Обзорные статьи

УДК 633.854.78:631.523

DOI: 10.25230/2412–608X–2019–3–179–141–150

Селекция синтетических сортов подсолнечника: особенности, направления и возможные перспективы (обзор)

А.Д. Бочковой,

доктор сельскохозяйственных наук

В.А. Камардин,

кандидат сельскохозяйственных наук

Д.А. Назаров,

аспирант

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., Камардин В.А., Назаров Д.А. Селекция синтетических сортов подсолнечника: особенности, направления и возможные перспективы (обзор) // Масличные культуры. – 2019. – Вып. 3 (179). – С. 141–150.

Ключевые слова: подсолнечник, синтетические сорта, селекция.

На основании анализа отечественных и зарубежных источников научной литературы приведены сведения об особенностях селекции синтетических сортов подсолнечника. Рассматриваются различные модификации метода рекуррентной селекции с применением самоопыления индивидуальных растений, системы отбора и оценки селекционного материала при выведении синтетических сортов подсолнечника. Обсуждается вопрос о целесообразности разработки и совершенствования в современных условиях методики использования эффекта гетерозиса у подсолнечника в виде синтетических сортов.

UDC 633.854.78:631.523

Breeding of synthetic sunflower varieties: features, directions and perspectives (review).

A.D. Bochkovoy, doctor of agriculture

V.A. Kamardin, PhD in agriculture

D.A. Nazarov, postgraduate student

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

17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

Tel.: (861) 254-23-33

E-mail: vniimk@vniimk.ru

Key words: sunflower, synthetic variety, breeding.

Having analyzed the domestic and foreign scientific literary sources we presented data about features of synthetic sunflower varieties breeding. We considered the different modifications of a recurrent breeding method with a use of self-pollination of individual plants, system of selection and estimation of breeding germplasm during development of the synthetic sunflower varieties. We discuss a question about reasonability to develop and improve of a method of heterosis effect usage in sunflower as synthetic varieties in current conditions of commercial production.

Выдающиеся успехи в селекции сортов-популяций, достигнутые во ВНИИМК под руководством академика В.С. Пустовойта, являются общепризнанными в мире. Лейтмотив всех оценок эффективности селекционной программы ВНИИМК состоит во мнении, что всю историю селекции подсолнечника в мире можно условно разделить на два этапа: период до выведения высокомасличных сортов подсолнечника и период после их интродукции в большинство стран мира.

По свидетельству J.F. Miller et al. [1], интродукция в США сорта Передовик селекции ВНИИМК «ознаменовала начало образования масложировой промышленности в США и внедрения новой масличной культуры». Передовик был главным сортом подсолнечника в США в период с 1965 по 1975 гг. Он способствовал формированию в США индустрии выращивания и переработки подсолнечника [2].

В Канаде программа по селекции подсолнечника стартовала в 1950-м году. Главной задачей при этом было выведение высокопродуктивных, устойчивых к патогенам самоопыленных линий – родительских форм коммерческих гибридов как масличного, так и крупносемянного типа. По мнению M.L. Kinman [3], «интродукция супервысокомасличных сор-

тов-популяций подсолнечника из СССР могла сделать селекцию гибридов менее актуальной, но не заставила нас изменить это направление исследований». Оказывается, основной причиной низкой конкурентоспособности сортов-популяций на Североамериканском континенте явился не уровень их хозяйственно полезных признаков, а особенности внедрения нового продукта в условиях рыночной экономики. Сорта-популяции «не могли рассчитывать на коммерческую привлекательность в условиях высокой конкуренции на рынке США и Канады» [3]. Под коммерческой привлекательностью в данном случае имеется в виду невозможность использования семян гибридов в ряду последующих этапов репродуцирования, а необходимость ежегодного выращивания семян первого поколения на всю площадь посева.

Вполне естественно, что, как только были сформированы предпосылки для создания и внедрения «коммерчески привлекательных» гибридов подсолнечника, сорта-популяции немедленно были удалены с рынка промышленно развитых стран. Необходимость ускоренной сорто-смены при этом мотивировалась такими недостатками сортов-популяций, как повышенная изменчивость по морфологическим признакам, срокам цветения и созревания, низкая самофертильность, восприимчивость к определенным патогенам и т.д. Такие недостатки в определенной мере, конечно, присущи сортам-популяциям, как и отдельным комбинациям гибридов, а также зависят от уровня первичного и промышленного семеноводства. Однако утверждать, что именно это обстоятельство послужило основной причиной ускоренной замены сортов-популяций гибридами, было бы недостаточно обоснованным.

За счет внедрения сортов подсолнечника селекции ВНИИМК масличность семян в мире увеличилась с 36 до 52 %, параллельно с этим им была придана устойчивость к зарази-ке, ржавчине и под-

солнечниковой моли [4; 5]. В основном благодаря выведению во ВНИИМК высокопродуктивных высокомасличных сортов подсолнечника и внедрению их в производство были развернуты селекционные программы в тридцати других государствах мира [6]. Наиболее интенсивно сорта селекции ВНИИМК использовались в качестве исходного материала в Болгарии [7; 8], Югославии [9], США [1; 2], Испании [10; 11], Румынии [12], Турции [13; 14], Аргентине [15], Китае [16], Индии [17] и Австралии [18]. На их основе были выведены высокомасличные самоопыленные линии – материнские формы коммерческих гибридов подсолнечника. В то же время разработанная академиком В.С. Пустовойтом методика селекции сортов, основанная на использовании многократного индивидуального отбора с оценкой по потомству, в практике селекционной работы с подсолнечником за рубежом не нашла своего применения. После интродукции уже готовых, отселектированных по комплексу основных хозяйственно полезных признаков сортов селекции ВНИИМК в этом уже не было никакой необходимости.

За рубежом как до появления сортов селекции ВНИИМК, так и в последующее время, обычно использовалось несколько модификаций методов рекуррентной селекции с обязательным применением самоопыления индивидуальных растений [19; 20]. Они включали систему отбора, предложенную G.F. Sprague [21] и используемую в селекции кукурузы.

При самоопылении индивидуальных растений, отобранных из сортовых популяций, характер формообразовательных процессов значительно возрастал [22]. Параллельно с этим было установлено, что у сортов-популяций часто встречаются растения, завязывающие при самоопылении очень мало семян. Это делало дальнейшее размножение таких форм весьма затруднительным.

В то же время потомства некоторых растений при самоопылении были достаточно самофертильными. На основе такого материала, полученного из России, был

выведен выровненный по высоте, низкорослый, с желательным комплексом основных хозяйственно полезных признаков синтетический сорт подсолнечника Sunrise, зарегистрированный в Канаде в 1942 г. [23]. В последующем на основе этого сорта был создан линейно-сортовой гибрид с формулой (S-37-388 × Sunrise) – более урожайный по сравнению с сортом Sunrise и созревающий на 5 дней раньше. Тем самым была подтверждена эффективность создания синтетических сортов подсолнечника с использованием непродолжительного (как правило, однократного) самоопыления в сочетании с отбором и переопылением желательных биотипов [24; 25].

Перспективность данного направления селекционной работы подтверждена также в работах других исследователей. Так, например, в опытах W.H. Syed et al. [26], использовавших популяции подсолнечника Local Open и UAF, было отобрано 20 семей первого поколения инцухта с максимальной выраженностью хозяйственно полезных признаков. После их переопыления полученный синтетический сорт превышал исходную популяцию Local Open по урожаю семян на растение на 31,6 % и по урожайности с 1 акра – на 33,3 %. В то же время изменения по числу дней до цветения были минимальными. Это указывает на то, что исходная популяция была выровненной по продолжительности вегетационного периода.

Синтетический сорт, созданный на основе популяции UAF, превышал исходную популяцию по урожаю семян на растение на 26,1 % и урожайности с 1 акра – на 24,4 %. По числу дней до цветения разница была также минимальной и составила 2,2 %.

На основании полученных экспериментальных данных авторы делают практически важный вывод о том, что улучшение популяций Local Open и UAF одновременно по двум признакам – и по урожайности, и сбору масла с гектара, является вполне возможным [26].

В другом эксперименте, проведенном теми же авторами, была изучена измен-

чивость потомства самоопыленных растений первого поколения инцухта по 12 признакам [27]. В опыте было использовано по 100 семей первого поколения инцухта популяций Local Open и UAF. Исследования проводились в течение трех лет при двух сроках посева. Результаты экспериментов показали, что наибольшая изменчивость семей, полученных на основе популяции Local Open, отмечена по урожайности и массе семян с корзинки (коэффициент вариации 64,6 и 43,9 % соответственно), а минимальная – по продолжительности периода всходы – цветение (коэффициент вариации 5,0 %). Аналогичные результаты получены и при изучении семей от самоопыления растений популяции UAF.

Сопоставление результатов обоих опытов [26; 27] показало, что имеется возможность повышения вероятности прогноза селекционного успеха при выведении синтетических сортов подсолнечника посредством изучения изменчивости основных хозяйственно полезных признаков в семьях первого поколения инцухта.

В большинстве проведенных за рубежом исследований отмечают такие преимущества синтетических сортов, как удешевление семенного материала по сравнению с гибридами и повышенная адаптивность при выращивании в регионах со сложными почвенно-климатическими условиями [28; 29; 30; 31]. Последнее качество синтетических сортов подсолнечника становится особенно востребованным в последнее время в связи с резким увеличением частоты и непредсказуемости проявления климатических аномалий [32].

При создании синтетических сортов за рубежом использовали различные направления. Одно из них предполагало вовлечение в скрещивание уже готовых константных самоопыленных линий, доведенных до высокого уровня гомозиготности [23]. Наряду с подтверждением эффективности такого метода, было уста-

новлено, что синтетик, полученный от скрещивания 12 линий, не имел преимуществ по хозяйственно полезным признакам в сравнении с синтетиком, состоящим из четырех линий. В соответствии с результатами, полученными в данном исследовании, авторы делают предположение о практической возможности выведения синтетических сортов подсолнечника с потенциальной урожайностью на уровне межлинейных гибридов [33].

В вопросе о минимально необходимом количестве самоопыленных линий, требующихся для выведения синтетического сорта подсолнечника, среди различных зарубежных авторов больших разногласий не отмечено. Колебания в их оптимальном количестве укладываются в пределы от 3 до 5 [24; 25; 31; 34].

Другое направление в селекции синтетических сортов подсолнечника предполагает использование исходного материала с широкой генетической основой, визуальный отбор как минимум 500 индивидуальных растений с комплексом желательных признаков, их изоляцию и самоопыление. При уборке обмолот каждого изолированного растения проводится в отдельный пакет. После выбраковки по типичности семян и самофертильности лучшие семьи отбирают на посев [19].

В последующем поколении часть семян высевают для проведения оценки по комплексу основных хозяйственно полезных признаков. После оценки лучшие потомства из резервов объединяют для получения синтетического сорта и размножают при свободном опылении при соблюдении норм пространственной изоляции [11]. Затем цикл отбора можно повторять постоянно по мере использования сорта в промышленном семеноводстве.

Другим вариантом методики является высева на изолированном участке потомства каждого растения отдельным рядком, выбраковка нетипичных растений и семей до начала цветения. В период цветения проводят групповое опыление как минимум четырех растений в семье, уби-

рают их в отдельный пакет с сохранением идентичности (принадлежности к определенному рядку). Оставшиеся растения от свободного опыления после уборки составляют фонд оригинальных семян синтетического сорта, а семена от группового опыления используют как исходный материал для дальнейшей работы в звеньях первичного семеноводства [19].

Развитие и дальнейшее совершенствование методики селекции синтетических сортов подсолнечника за рубежом замедлилось сразу после интродукции высокомасличных сортов селекции ВНИИМК, а после выведения и внедрения гибридов на основе ЦМС этот раздел работ и вовсе потерял свою актуальность. В то же время для стран с определенным сочетанием почвенно-климатических условий, уровнем техногенной оснащенности и социально-экономических особенностей эта проблема остается актуальной. В Российской Федерации, где, по свидетельству академика А.А. Жученко [35], из 213 млн га сельхозугодий около 50 млн га с избыточной кислотностью, 40 млн га засолены, 38 млн га переувлажнены и заболочены и где на долю так называемого «северного» земледелия приходится 38 % сельскохозяйственных угодий, около 20 % пашни и свыше 30 % кормовых угодий, «наиболее перспективным является создание многолинейных и синтетических сортов, целенаправленная селекция компонентов сортосемей и сортов-популяций, а также сортов-взаимострахователей». С учетом того, что на территории России «проходят абсолютные биологические границы возможного географического распространения важнейших сельскохозяйственных культур», именно селекция и семеноводство «являются наиболее широкодоступными, экономически оправданными и социально приемлемыми средствами как при выводе сельского хозяйства из кризисной ситуации, так и в достижении его процветания» [36].

В адаптивном растениеводстве для компенсации влияния неблагоприятных

почвенно-климатических и погодных условий, низкого уровня технологической оснащенности и дотационности сельскохозяйственного производства все большую роль, по мнению академика А.А. Жученко [37], «будут играть сорта-популяции и межсортные смеси, многолинейные и синтетические сорта, сорта с полевой устойчивостью к патогенам».

Таким образом, выбор стратегии селекционно-семеноводческой работы с подсолнечником в Российской Федерации должен проводиться с учетом особенностей нашей страны. Постепенный, относительно медленный переход России на посев семенами первого поколения гибридов подсолнечника является, во-первых, свидетельством правильного выбора стратегии, а, во-вторых, существенного влияния на этот процесс почвенно-климатических, технологических и социально-экономических условий нашей страны. С учетом этого можно прогнозировать, что селекция синтетических сортов так же, как и селекция сортов-популяций, по методике академика В.С. Пустовойта [38] будет еще длительное время востребована сельскохозяйственным производством нашей страны.

В этой связи целесообразно проанализировать опыт выведения в России синтетических сортов подсолнечника с использованием самоопыления индивидуальных растений. Необходимо отметить, что первые опыты по самоопылению подсолнечника были заложены в нашей стране в 1915 г. Е.М. Плечек на Саратовской областной опытной станции [39]. В последующие годы исследования по изучению закономерностей формообразовательных процессов при инцухте подсолнечника проводились и некоторыми другими учеными [40; 41; 42].

Предварительные исследования показали, что подсолнечник реагирует на самоопыление «снижением плодовитости вплоть до полной стерильности» [41]. Средняя плодовитость самоопыленных растений «колеблется в разные годы от 66

до 433 семян на корзинку против 688–955 у несамоопыленного стандарта» [40]. При этом было отмечено как влияние сортовых различий, так и условий окружающей среды [42].

Систематическая работа по изучению метода инцухта на подсолнечнике началась в 1918 г. на Саратовской областной опытной станции (впоследствии Институт зернового хозяйства Юго-Востока) [43]. Несколько позднее в нее включились и другие опытные учреждения. Около 20 лет метод инцухта «был почти безраздельно господствующим методом в работе Института зернового хозяйства Юго-Востока и занимал большой удельный вес в работах ВНИИМК, Воронежской опытной станции и других учреждений» [43].

По непонятным причинам описание методики работы, исходного материала, характера формообразовательных процессов, происходящих при самоопылении, и результатов исследований в публикациях других научных учреждений, кроме НИИСХ Юго-Востока, нами не обнаружено. Возможной причиной этому явилась развернувшаяся в стране дискуссия о возможности наследования благоприобретенных признаков посредством «воспитания» растений под влиянием условий внешней среды. Возникшее при этом, по образному выражению Е.М. Плечек [44], «непримиримо-отрицательное отношение к громадным и бесспорным достижениям генетики как науки, вплоть до непризнания таких видных ученых-корифеев, которые стяжали себе мировое имя, создали и создают историю науки, – такой абсолютизм не позволяет в значительной доле соглашаться с целым рядом установок, выдвигаемых академиком Лысенко».

Последовавший за этой дискуссией разгром отечественной генетики привел к существенному отставанию в развитии сельскохозяйственной науки по сравнению с зарубежными странами. Тем благороднее выглядит позиция настоящих

ученых, не побоявшихся сказать свое веское слово в защиту своих убеждений.

Проведенные Е.М. Плачек [39; 44; 45] исследования показали, что «инцухт дает селекционеру в руки такие преимущества, хотя бы в познании культуры перекрестноопылителя, каких он не может добиться никакими другими путями» [44]. Основная задача исследований при этом состояла в поиске путей сочетания посредством инцухта «комплекса хозяйственно полезных признаков, встречающихся разрозненно в разнообразном по происхождению материале», и сохранении этого свойства в дальнейшем [44].

В процессе работы было впервые установлено, что «самоопыление у подсолнечника влияет не только на снижение плодovitости, оно сопровождается очень часто и целым рядом других явлений в виде различных отклонений от нормальных растений, ослабления потомства, утративания жизненной силы, неспособности давать плодovитое потомство или утраты из полученных семян всхожести. Целый ряд самых разнообразных аномалий, подчас причудливых, распространяется буквально на все части и вегетативные органы подсолнечника, начиная от семядолей и кончая цветком и семянками» [39]. В то же время форм, выходящих за пределы варьирования хозяйственно полезных признаков у исходной популяции, не отмечалось [46].

В результате отбора инцухт-семей были получены константные самоопыленные линии, обладающие значительной практической ценностью. Так, например, линия № 137 обладала устойчивостью к ржавчине и высокой масличностью, линия № 140 оказалась высокопродуктивной и скороспелой. В то же время по комплексу основных хозяйственно полезных признаков эти линии, представляющие пятое и последующие поколения инцухта, не могли составить конкуренцию сортам-популяциям, из которых они ведут свое происхождение [47]. В других опытных селекционных учреждениях

страны также накопилось большое количество константных инцухт-линий, выровненных по основным хозяйственно полезным признакам, но непригодных для прямого использования [46].

Попытки уменьшить инцухт-депрессию линий посредством размножения их при свободном опылении оказались безуспешными. Практика использования константных самоопыленных линий по методу диаллельных скрещиваний, хотя и показала высокий уровень гетерозиса, однако не могла обеспечить получение гибридов на основе избирательности оплодотворения. Уровень гибридности при этом в опытах В.К. Морозова [47] варьировал от 16 до 77 % и в значительной мере зависел от генотипа и условий внешней среды. Аналогичные результаты были получены в исследованиях других авторов [48; 49; 50; 51].

Таким образом, многолетняя работа Саратовской опытной станции не привела к созданию синтетического сорта подсолнечника с помощью инцухт-метода [52]. В то же время она показала эффективность самоопыления в стабилизации морфологических и других хозяйственно полезных признаков у подсолнечника [53]. Помимо этого было установлено, что основная депрессия по урожайности начиналась, как правило, с третьего и последующих поколений инцухта [44]. Вполне возможно, что если бы для создания синтетического сорта подсолнечника использовалось только первое поколение инцухта, как это является общепринятым в исследованиях зарубежных авторов, результаты могли быть более обнадеживающими.

Селекция синтетических сортов подсолнечника на основе использования однократного инцухта неразрывно связана с отбором самофертильных биотипов. Тем самым появляется возможность улучшения популяции по этому критически важному для сортов признаку с целью уменьшения их зависимости от насекомых-опылителей [54; 55; 56].

Стародавние местные и современные сорта подсолнечника являются в высокой степени самостерильными, поскольку этот признак является необходимым условием для получения максимальной пропорции гибридных растений в популяции [57]. Однако это же обстоятельство приводит к невыровненности популяции по основным хозяйственно полезным признакам и трудности поддержания их на высоком уровне в звеньях первичного и промышленного семеноводства. Мы предполагаем, что при селекции синтетических сортов за счет использования самофертильных биотипов удастся уменьшить процесс перекрестного опыления и тем самым получить более выровненную популяцию. Следствием этого может явиться уменьшение потерь при уборке за счет повышения однородности массива по высоте растений, наклону корзинки и срокам созревания.

По данным академика В.С. Пустовойта [58], продолжительность вегетационного периода в питомнике оценки потомств сорта ВНИИМК 6540 варьировала от 88 до 103 дней, а высота растений – от 150 до 213 см, поэтому очевидно, что уменьшение такой изменчивости станет весомым вкладом в улучшение качества механизированной уборки. Очень высокая морфобиологическая изменчивость сортов подсолнечника подтверждена и в опытах зарубежных авторов [59; 60; 61; 62]. По их мнению, это является существенным препятствием для внедрения сортов-популяций, а его устранение может открыть новые перспективы в конкуренции сортов с гибридами. По нашему мнению, разработка и совершенствование в современных условиях методики использования эффекта гетерозиса у подсолнечника в виде синтетических сортов может привести к созданию качественно нового селекционного материала, сочетающего в себе повышенную самофертильность и выровненность. В совокупности такие изменения могут вплотную приблизить сорта-популяции к межлинейным гибридам по уровню ос-

новных хозяйственно полезных признаков.

Список литературы

1. Miller J.F., Seiler G.J., Jan C.C. Introduced germplasm use in sunflower inbred and hybrid development // In: Use of Plant introductions in cultivar development. – Madison, Wisconsin, USA, 1992. – 677 p.
2. Smith D.L. Planting seed production // Sunflower science and technology / Carter J.F. (Ed.). – Madison, Wisconsin, USA, 1978. – P. 371–384.
3. Kinman M.L. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs // Proc. of 4th Intern. Sunfl. Conf. Memphis, USA, June 19–21, 1970. – P. 181–183.
4. Scoric D. Sunflower breeding // Sunflower Genetics and Breeding. International monograph. – Serbian Academy of Science and Arts, Branch in Novi Sad, 2012. – P. 165–354.
5. Seiler G., Jan C.C. Basic information // Genetics, Genomics and Breeding of sunflower / Hu J., Seiler G. (Eds.). – USA, 2010. – P. 1–50.
6. Пустовойт В.С. Селекция и семеноводство подсолнечника // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1971. – № 3. – С. 55–61.
7. Stoyanova Y. Sunflower crops and their problems in Bulgaria // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. – Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 43–46.
8. 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.
9. Nikolic V.V., Scoric D. Sunflower breeding in Yugoslavia // Proc. of 5th Intern. Sunfl. Conf. Clermont-Ferrand, France, July 25–29, 1972. – P. 262–267.
10. Carrascosa R.G. Sunflower growing in Spain // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 47–49.
11. Fernandez-Martinez J.M., Perez-Vich B., Velasco L. Sunflower // Oil crops / Vollmann J., Rajcan I. (Ed.). – Springer, 2009. – P. 155–232.
12. Glosan N. Sunflower growing in Romania // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 29–36.
13. Tashan R. Sunflower study memorandum in Turkey // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 83–84.
14. Suzer S. Effects of different phosphorus rate and application time on sunflower seed yield and yield components // Helia. – 1998. – V. 21. – No 28. – P. 117–124.
15. Romano A.B., Vazquez A.N. Origin of the Argentine sunflower varieties // Helia. – 2003. – V. 26. – No 38. – P. 127–136.
16. Zhang H. Sunflower needed by Chinese market // Proc. of 16th Intern. Sunfl. Conf. Fargo, USA, August 29 – September 2, 2004. – V. 2. – P. 823–826.
17. Seneviratne K., Ganesh M., Ranganatha A., Nagaraj G., Rukmini K. Population improvement for seed yield and oil content in sunflower // Helia. – 2004. – V. 27. – No 41. – P. 123–128.
18. Lemon A.J. Sunflower production and utilization trends in Australia // Proc. of 3th Intern. Sunfl. Conf. USA, Crookston, August 13–15, 1968. – P. 12–14.

19. Fick G.N. Breeding and Genetics // Sunflower Science and Technology / Carter J.F. (Ed.). – Madison, Wisconsin, USA, 1978. – P. 279–329.
20. Putt E.D. Investigation of breeding technique for the sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Sci. Agric. – 1941. – No 21. – P. 689–702.
21. Sprague G.F. Quantitative genetics in plant breeding // Plant breeding / K.J. Frey (Ed.). – USA, Ames., Iowa, 1966. – P. 315–347.
22. Kinman M.L. USDA – Texas cooperative sunflower breeding and genetic research program at college station, Texas // Proc. of 1st Intern. Sunfl. Conf., USA, Texas, June 17–18, 1964. – P. 35–39.
23. Putt E.D. Sunflower breeding in Canada // Proc. of 1st Intern. Sunfl. Conf. USA, Texas, June 17–18, 1964. – P. 29–34.
24. Putt E.D. The value of hybrids and synthetics in sunflower seed production // Can. J. Plant Sci. – 1962. – No 42. – P. 488–500.
25. Putt E.D. Heterosis, combining ability and predicted synthetics from a diallel cross in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Can. J. Plant Sci. – 1966. – No 46. – P. 59–67.
26. Syed W.H., Syed S.M., Hasnain S. Variability for agronomic traits in sunflower random-mating populations: correlations, estimated gains from selection and correlated responses to selection // Helia. – 2004. – V. 27. – No 41. – P. 85–97.
27. Syed W.H., Syed S.M., Hasnain S. Variability for agronomic traits in sunflower random-mating populations: means, variance components and heritabilities // Helia. – 2004. – No 41. – P. 99–112.
28. Valdivia V.B. Sunflower breeding in Chile // Proc. of 3rd Intern. Sunfl. Conf. USA, Crookston, August 13–15, 1968. – P. 61–64.
29. Shabana R. Performance of a new synthetic sunflower stock developed from local and introduced germplasm and further improvement via population improvement method // Helia. – 1990. – V. 13. – No 13. – P. 11–16.
30. Mishra D.K., Roy D. Heritability estimates in dwarf population of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Helia. – 2003. – V. 26. – No 39. – P. 37–42.
31. Ado S.G., Zaria A.A., Tanimu B., Bello A. Relative performance of Syn 1 and Syn 2 populations of sunflower germplasm materials // Helia. – 1991. – V. 14. – No 14. – P. 37–42.
32. Demir I. Determination of the yield and yield components of some sunflower (*Helianthus annuus* L.) under rainfed conditions // Proc. of 19th Intern. Sunfl. Conf. Edirne, Turkey, 29 May – 2 June, 2016. – P. 985–992.
33. Goksoy A.T., Turkes A., Turan Z.M. Determination of some agronomic characteristics and hybrid vigor of new improved synthetic varieties in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Helia. – 2002. – V. 25. – No 37. – P. 119–130.
34. Kloczowski Z. Breeding of oil sunflower in Poland // Proc. of 5th Intern. Sunfl. Conf. Clermont-Ferrand, France, July 25–29, 1972. – P. 258–261.
35. Жученко А.А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства (Концепция). — Пушино: Отдел НТИ Пушкинского научного центра РАН, 1994. – 48 с.
36. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). – М.: Агрорус, 2001. – Т. 1. – 779 с.
37. Жученко А.А. Эколого-генетические основы адаптивного семеноводства // Междунар. науч.-практ. конф. «Семя». Тезисы. – М.: ИКАР, 1999. – С. 10–49.
38. Пустовойт В.С. Селекция и семеноводство подсолнечника // В кн.: Подсолнечник. – М.: Колос, 1975. – С. 136–277.
39. Плачек Е.М. Узкородственное разведение (inbreeding) в применении к селекции подсолнечника // Журнал опытной агрономии Юго-Востока. – 1927. – Т. 4.
40. Щербак С.Н. 6 лет инцухта подсолнечника // Яровизация. – 1940. – № 2 (29). – С. 49–61.
41. Морозов В.К. 19 лет работы с подсолнечником методом инцухта // Яровизация. – 1940. – № 2 (29). – С. 33–48.
42. Гундаев А.И. Перспективы селекции подсолнечника на гетерозис // Сборник работ по масличным культурам. – Майкоп, 1966. – Вып. 3. – С. 15–21.
43. Морозов В.К. Методы селекции подсолнечника // Селекция подсолнечника в СССР. – М.: Пищепромиздат, 1947. – С. 167–245.
44. Плачек Е.М. Селекция перекрестноопыляющихся растений на основе инцухта // Социалистическая реконструкция сельского хозяйства. – 1936. – № 12. – С. 98–103.
45. Плачек Е.М. Агротехника и селекция масличных культур // Труды VI пленума секции зерновых, масличных и кормовых культур. – М., 1939. – С. 131–135.
46. Морозов В.К. Результаты работы по масличным культурам // Научные труды НИИСХ Юго-Востока. – Саратов, 1968. – Вып. 24. – С. 110–121.
47. Морозов В.К. Селекция подсолнечника // Научные труды НИИСХ Юго-Востока. – Саратов, 1970. – Вып. 27. – С. 207–213.
48. Плотников А.И. Избирательность подсолнечника при оплодотворении // Яровизация. – 1940. – № 2 (29). – С. 94–96.
49. Пустовойт В.С., Плотников А.И. Подсолнечник // Масличные культуры (результаты работ за 1939 г.). – Краснодар, 1940. – С. 211–239.
50. Устинова Е.И. Оплодотворение и развитие зародыша у подсолнечника при разных условиях опыления // Доклады ВАСХНИЛ. – 1964. – Вып. 4. – С. 6–10.
51. Плотников А.И. Биология цветения подсолнечника // Подсолнечник. – Краснодар, 1940. – С. 44–87.
52. Морозов В.К. Агротехника и селекция масличных культур // Труды VI пленума секции зерновых, масличных и кормовых культур. – М., 1939. – С. 128–131.
53. Морозов В.К., Ананьева С.В. Результаты применения инцухта к подсолнечнику на Саратовской селекционной станции // Селекция и семеноводство. – 1938. – № 5. – С. 22–25.
54. Фик Г.Н., Зиммер Д.Е. Стабильность урожайности гибридов и сортов подсолнечника // Материалы VII Международной конференции по

подсолнечнику. – Краснодар, 27 июня – 3 июля 1976 г. – М.: Колос, 1978. – С. 127–130.

55. Javed N., Mehdi S.S. Self-incompatibility and autogamy of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars // *Helia*. – 1992. – V. 15. – No 17. – P. 17–24.

56. Fick G.N. Selection for self-fertility and oil percentage in development of sunflower hybrids // Proc. of 8th Intern. Sunfl. Conf. USA. Minneapolis, Minnesota, July 23–27, 1978. – P. 418–422.

57. Vear F. Classic genetics and breeding // Genetics, genomics and breeding of sunflower / Hu J., Seiler G. (Eds.). – USA. – 2010. – P. 51–78.

58. Пустовойт В.С. Семёноводство подсолнечника // В кн.: Подсолнечник. – М.: Колос, 1975. – С. 251–255.

59. Skaloud V., Kovacik A. Inheritance of some heteromorphic characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 291–295.

60. Kloczowski Z. Correlations of some features in the breeding material of sunflower variety Wielkopolski // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 321–324.

61. Vermeulen W.I. Sunflower breeding in South Africa // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 421–425.

62. Pourdad S.S., Beg A. Sunflower production: hybrids versus open pollinated varieties on dry land // *Helia*. – 2008. – V. 31. – No 48. – P. 155–160.

References

1. Miller J.F., Seiler G.J., Jan C.C. Introduced germplasm use in sunflower inbred and hybrid development // In: Use of Plant introductions in cultivar development. – Madison, Wisconsin, USA, 1992. – 677 p.

2. Smith D.L. Planting seed production // Sunflower science and technology / Carter J.F. (Ed.). – Madison, Wisconsin, USA, 1978. – P. 371–384.

3. Kinman M.L. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs // Proc. of 4th Intern. Sunfl. Conf. Memphis, USA, June 19–21, 1970. – P. 181–183.

4. Scoric D. Sunflower breeding // Sunflower Genetics and Breeding. International monograph. – Serbian Academy of Science and Arts, Branch in Novi Sad, 2012. – P. 165–354.

5. Seiler G., Jan C.C. Basic information // Genetics, Genomics and Breeding of sunflower / Hu J., Seiler G. (Eds.). – USA, 2010. – P. 1–50.

6. Pustovoyt V.S. Seleksiya i semenovodstvo podsolnechnika // Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki. – 1971. – № 3. – S. 55–61.

7. Stoyanova Y. Sunflower crops and their problems in Bulgaria // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. – Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 43–46.

8. 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.

9. Nikolic V.V., Skoric D. Sunflower breeding in Yugoslavia // Proc. of 5th Intern. Sunfl. Conf. – Clermont-Ferrand, France, July 25–29, 1972. – P. 262–267.

10. Carrascosa R.G. Sunflower growing in Spain // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 47–49.

11. Fernandez-Martinez J.M., Perez-Vich B., Velasco L. Sunflower // Oil crops / Vollmann J., Rajcan I. (Ed.). – Springer, 2009. – P. 155–232.

12. Glosan N. Sunflower growing in Romania // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. – Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 29–36.

13. Tashan R. Sunflower study memorandum in Turkey // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. – Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 83–84.

14. Suzer S. Effects of different phosphorus rate and application time on sunflower seed yield and yield components // *Helia*. – 1998. – V. 21. – No 28. – P. 117–124.

15. Romano A.B., Vazquez A.N. Origin of the Argentine sunflower varieties // *Helia*. – 2003. – V. 26. – No 38. – P. 127–136.

16. Zhang H. Sunflower needed by Chinese market // Proc. of 16th Intern. Sunfl. – Conf. Fargo, USA, August 29 – September 2, 2004. – V. 2. – P. 823–826.

17. Seneviratne K., Ganesh M., Ranganatha A., Nagaraj G., Rukmini K. Population improvement for seed yield and oil content in sunflower // *Helia*. – 2004. – V. 27. – No 41. – P. 123–128.

18. Lemon A.J. Sunflower production and utilization trends in Australia // Proc. of 3th Intern. Sunfl. Conf. – USA, Crookston, August 13–15, 1968. – P. 12–14.

19. Fick G.N. Breeding and Genetics // Sunflower Science and Technology / Carter J.F. (Ed.). – Madison, Wisconsin, USA, 1978. – P. 279–329.

20. Putt E.D. Investigation of breeding technique for the sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Sci. Agric. – 1941. – No 21. – P. 689–702.

21. Sprague G.F. Quantitative genetics in plant breeding // Plant breeding / K.J. Frey (Ed.). – USA, Ames., Iowa, 1966. – P. 315–347.

22. Kinman M.L. USDA – Texas cooperative sunflower breeding and genetic research program at college station, Texas // Proc. of 1st Intern. Sunfl. Conf. – USA, Texas, June 17–18, 1964. – P. 35–39.

23. Putt E.D. Sunflower breeding in Canada // Proc. of 1st Intern. Sunfl. Conf. – USA, Texas, June 17–18, 1964. – P. 29–34.

24. Putt E.D. The value of hybrids and synthetics in sunflower seed production // Can. J. Plant Sci. – 1962. – No 42. – P. 488–500.

25. Putt E.D. Heterosis, combining ability and predicted synthetics from a diallel cross in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Can. J. Plant Sci. – 1966. – No 46. – P. 59–67.

26. Syed W.H., Syed S.M., Hasnain S. Variability for agronomic traits in sunflower random-mating populations: correlations, estimated gains from selection and correlated responses to selection // *Helia*. – 2004. – V. 27. – No 41. – P. 85–97.

27. Syed W.H., Syed S.M., Hasnain S. Variability for agronomic traits in sunflower random-mating populations: means, variance components and heritabilities // *Helia*. – 2004. – No 41. – P. 99–112.

28. Valdivia V.B. Sunflower breeding in Chile // Proc. of 3th Intern. Sunfl. Conf. USA, Crookston, August 13–15, 1968. – P. 61–64.

29. Shabana R. Performance of a new synthetic sunflower stock developed from local and introduced germplasm and further improvement via population improvement method // *Helia*. – 1990. – V. 13. – No 13. – P. 11–16.

30. Mishra D.K., Roy D. Heritability estimates in dwarf population of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia*. – 2003. – V. 26. – No 39. – P. 37–42.
31. Ado S.G., Zaria A.A., Tanimu B., Bello A. Relative performance of Syn 1 and Syn 2 populations of sunflower germplasm materials // *Helia*. – 1991. – V. 14. – No 14. – P. 37–42.
32. Demir I. Determination of the yield and yield components of some sunflower (*Helianthus annuus* L.) under rainfed conditions // Proc. of 19th Intern. Sunfl. Conf. – Edirne, Turkey, 29 May – 2 June, 2016. – P. 985–992.
33. Goksoy A.T., Turkes A., Turan Z.M. Determination of some agronomic characteristics and hybrid vigor of new improved synthetic varieties in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Helia*. – 2002. – V. 25. – No 37. – P. 119–130.
34. Kloczowski Z. Breeding of oil sunflower in Poland // Proc. of 5th Intern. Sunfl. Conf. – Clermont-Ferrand, France, July 25–29, 1972. – P. 258–261.
35. Zhuchenko A.A. Strategiya adaptivnoy intensifikatsii sel'skogo khozyaystva (Kontseptsiya). — Pushchino: Otdel NTI Pushchinskogo nauchnogo tsentra RAN, 1994. – 48 s.
36. Zhuchenko A.A. Adaptivnaya sistema selektsii rasteniy (ekologo-geneticheskie osnovy). – M.: Agorus, 2001. – T. 1. – 779 s.
37. Zhuchenko A.A. Ekologo-geneticheskie osnovy adaptivnogo semenovodstva // Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. «Semya». Tezisy. – M.: IKAR, 1999. – S. 10–49.
38. Pustovoyt V.S. Seleksiya i semenovodstvo podsolnechnika // V kn.: Podsolnechnik. – M.: Kolos, 1975. – S. 136–277.
39. Plachek E.M. Uzkorodstvennoe razvedenie (inbreeding) v primeneni k selektsii podsolnechnika // Zhurnal opytnoy agronomii Yugo-Vostoka. – 1927. – T. 4.
40. Shcherbak S.N. 6 let intsukhta podsolnechnika // Yarovizatsiya. – 1940. – № 2 (29). – S. 49–61.
41. Morozov V.K. 19 let raboty s podsolnechnikom metodom intsukhta // Yarovizatsiya. – 1940. – № 2 (29). – S. 33–48.
42. Gundaev A.I. Perspektivy selektsii podsolnechnika na geterozis // Sbornik rabot po maslichnym kul'turam. – Maykop, 1966. – Vyp. 3. – S. 15–21.
43. Morozov V.K. Metody selektsii podsolnechnika // Seleksiya podsolnechnika v SSSR. – M.: Pishchepromizdat, 1947. – S. 167–245.
44. Plachek E.M. Seleksiya perekrestnoopylyayushchikhsya rasteniy na osnove intsukhta // Sotsialisticheskaya rekonstruktsiya sel'skogo khozyaystva. – 1936. – № 12. – S. 98–103.
45. Plachek E.M. Agrotekhnika i seleksiya maslichnykh kul'tur // Trudy VI plenuma seksii zernovykh, maslichnykh i kormovykh kul'tur. – M., 1939. – S. 131–135.
46. Morozov V.K. Rezul'taty raboty po maslichnym kul'turam // Nauchnye trudy NIISKh Yugo-Vostoka. – Saratov, 1968. – Vyp. 24. – S. 110–121.
47. Morozov V.K. Seleksiya podsolnechnika // Nauchnye trudy NIISKh Yugo-Vostoka. – Saratov, 1970. – Vyp. 27. – S. 207–213.
48. Plotnikov A.I. Izbiratel'nost' podsolnechnika pri oplodotvorenii // Yarovizatsiya. – 1940. – № 2 (29). – S. 94–96.
49. Pustovoyt V.S., Plotnikov A.I. Podsolnechnik // Maslichnye kul'tury (rezul'taty rabot za 1939 g.). – Krasnodar, 1940. – S. 211–239.
50. Ustinova E.I. Oplodotvorenienie i razvitie zarodysha u podsolnechnika pri raznykh usloviyakh opyleniya // Doklady VASKhNIL. – 1964. – Vyp. 4. – S. 6–10.
51. Plotnikov A.I. Biologiya tsveteniya podsolnechnika // Podsolnechnik. – Krasnodar, 1940. – S. 44–87.
52. Morozov V.K. Agrotekhnika i seleksiya maslichnykh kul'tur // Trudy VI plenuma seksii zernovykh, maslichnykh i kormovykh kul'tur. – M., 1939. – S. 128–131.
53. Morozov V.K., Anan'eva S.V. Rezul'taty primeneniya intsukhta k podsolnechniku na Saratovskoy selektsionnoy stantsii // Seleksiya i semenovodstvo. – 1938. – № 5. – S. 22–25.
54. Fik G.N., Zimmer D.E. Stabil'nost' urozhaynosti gibridov i sortov podsolnechnika // Materialy VII Mezhdunarodnoy konferentsii po podsolnechniku. – Krasnodar, 27 iyunya – 3 iyulya 1976 g. – M.: Kolos, 1978. – S. 127–130.
55. Javed N., Mehdi S.S. Self-incompatibility and autogamy of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars // *Helia*. – 1992. – V. 15. – No 17. – P. 17–24.
56. Fick G.N. Selection for self-fertility and oil percentage in development of sunflower hybrids // Proc. of 8th Intern. Sunfl. Conf. USA. Minneapolis, Minnesota, July 23–27, 1978. – P. 418–422.
57. Vear F. Classic genetics and breeding // Genetics, genomics and breeding of sunflower / Hu J., Seiler G. (Eds.). – USA. – 2010. – P. 51–78.
58. Pustovoyt V.S. Semenovodstvo podsolnechnika // V kn.: Podsolnechnik. – M.: Kolos, 1975. – S. 251–255.
59. Skaloud V., Kovacik A. Inheritance of some heteromorphic characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 291–295.
60. Kloczowski Z. Correlations of some features in the breeding material of sunflower variety Wielkopolski // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. – Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 321–324.
61. Vermeulen W.I. Sunflower breeding in South Africa // Proc. of 6th Intern. Sunfl. Conf. – Bucharest, Romania, 22–24 July, 1974. – P. 421–425.
62. Pourdad S.S., Beg A. Sunflower production: hybrids versus open pollinated varieties on dry land // *Helia*. – 2008. – V. 31. – No 48. – P. 155–160.

Получено: 25.06.2018 Принято: 16.09.2019
 Received: 25.06.2018 Accepted: 16.09.2019