. – No 43. – P. 328–331.

84. Putt E.D. Investigation of breeding technique for the sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Sci. Agric. – 1941. – No 23. – P. 377–383.

85. Гундаев А.И. Основные принципы селекции подсолнечника // Генетические основы селекции растений. – М.: Наука, 1971. – С. 417–465.

86. Бочковой А.Д., Камардин В.А., Пивненко О.В. Эффективность различных типов изоляторов при репродукции самоопыленных линий подсолнечника в звеньях первичного семеноводства // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2010. – Вып. 1 (142–143). – С. 34–38.

87. Гриднев А.К., Шаповалова Л.Г. Использование разных способов изоляции и опыления в семеноводстве константных самоопыленных линий подсолнечника // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2009. – Вып. 1 (140). – С. 15–18.

88. Pallavi H.M., Gowda R., Shadakshari Y.G., Bhanuprakash K., Vishwanath K. Identification of SSR markers for hybridity and seed genetic purity testing in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Helia. – 2011. – V. 34. – No 54. – P. 59–66.

89. Chikkadevaiah, Nandini R. Isozymes as markers for differentiating sunflower genotypes // Helia. – 2003. – V. 26. – No 39. – P. 51–58.

90. Dallas J.F. Detection of DNA «fingerprints» of cultivated rice by hybridization with a human minisatellite probe // Proc. Nad. Acad. Sci. – 1998. – No 85. – P. 6831–6835.

91. Солоденко А.Е., Саналатий А.В., Сиволоп Ю.М. Идентификация генотипов подсолнечника посредством микросателлитных маркеров // Цитология и генетика. – 2003. – V. 38. – № 2. – С. 84–90.

92. Antonova T.S., Guchetl S.Z., Tchelusnikova T.A., Ramasanova S.A. Development of marker system for identification and certification of sunflower lines and hybrids on the basis of SSR-analysis // Helia. – 2006. – V. 29. – No 45. – P. 63–72.

93. Geric I., Zlokolic M., Geric C. Application of isoenzymes in control of genetic purity of seed of agricultural plants // Agricultural News. – 1989. – No 3–4. – P. 555–564.

94. Zlokolic M., Nolic Z., Turkav S., Milosevic M., Graovac M., Skoric D. Isozymic variability of self-pollinated sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines // Helia. – 1996. – No 19. – P. 113–120.

95. Aksyonov I.V. Use of albumin markers for defining genetic purity of sunflower parent lines and hybrids // Helia. – 2005. – V. 28. – No 43. – P. 43–48.

96. Aksyonov I.V. Protein markers specificity of sunflower inbred lines // Helia. – 2005. – V. 28. – No 43. – P. 49–54.

97. Lombart V., Baril C.P., Dubreuil P., Blouet F., Zhang D. Genetic relationships and fingerprinting of rapeseed cultivars by AFLP: Consequences for varietal registration // Crop. Sci. – 2000. – No 40. – P. 1417–1425.

References

1. Scoric D. Sunflower breeding // Sunflower genetics and breeding. – Serbian Academy of Science and Arts. Branch in Novi Sad, 2012. – P. 165–354.

2. Pustovoyt V.S. Maslichnyy podsolnechnik // Kratkiy ocherk osnovnykh momentov ratsional'noy kul'tury, osobennostey biologii i rezul'tatov selektsii. – M.: Gosudarstvennoye tekhnicheskoye izdatel'stvo, 1928. – 37 s.

3. Pustovoyt V.S. Seleksiya podsolnechnika // *Podsolnechnik*. – Krasnodar, 1940. – S. 7–43.
4. Morozov V.K. Metody seleksii podsolnechnika // *Seleksiya podsolnechnika v SSSR*. – M.: Pishchepromizdat, 1947. – S. 167–245.
5. Morozov V.K. Agrobiologicheskiye osnovy vozdel'yvaniya podsolnechnika na YUgo-Vostoke SSSR. – Saratov, 1953. – S. 10–15.
6. Morozov V.K. Rezul'taty raboty po maslichnym kul'turam // *Nauchnyye trudy NIISKH YUgo-Vostoka*. – 1968. – Vyp. 24. – S. 110–121.
7. Morozov V.K. Seleksiya podsolnechnika // *Nauchnyye trudy NIISKH YUgo-Vostoka*. – 1970. – Vyp. 27. – S. 207–213.
8. Pustovoyt V.S. Seleksiya i semenovodstvo podsolnechnika // *Agrobiologiya*. – 1956. – № 1. – S. 9–17.
9. Pustovoyt V.S. Itogi rabot po seleksii i semenovodstvu podsolnechnika za 1912–1961 gody // *Genetika – sel'skomu khozyaystvu*. – M., 1963. – S. 372–386.
10. Pustovoyt V.S. Seleksiya i semenovodstvo podsolnechnika // *Uspekhi sovetskoy seleksii*. – M.: Znaniye, 1967. – S. 15–33.
11. Pustovoyt V.S. Rukovodstvo po seleksii i semenovodstvu maslichnykh kul'tur. – M.: Kolos, 1967. – 351 s.
12. Pustovoyt V.S. Izbrannyye trudy. – M.: Kolos, 1966. – 367 s.
13. Pustovoyt V.S. Seleksiya i semenovodstvo podsolnechnika // *Podsolnechnik*. – M.: Kolos, 1975. – S. 136–277.
14. Pustovoyt V.S. Seleksiya i semenovodstvo podsolnechnika // *Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki*. – 1971. – № 3. – S. 55–61.
15. Leclercq P. Cytoplasmic male sterility in sunflower // *Proc. of 3-th Intern. Sunfl. Conf.* – USA, Crookston, August 13–15, 1968. – P. 40–45.
16. Kinman M.L. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs // *Proc. of 4-th Intern. Sunfl. Conf.*, USA, Memphis, June 19–21, 1970. – P. 181–183.
17. Smith D.L. Planting seed production // *Sunflower science and technology* / Carter J.F. (Ed.). – USA, Madison, 1978. – P. 371–384.
18. Vranceanu A.V., Stoenescu F.M., Caramanqiu P. Maintenance of the biological and genetic value of inbred lines in sunflower hybrid seed production // *Proc. of 6-th Intern. Sunfl. Conf.*, Bucharest Romania, July 22–24, 1974. – P. 427–434.
19. Pustovoyt V.S. *Podsolnechnik i ego vozdel'yvaniye na Kubani*. – Krasnodar: Sevkaevniga-Sevkaevzhirmaslo, 1926. – 28 s.
20. Petrov P. Use of the heterosis in sunflower in Bulgaria // *Proc. of 13th Intern. Sunfl. Conf. Pisa*. – Italy, September 7–11, 1992. – V. 2. – P. 1216–1226.
21. Fernandez-Martinez J.M., Perez-Vich B., Velasco L. Sunflower // *Oil crops. Handbook of plant breeding* / Vollmann J., Rajcan J. (Eds.). – Springer, London, New York, 2009. – P. 155–232.
22. Gutorov V.V. *Obnadezhivayushchiye rezul'taty // Maslichnyye kul'tury*. – 1984. – № 6. – S. 6–8.
23. Minkevich I.A., Borkovskiy V.E. *Maslichnyye kul'tury. Metodika aprobatsii maslichnykh kul'tur // Maslichnyye kul'tury*. – M.: Sel'khozgiz, 1952. – S. 485–500.
24. Burlov V.V., Libenko N.A. Opredeleniye optimal'noy normy izolyatsii ot drugikh posevov podsolnechnika pri semenovodstve gibridov // *Nauch.-tekhn. byul. VSGI*. – Odessa, 1982. – Vyp. 1 (43). – S. 18–23.
25. Stoyanova I., Petrov P. Prouchvaniya v'rkhnu produktivnostta i razmnzhavaneto na roditelskite linii pri khibridniya sl'nchogled // *Rasteniyev'dni nauki*. – 1982. – V. 19. – № 3. – P. 46–52.
26. Nechiporenko V.N. Semenovodstvo gibridov podsolnechnika vo Frantsii // *Maslichnyye kul'tury*. – 1986. – № 6. – S. 35–36.
27. Lilleboe D. California, Sacramento Valley. Hub of Hybrid Sunflower Seed Production // *The Sunflower*. – 2000. – V. 26. – No 2. – P. 16–17.
28. Peterson B.K. The California seed certification program // *Proc. of 20-th Sunflower research workshop*. – Fargo, USA, January 15–16, 1998. – P. 31–35.
29. Plotnikov A.I. *Biologiya tsveteniya podsolnechnika // Podsolnechnik*. – Krasnodar, 1940. – S. 44–87.
30. Robinson R.G. Production and Culture // *Sunflower Science and Technology* / Carter J.F. (Ed.). – Madison, USA, 1978. – P. 89–132.
31. Robinson R.G. Artifact autogamy in sunflower // *Proc. sunflower forum and research workshop*. – USA, January 27–28, 1981. – P. 23–25.
32. Jain K.K., Vaish D.P., Gupta H.K., Mathur S.S. Studies on hollow seedness in sunflower // *Proc. of 8-th Intern. Sunfl. Conf.* – USA, Minneapolis, July 23–27, 1978. – P. 138–147.
33. Fick G.N. Breeding and Genetics // *Sunflower Science and Technology* / Carter J.F. (Ed.). – USA, Madison, 1978. – P. 279–338.
34. Hernandez L.F. Visit path pattern of the honeybee (*Apis mellifera* L.) on the sunflower capitulum-correspondence with the location of seedless and incompletely developed fruits // *Helia*. – 2008. – V. 31. – No 48. – P. 1–16.
35. Alba V. Pollen flow in sunflower // *Helia*. – 2009. – V. 32. – No 51. – P. 11–18.
36. Arias D.M., Rieseberg L.H. Gene flow between cultivated and wild sunflower // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1994. – No 89. – P. 655–660.
37. Whittom J., Wolf D.E., Arias D.M., Snow A.A., Rieseberg L.H. The persistence of cultivar alleles in wild populations of sunflowers five generations after hybridization // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1997. – No 95. – P. 33–40.
38. Giddings G.D., Sackville Hamilton N.R., Hayward M.D. The influence of wind direction on pollen dispersal // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1997. – No 94. – P. 1007–1014.
39. Onofri A., Rosellini D., Tei F., Veronesi F. Le piante geneticamente modificate nell'agricoltura Umbra // *Coesistenza tra colture geneticamente modificate, convenzionali e biologiche nel contesto dell'agricoltura Umbra*. – Cornicchia Grafiche. – Perugia, Italy. – 2006. – P. 1–24.
40. Delod A., Rol'ye M. Opyleniye i sposoby proizvodstva gibridnykh semyan podsolnechnika // *Mat-ly 7-y Mezhdunarodnoy konferentsii po podsolnechniku*. – Krasnodar, 27 iyunya – 3 iyulya 1976 g. – M.: Kolos, 1978. – S. 216–218.
41. Burmistrov A.N. Pchely i urozhay sel'skokhozyaystvennykh kul'tur // *Pchelovodstvo*. – 1990. – № 4. – S. 2–5.
42. Karasek I.E. Na uchastkakh gibridizatsii podsolnechnika // *Pchelovodstvo*. – 1987. – № 10. – S. 14–15.
43. Jancic V., Pap J. Dependence of yield of sunflower hybrid seed on environmental factors and insects // *Proc. of 9-th Intern. Sunfl. Conf.* – Spain, Torremolinos, June 8–13, 1980. – V. 2. – P. 309–318.
44. Birch E.B., Sandt V.D., Herrmann J.M., Johannsmeier M.J. Bee pollination of sunflower // *Proc. of 11-th Intern. Sunfl. Conf.* – Argentina, Mar Del Plata, March 10–13, 1985. – P. 255–260.
45. Georgiev G., Encheva V., Nenova N., Encheva Y., Valkova D., Peevska P., Penchev E. Production potential of new sunflower hybrids developed at Dobrudzha agricultural institute – General Toshevo // *Proc. of 19-th Intern. Sunfl. Conf.* – Edirne, Turkey, May 29 – June 3, 2016. – P. 441–453.
46. Avetisyan G.A. Opyleniye sel'skokhozyaystvennykh kul'tur pchelami // *Pchelovodstvo*. – M.: Kolos, 1965. – S. 209–248.
47. Glukhov M.M. Medonosnyye rasteniya. – M.: Gosudarstvennoye izdatel'stvo sel'skokhozyaystvennoy literatury, 1955. – 512 s.
48. Radford B.J., Rhodes J.W., Nielson R.H. Population of honey-bees pollinating sunflower crops on the Central Darling Queensland // *Australia Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*. – 1978. – No 19. – P. 716–718.
49. George D.L., Shein S.F. Effect of pollination and compatibility on seed set // *The Sunflower*. – May/June, 1980. – P. 12.
50. Free J.B. The behaviour of honeybees on sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Journal of Applied Ecology*. – 1964. – No 1. – P. 19–27.
51. Langridge D.F., Goodman R.D. A study on pollination of sunflowers (*Helianthus annuus* L.) // *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*. – 1974. – No 14. – P. 201–204.
52. Furgala B., Sugden M.A. Pollination efficiency of honey bees foraging in hybrid sunflower seed production fields // *Proc. sunflower forum and research workshop*. – USA, January 27–28, 1981. – P. 21.
53. Furgala B., Mussen E.C., Noetzel D.M., Robinson R.G. Observations on nectar secretion in sunflowers // *Proc. Sunflower Forum*. – USA, Fargo, 1976. – No 1. – P. 11–13.
54. Scoric D., Seiler G. J., Liu Z., Jan C.C., Miller J.F., Charlet L.D. Bee-pollination // *Sunflower Genetics and Breeding (International Monograph)*. – Serbian Academy of Science and Arts, 2012. – P. 58–65.

55. Gallez L., Andrada A., Valle A., Padoni P., Hernandez L. Flora competidora en la polinizacion de girasol para produccion de semilla hibrida, por *Apis mellifera* L., en el sur de la pcia // Proc. of 11-th Intern. Sunfl. Conf. – Argentina, Mar del Plata, March 10–13. – 1985. – P. 265–267.
56. Lehman W.F., Robinson F.E., Knowles P.F., Flock R.A. Sunflowers in the valley areas of southern California // California Agriculture. – 1973. – No 27. – P. 12–14.
57. Rangarajan A.V., Mahadevan N.R., Iyemperumal S. Note on time of visit of pollinating honey bees to sunflower // India Journal Agriculture Science. – 1974. – No 27. – P. 12–14.
58. Burmistrov A.N. The melliferous value of some sunflower varieties // Proc. of 20-th Intern. Apic. Cong. – Bucharest, 1965. – P. 320–323.
59. Balana I., Vranceanu A.V., Craiciu S.D. Melliferous value of sunflower hybrids (*Helianthus annuus* L.) in Romania // Proc. of 13-th Intern. Sunfl. Conf. – Pisa, Italy, September 7–11, 1992. – Vol. 1. – P. 52–56.
60. Miklic V.A., Sakac Z.O., Dusanic N.Z., Atlagic J.D., Jorsimovic J.P., Vasic D.M. Effects of genotype, growing conditions and several parameters of sunflower attractiveness for bee visitation // Proc. of 16-th Intern. Sunfl. Conf. – USA, Fargo, August 29 – September 2, 2004. – P. 871–876.
61. Montilla F., Gomez-Arnau J., Duhigg P. Bee-attractiveness and self-compatibility of some inbred lines and their hybrids // Proc. of 12-th Intern. Sunfl. Conf. – Novi Sad, Yugoslavia, July 25–29, 1988. – V. 1. – P. 423–428.
62. Matiyenko A.F. Ob otbore biotipov podsolnechnika, privlekatel'nykh dlya pchel // Seleksiya i semenovodstvo. – 1992. – № 2–3. – S. 14–16.
63. Shein S.E., Sargent S.J., Miko J. An evaluation of differential attractiveness of sunflower genotypes to honey bees // Proc. of 9-th Intern. Sunfl. Conf. – Spain, Torremolinos, June 8–13, 1980. – V. 1. – P. 216–220.
64. Dimchya G.G. Nektaroproduktivnost' gibridov podsolnechnika // Pchelovodstvo. – 1987. – № 4. – C. 8–9.
65. Sammatore D., Garment M.B., Erickson E.H. Anatomical features of the sunflower floret // Helia. – 1985. – No 8. – P. 25–31.
66. Vaish D.P., Agrawai S.C., Joshi M.J. Frequency of insect visitors for pollen foraging on sunflower in relation to daily temperature and humidity // Proc. of 8-th Intern. Sunfl. Conf. – USA, Minneapolis, July 23–27, 1978. – P. 148–157.
67. Semikhnenko P.G., Klyuchnikov A.I., Tokareva T.M., YAgodkina V.P., Piterskaya A.M. Kul'tura podsolnechnika. – M.: Sel'khozgiz, 1960. – 275 s.
68. Furgala B. The effect of honey bee (*Apis mellifera* L.) on the seed set, yield and hybridization of the cultivated sunflower *Helianthus annuus* L. // Manitoba Entomol. Soc. – 1954. – No 10. – P. 28–29.
69. Mc Gregor S.E. Insect pollination of cultivated crop plants // USDA Agric. Handb. – No 496. – P. 1–411.
70. Lilleboe D. Laying the foundation // The Sunflower. – 2000. – V. 26. – No 2. – P. 18–19.
71. Lilleboe D. Breaking even at \$ 600 on acre // The Sunflower. – 2000. – V. 26. – No 2. – P. 20.
72. Onemli F., Tetik U. The effects of applied herbicides on yield and oil quality components of two oleic and two linoleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids // Proc. of 19-th Intern. Sunfl. Conf. – Edirne, Turkey, 29 May – 2 June, 2016. – P. 712–723.
73. Nikolic Z., Vujakovic M., Jevtic A. Genetic purity of sunflower hybrids determined on the basis of isozymes and seed storage proteins // Helia. – 2008. – V. 31. – No 48. – P. 47–54.
74. Somasekhara K., Gowda K.T., Kalappa V.P., Seenappa K. Studies on agronomic manipulations for improving the seed yield and quality of KBSH-1 sunflower hybrid seed production // Proc. of 15-th Intern. Sunfl. Conf. – Toulouse, France, June 12–15, 2000. – P. 67–72.
75. Schultz Q. Isozyme electrophoresis purity tests for sunflower // Proc. of 20-th Sunflower research workshop. – Fargo, USA, January 15–16, 1998. – P. 125–127.
76. OECD. Seed Schemes «2006» // OECD Schemes for the varietal certification or the control of seed moving in international trade. – Paris, 2006.
77. CCIA. Certification standards [Электронный ресурс]. – California crop improvement association. – 2005. – Режим доступа: <http://ccia.ucdavis.edu>.
78. Drane D., Macpherson R., White K. Pollination studies in hybrid sunflower seed production // Proc. of 10-th Intern. Sunfl. Conf. – Australia, Surfers Paradise, March 14–16, 1982. – P. 95–100.
79. Delaude A., Rollier M. Information Techniques // Cetiom. – 1977. – No 56. – P. 15–24.
80. Piskov A. V'rkuh metodike za proizvodstvo na khibridni semena ot sl'nchogled // Selskogosp. Nauka. – 1987. – V. 25. – № 1. – C. 39–41.
81. Gridnev A.K., Shaforostov V.D., Tyurin A.A., Makarov S.S. Ispol'zovaniye i osobennosti ustroystva izolyatorov, primenyayemykh v seleksii i semenovodstve gibridnogo podsolnechnika // Maslichnyye kul'tury. – Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK. – 2008. – Vyp. 2 (139). – S. 25–27.
82. Bochkovoy A.D., Veter V.I., Kamardin V.A., Pivnenko O.V. Effektivnost' gruppovykh setchatykh izolyatorov pri reproduktivirovani samoopylennykh liniy podsolnechnika // Maslichnyye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK. – 2011. – Vyp. 1 (146–147). – S. 37–40.
83. Kalton R.R. Efficiency of various bagging materials for effecting self-fertilization of sunflower // Agron. J. – 1951. – No 43. – P. 328–331.
84. Putt E.D. Investigation of breeding technique for the sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Sci. Agric. – 1941. – No 23. – P. 377–383.
85. Gundayev A.I. Osnovnyye printsipy seleksii podsolnechnika // Geneticheskiye osnovy seleksii rasteniy. – M.: Nauka, 1971. – S. 417–465.
86. Bochkovoy A.D., Kamardin V.A., Pivnenko O.V. Effektivnost' razlichnykh tipov izolyatorov pri reproduktivirovani samoopylennykh liniy podsolnechnika v zven'yakh pervichnogo semenovodstva // Maslichnyye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK. – 2010. – Vyp. 1 (142–143). – S. 34–38.
87. Gridnev A.K., Shapovalova L.G. Ispol'zovaniye raznykh sposobov izolyatsii i opyleniya v semenovodstve konstantnykh samoopylennykh liniy podsolnechnika // Maslichnyye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK. – 2009. – Vyp. 1 (140). – S. 15–18.
88. Pallavi H.M., Gowda R., Shadakshari Y.G., Bhanuprakash K., Vishwanath K. Identification of SSR markers for hybridity and seed genetic purity testing in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Helia. – 2011. – V. 34. – No 54. – P. 59–66.
89. Chikkadevaiah, Nandini R. Isozymes as markers for differentiating sunflower genotypes // Helia. – 2003. – V. 26. – No 39. – P. 51–58.
90. Dallas J.F. Detection of DNA «fingerprints» of cultivated rise by hybridization with a human minisatellite probe // Proc. Nad. Acad. Sci. – 1998. – No 85. – P. 6831–6835.
91. Solodenko A.E., Sanalatiy A.V., Sivolap YU.M. Identifikatsiya genotipov podsolnechnika posredstvom mikrosatelitnykh markerov // TSitologiya i genetika. – 2003. – V. 38. – № 2. – S. 84–90.
92. Antonova T.S., Guchetl S.Z., Tchelustnikova T.A., Ramasanova S.A. Development of marker system for identification and certification of sunflower lines and hybrids on the basis of SSR-analysis // Helia. – 2006. – V. 29. – No 45. – P. 63–72.
93. Geric I., Zlokolic M., Geric C. Application of isoenzymes in control of genetic purity of seed of agricultural plants // Agricultural News. – 1989. – No 3–4. – P. 555–564.
94. Zlokolic M., Nicolice Z., Turkav S., Milosevic M., Graovac M., Skoric D. Isozymic variability of self-pollinated sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines // Helia. – 1996. – No 19. – P. 113–120.
95. Aksyonov I.V. Use of albumin markers for defining genetic purity of sunflower parent lines and hybrids // Helia. – 2005. – V. 28. – No 43. – P. 43–48.
96. Aksyonov I.V. Protein markers specificity of sunflower inbred lines // Helia. – 2005. – V. 28. – No 43. – P. 49–54.
97. Lombart V., Baril C.P., Dubreuil P., Blouet F., Zhang D. Genetic relationships and fingerprinting of rapeseed cultivars by AFLP: Consequences for varietal registration // Crop. Sci. – 2000. – No 40. – P. 1417–1425.

Получено: 17.10.2018 Принято: 30.04.2019
 Received: 17.10.2018 Accepted: 30.04.2019