

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ «ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В. С. ПУСТОВОЙТА»

На правах рукописи

РУБАНОВА ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА

**СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
РЕПРОДУКТИВНЫХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ И ЛИНИЙ
ПОДСОЛНЕЧНИКА**

Специальность 06.01.05 – Селекция и семеноводство
сельскохозяйственных растений

Диссертация

на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

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

Краснодар – 2021

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1 СЕЛЕКЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕПРОДУКЦИОННЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА.....	
1.1 Биология цветения подсолнечника.....	8
1.2 Автофертильность растений подсолнечника.....	10
1.3 Завязываемость семян подсолнечника.....	14
1.4 Особенности пыльцы подсолнечника.....	17
1.5 Характеристика венчика цветков подсолнечника.....	21
1.6 Пчелопопосещаемость растений подсолнечника как адаптивный признак.....	24
1.7 Нектар подсолнечника как аттрактант для опылителей.....	29
ГЛАВА 2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ... 33	
2.1 Почвенно-климатические особенности проведения опытов.....	33
2.2 Материал и методы исследования.....	35
ГЛАВА 3 ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗАВЯЗЫВАЕМОСТИ СЕМЯНОК У ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА..... 43	
3.1 Определение репродуктивного потенциала у растений подсолнечника.....	43
3.2 Оценка завязываемости семян у гибридов при свободном цветении	47
3.3 Оценка завязываемости семян у гибридов при самоопылении.....	50
3.4 Характеристика пыльцы подсолнечника.....	55
ГЛАВА 4 ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ТРУБЧАТЫХ ЦВЕТКОВ У ПОДСОЛНЕЧНИКА..... 62	
4.1 Изменчивость длины и диаметра венчика трубчатых цветков растений в конкурсном сортоиспытании.....	62
4.2 Наследование длины венчика трубчатых цветков.....	63
4.3 Наследование диаметра венчика трубчатых цветков.....	72

ГЛАВА 5 ПЧЁЛОПОСЕЩАЕМОСТЬ РАСТЕНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА НА СЕЛЕКЦИОННЫХ И СЕМЕНОВОДЧЕСКИХ УЧАСТКАХ	81
5.1 Пчёлосоещаемоеть гибридов и линий подсолнечника в селекционном питомнике.....	81
5.2 Насекомые-опылители на семеноводческих участках подсолнечника.....	88
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	92
РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ И ПРОИЗВОДСТВЕННОЙ ПРАКТИКИ.....	95
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	96
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	121

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. В России подсолнечник однолетний является главной масличной культурой, площадь посева которой составляет около 8,5 млн. га. Завязываемость семян – ценный комплексный селекционный признак, который является одним из определяющих факторов в реализации потенциальной продуктивности растений подсолнечника. Высокий уровень значений этого признака, т.е. большая доля нормально созревших семян по отношению к числу трубчатых цветков, приводит к формированию хорошо выполненной корзинки и, следовательно, повышению урожайности. Изучение завязываемости семян у нового селекционного материала подсолнечника представляется важным направлением в разработке биологических основ селекции на повышение урожайности.

Цель и задачи исследований. Цель работы: изучить репродуктивные признаки современных линий и гибридов подсолнечника для научного обеспечения его селекции на повышение урожайности.

В соответствии с поставленной целью были определены следующие задачи:

1. Оценить пределы изменчивости завязываемости семян, фертильности пыльцы и содержания нектара у новых селекционных генотипов;
2. Провести гибридологический анализ морфологических признаков аттрактивности к опылителям;
3. Определить пчелопопосещаемость растений на селекционных и семеноводческих участках экспериментальной сети ВНИИМК.

Научная новизна исследований. В работе впервые изучен по репродуктивным признакам новый селекционный материал подсолнечника, полученный во ВНИИМК. Установлены широкие пределы изменчивости завязываемости семян у новых гибридов подсолнечника. Выявлены генотипические отличия в морфологических особенностях пыльцы и

содержании нектара у различных генотипов. Проведён гибридологический анализ длины и диаметра венчика трубчатых цветков и определён аддитивный генетический контроль этих признаков. Оценены параметры варьирования пчелопопосещаемости растений на селекционных и семеноводческих участках.

Практическая значимость работы. Полученные экспериментальные данные позволяют обоснованно рекомендовать использование в селекции линий и гибридов подсолнечника отбора генотипов на высокую завязываемость семян как при свободном цветении, так и самоопылении. Показатель однородности диаметра пыльцевых зёрен целесообразно учитывать в повышении завязываемости семян. При селекции и семеноводстве линий и гибридов подсолнечника необходимо учитывать нектаропродуктивность и морфологические особенности венчика трубчатых цветков для повышения пчелопопосещаемости генотипов.

Личный вклад автора. Автором подготовлен тематический план исследований, составлены схемы экспериментов и заложены опыты. Автор принимал участие в полевых и лабораторных работах, проведении статистической обработки данных, анализе результатов, написании статей по теме диссертации.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Генотипические различия в завязываемости семян при свободном цветении и самоопылении, в диаметре пыльцевых зёрен, количестве и качеству нектара у линий и гибридов подсолнечника.
2. Особенности наследования морфологических признаков трубчатых цветков в скрещиваниях линий генетической коллекции подсолнечника с контрастными значениями признаков.
3. Генотипические различия в пчелопопосещаемости у линий и гибридов подсолнечника.

Достоверность и обоснованность научных положений, выводов, рекомендаций подтверждается необходимым объёмом результатов экспериментальных исследований. Вся работа поэтапно выполнена в согласии

с обозначенными целью и задачами. Результаты были получены на основании полевых опытов и лабораторных анализов. Выполнена необходимая обработка данных с использованием статистических методов. Выводы логично вытекают из полученных результатов.

Апробация результатов. Основные результаты и положения работы ежегодно (2017-2020 гг.) докладывались на заседаниях методической комиссии ФГБНУ «ФНЦ» ВНИИМК. А также материалы доложены на международных и всероссийских конференциях: 9-ая Всероссийская конференция с международным участием молодых учёных и специалистов «Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки масличных и других технических культур» (Краснодар, 2017), XI Всероссийская конференция молодых учёных, посвященная 95-летию Кубанского ГАУ и 80-летию со дня образования Краснодарского края «Научное обеспечение агропромышленного комплекса» (Краснодар, 2017), XXXI Межрегиональная научно-практическая конференция «Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий» (Краснодар, 2018), Всероссийская научно-практическая конференция Кубанского отделения ВОГиС «Генетический потенциал и его реализация в селекции семеноводстве и размножении растений» (Краснодар, 2019), 10-ая Всероссийская конференция с международным участием молодых учёных и специалистов «Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки масличных и других технических культур» (Краснодар, 2019), III Международная научно-практическая конференция «Инновационные исследования и разработки для научного обеспечения производства и хранения экологически безопасной сельскохозяйственной и пищевой продукции» (Краснодар, 2019), VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров (ВОГиС) (Санкт-Петербург, 2019), Международная научно-практическая конференция с элементами школы молодых учёных «Научные приоритеты адаптивной интенсификации сельскохозяйственного

производства» (Краснодар, 2019), III научно-практическая конференция молодых учёных Всероссийского форума по селекции и семеноводству «Русское поле 2019» (Краснодар, 2019), Всероссийская (национальная) конференция «Научное обеспечение агропромышленного комплекса» (Краснодар, 2019), V Всероссийская научно-практическая конференция «Биологические и экологические основы селекции, семеноводства и размножения растений» (Ялта, 2019), 11-ая Всероссийская конференция молодых учёных и специалистов «Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки сельскохозяйственных культур» (Краснодар, 2021), Всероссийская научно-практическая конференция, посвященная 20-летию АПИ-лаборатории биологического факультета Кубанского государственного университета «Общественные насекомые. Современные проблемы пчеловодства» (Краснодар, 2021).

Публикация результатов исследования. По материалам диссертации опубликовано 17 научных работ, в том числе 7 – в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объём диссертации. Диссертационная работа изложена на 140 страницах, выполнена в компьютерном исполнении и состоит из введения, пяти глав, заключения, рекомендаций для селекции, списка использованной литературы и приложений. Экспериментальные данные приведены в 39 таблицах, 35 рисунках и 17 приложениях. Список использованной литературы содержит 226 источников, в том числе – 128 иностранных.

1 СЕЛЕКЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕПРОДУКЦИОННЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА

1.1 Биология цветения подсолнечника

Подсолнечник однолетний *Helianthus annuus* L. является типичным ксеногамным (перекрёстноопыляющимся) растением. Кроме того, у него может наблюдаться гейтеногамия, т.е. переопыление разных цветков в пределах одной корзинки. Это может происходить, когда отсутствует перекрёстное опыление (Skoric et al., 2012).

Соцветие подсолнечника однолетнего – корзинка (рис. 1), диаметр которой варьирует от 14 до 24 см (Борисенко и др., 2015). Среднее количество трубчатых цветков в корзинке, которые после оплодотворения образуют семянки составляет около 1400 штук (Волгин и др., 2015).



Рисунок 1 – Корзинка культурного подсолнечника (Skoric et al., 2012)
1 – ложноязычковые цветки (стерильные); 2 – трубчатые цветки (фертильные); 3 – листочки обёртки

Трубчатые цветки подсолнечника – фертильные, состоящие из чашечки, венчика, тычинок и пестика. Чашечка представлена двумя сильно редуцированными чашелистиками (около 4 мм), имеющих вид не больших рожков, окраска изменяется от светло-жёлтой до антоциановой. Чашелистики располагаются на верхнем конце завязи в месте соединения её с венчиком.

Венчик представлен пятью сросшимися лепестками, образуя форму трубочки. Нижняя его часть имеет кольцеобразное вздутие. Верхняя часть венчика заканчивается пятью зубчиками яйцеобразной формы. Окраска венчика трубчатого цветка может изменяться от жёлтой (Попов и др., 2013) до пурпурной (Перетягина и др., 2018). Длина и ширина (диаметр) венчика варьируют от 8 до 12 мм и от 2 до 5 мм, соответственно. Трубчатые цветки подсолнечника имеют нектарники, которые выделяют нектар для привлечения насекомых-опылителей (Chabert et al., 2020) (рис. 2).

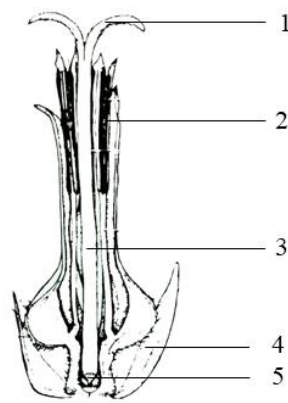


Рисунок 2 – Трубчатый цветок подсолнечника (Sammataro et al., 1985 а)
1 – рыльце; 2 – пыльник; 3 – столбик; 4 – чашелистики; 5 – нектарник

Андроцей цветков подсолнечника представлен пятью тычинками, со сросшимися в виде трубки пыльниками располагающийся на пяти свободных нитях. Пыльники четырёхгнездные объединены попарно в две теки (Камелина, 2009). Количество пыльцы зависит от генотипа подсолнечника. Во время созревания пыльников их гнёзда раскрываются, и пыльца попадает в трубочку (Дьяков и др., 1975).

Гинецей представлен завязью, столбиком и рыльцем. Рыльце двулопастное, длина которого составляет 3-5 мм. В центре корзинке могут встречаться цветки, рыльца которых трех и более лопастные. Внутри столбика имеется каналчик. После выхода рыльца из пыльниковой трубки длина столбика составляет 8-12 мм. Завязь – одногнездная, расположенная в нижней части венчика, содержит одну обратную семяпочку (Дьяков и др., 1975).

Корзинки подсолнечника начинают своё цветение с раскрытия ложноязычковых (лучевых) цветков. На следующий день зацветают первые ряды трубчатых цветков в направлении от периферической к центральной части корзинки (Никитчин, 1993).

Ранним утром после раскрытия трубчатых цветков, начинают рост тычиночные нити, поднимая пыльники к верхней части венчика. После того, как вышел из венчика пыльник, рост тычиночных нитей прекращается. В этот момент трубочка пыльника заполнена зрелыми пыльцевыми зёрнами. Затем начинается рост столбика пестика и постепенно рыльце входит в пыльниковую трубку выталкивая оттуда пыльцу. Через пару часов пыльцу, находящуюся на пыльниках, рассеивают насекомые и ветер. Выход рыльца из пыльника заканчивается расхождением его лопастей, которые вскоре будут готовы к опылению. При благоприятных условиях жизненный цикл трубчатого цветка подсолнечника составляет полтора суток (Пустовойт, 1990).

У подсолнечника однолетнего существует несколько приспособительных характеристик к перекрёстному опылению:

- цветение трубчатых цветков, где рыльца пестиков открыты для чужой пыльцы;
- одновременное созревание андроцея и гинецея (протерандрия);
- самонесовместимость;
- наличие в трубчатых цветках нектара для привлечения опылителей.

1.2 Автофертильность растений подсолнечника

Культурный подсолнечник имеет широкий ряд дикорастущих родственных видов различной ploидности. Для диких видов подсолнечника характерен высокий уровень самонесовместимости, приводящий к гибридизации индивидуального растения (Heiser, 1954). При самоопылении 31 однолетнего и восьми многолетних видов степень завязываемости семян

(автофертильность) варьировала от 0 до 2 %. Отсутствие самоопыления приводит к высокой гетерозиготности популяции и эффекту гетерозиса (Serieys, 1987).

При изучении самонесовместимости диких видов подсолнечника было отмечено, что в реципрокных скрещиваниях присутствовали различия, предполагая спорофитную несовместимость, которая, находилась под контролем 5-7 *S* аллелей (Fernandez-Martinez et al., 1978).

Оплодотворение подсолнечника пылью другого растения является более эффективным. Чужеродная пыльца прорастает на рыльце значительно интенсивнее, проникает в пестик вдвое быстрее, чем собственная пыльца и завершает оплодотворение в течение более короткого периода времени (Putt, 1943; Ustinova, 1951; Nabura, 1957).

Фактор самонесовместимости может присутствовать как в пыльце, так и в пестике, включая зону несовместимости на поверхности его рыльца. Самонесовместимость бывает не полной, и определенный процент самоопыления допускается, что позволило получить инбредные линии и гибриды этой культуры. Подсолнечник однолетний очень избирателен к пыльце при оплодотворении и яйцеклетка может быть оплодотворена только пыльцой, выбранной материнским растением (Морозов, 1947; Ivanov, 1975). У подсолнечника, в дополнение к генетически контролируемой самонесовместимости, существует также явление протерандрии (Бурлов и др., 1986).

Автофертильность растений подсолнечника, является важным селекционным признаком (Бочковой и др., 2018; Гриднев, 2013; Зайцев, 2009). В селекции самоопылённых линий подсолнечника необходимо отбирать формы с высоким процентом автофертильности, которые затем используют для создания гибридов, урожайность которых будет менее зависима от присутствия насекомых-опылителей и неблагоприятных факторов окружающей среды в момент цветения (Бятец, 2004; Soare et al., 1996; Kovacik et al., 1996).

В большинстве случаев, отмечают достоверную положительную корреляцию ($r=0,66$) между автофертильностью и урожайностью инбредных линий и гибридов подсолнечника (George et al., 1980; Chikkadevaiah et al., 2002; Fick, 1978).

Повышение автофертильности даже на 1 %, приводит к росту семенной продуктивности на пол грамма с одного растения, что значительно улучшит урожайность подсолнечника, особенно при дефиците опылителей (Бочковой и др., 2017). Гибриды подсолнечника имеющие не высокие показатели автофертильности существенно снижают урожайность, в условиях недостатка насекомых-опылителей (Furgala et al., 1979).

Во многих исследованиях отмечают низкий уровень автофертильности для сортов-популяций, промежуточные значения имеют инбредные линии, для гибридов эти показатели обычно значительно выше (Горьковская, 2011). Результаты, полученные во ВНИИМК, показали, что автофертильность гибридов, составила 43, самоопыленных линий – 37 и сортов-популяций – 7 % (Бочковой и др., 2020).

Средняя автофертильность гибридов подсолнечника отмечена на уровне 68 % (Astiz et al., 2011; Горьковская, 2011). По мнению ряда учёных, значения этого признака должны быть, от 75 % и выше (Lilleboe, 1993; Javed et al., 1992). Необходимо проводить выбраковку самостерильных растений не способных завязать более 200 семян на корзинку при самоопылении (Мерк и др., 2019).

Для самоопылённых родительских линий подсолнечника, отмечен высокий уровень самосовместимости с собственной пылью, поэтому процент автофертильности у гибридов по сравнению с сортами наиболее высокий (Горьковская, 2011).

Для создания отцовских линий подсолнечника чаще используют гибриды в качестве исходного материала. Число выполненных семян, процент самосовместимых растений при самоопылении значительно выше у линий, выделенных из гибридов, по отношению к сортам. Отцовские формы,

полученные из гибридов, оценивается в 10 %, что в три раза выше выхода из сортового материала – 3 % (Горьковая, 2011).

Самоопылённые линии имеют различный биохимический состав пыльцы, что также может оказывать влияние на высокую автофертильность. Максимальный уровень автофертильности установлен для линии V-1640-23. В пыльце данной линии отмечено наибольшее суммарное количество аминокислот (лизина, лейцина, изолейцина, аспарагиновая и глутаминовая), максимальные значения были и по макро- (азот и фосфор) и микроэлементам (магний, марганец и цинк) однако, низкие показатели были калия. Таким образом, проводя анализ химического состава пыльцы, возможно предполагать процент автофертильности для инбредных линий подсолнечника (Skoric et al., 1980).

Селекция сортов-популяций направлена на получение самостерильных форм, для обеспечения максимального уровня перекрёстного опыления (Vear, 2010). Неоднородность используемых сортов-популяций и последующее расщепление потомств по уровню завязываемости семян при инбридинге дает возможность отбора растений с высокой самофертильностью. Это приводит к постепенному повышению её среднего уровня у линий (Кириллов и др., 2020).

После четвёртого поколения самоопыления отмечено снижение доли самонесовместимых растений и увеличение количества растений с высокими значениями автофертильности. Некоторые линии при первом самоопылении показывают высокий процент завязываемости семян, однако при последующем инбридинге проявляют самостерильные свойства (Кириллов и др., 2019).

Автофертильность подсолнечника – сложный полигенный признак. Насчитывают от пяти до двенадцати генов контролирующие этот признак. Положительное доминирование преобладало в наследовании автофертильности у гибридов. В генетическом контроле признака аддитивный

эффект генов был значительным, хотя в некоторых комбинациях скрещиваний доминирование и неаллельное взаимодействие были важнее (Soare et al., 1996).

Отмечены следующие типы наследования автофертильности в поколении F_1 : доминирование низкозначимого родителя в шести скрещиваниях, промежуточное в двух и доминирование высокозначимого родителя в двух. Аддитивные генетические эффекты имели наибольшее значение при наследовании признака, они были найдены в девяти из десяти скрещиваний. Доминантные эффекты генов были существенными и отрицательными в пяти скрещиваниях (Joksimovic et al., 2003; Skoric et al., 2012).

Автофертильность – сложный признак с точки зрения фенотипической реализации и с точки зрения наследования. Частичное доминирование наиболее распространенный способ наследования признака в поколении F_1 (Vranceanu et al., 1978).

Существуют различия в проценте завязываемости при автогамии (самооплодотворении в рамках того же цветка) и гейтоногамии (самоопыление между различными цветками в той же корзинке). При гейтоногамии наблюдали промежуточное и частичное доминирование, тогда как в случае автогамии высокий уровень завязываемости носил рецессивный характер (Бурлов и др., 1986).

На ряду с автофертильностью важным показателем является избирательность оплодотворения, с помощью которого можно более четко определить селекционную ценность инбредных линии подсолнечника (Зайцев, 2007).

1.3 Завязываемость семян подсолнечника

Процент завязываемости семян у подсолнечника при свободном цветении (отношение завязавшихся семян к количеству трубчатых цветков в корзинке), зависит от: образования гамет, слияния мужских и женских

половых клеток и формирование эмбриона растения. Эти процессы находятся под генетическим контролем, а также зависят от факторов окружающей среды, что делает завязываемость полифакториальным признаком (Joksimovic et al., 2003).

Выделяют две основные формы пустоплодности подсолнечника, которые могут быть у одного и того же растения: в центральной части и разбросанную по всей корзинке. Доля выполненных семян в периферических и промежуточных зонах корзинки составила 75-80 %, тогда как в центральной зоне корзинки – 50-55 % (Saranga et al., 1996).

Пустоплодность в центральной части корзинки в основном обусловлена обеспеченностью растения водой, т.к. трубчатые цветки центральной зоны хуже снабжаются водой, чем периферийные, что связано с сосудистопроводящей системой. Вторая форма пустоплодности, существенно не зависит от степени обеспечения влагой растения, т.к. она вызвана другими причинами. Главные из которых – избирательность при оплодотворении и наличие насекомых-опылителей (Прокофьев и др., 1967; Перестова, 1988).

Уровень агротехники в совокупности с погодными условиями, влияют на пустоплодность сильнее, чем генотипические особенности растений. Для растений подсолнечника в период цветения, большое значение имеют высокая температура и низкая относительная влажность воздуха (Морозов, 1959).

Дефицит водно-воздушных свойств почвы может приводить к снижению продуктивности растений подсолнечника. Корневая система хорошо развивается в почве не плотной структуры, формируя большую продуктивность вегетативной массы и репродуктивных органов. При проведении глубокой обработки почвы с дополнительным рыхлением подпахотного слоя, происходит улучшение её, тем самым увеличивается продуктивность подсолнечника до 11 %. (Пигорев, 2004).

Количество выполненных семян в корзинке также увеличивается при проведении предпосевной обработки. Семянки обрабатывают смесью из МиБАС (4,00 л/т), силка (0,05 л/т) и эмистима С (0,02 л/т) с разбавлением

водой до объема 10 л на 1 тонну. Некорневая подкормка растений Акварином 5 увеличивала количество выполненных семян в корзинке на 31, от внесения $N_{30}P_{30}$ – на 56 и от сочетания приемов – 68 штук (Тишков и др., 2008).

Изученные В-линии, Rf-линии, гибриды и сорта показали высокий уровень семенной продуктивности, включая даже те генотипы, которые имели низкий уровень автофертильности, в условиях интенсивной передачи пыльцы других генотипов с помощью опылителей (Fick et al., 1974).

Рядом авторов отмечены следующие типы наследования завязываемости семян подсолнечника: промежуточное, частичное доминирование, доминирование и гетерозис (Marinkovic, 1984; Joksimovic, 1992, Joksimovic et al., 1995; Lande et al., 1998; Hladni, 2007).

Завязываемость у подсолнечника наследуется по типу высокородительского доминирования и положительного сверхдоминирования. В исследовании были получены весьма существенные значения гетерозиса по завязываемости в поколении F_1 от 37 до 56 % (Joksimovic et al., 2000).

Аддитивное и неаддитивное действие генов играет важную роль в наследовании завязываемости, но неаддитивный компонент генетической дисперсии имеет большее значение (Joksimovic, 1992; Joksimovic et al., 1995). С другой стороны, другим автором было обнаружено, что аддитивный компонент оказывает большее влияние (Marinkovic, 1984).

Также была обнаружена высокая доля доминирующих генетических эффектов и отсутствие эпистатических эффектов в наследовании завязываемости (Holtom et al., 1995). К наиболее важным генетическим факторам отнесены эффекты доминантных генов и двойной эпистаз. Аддитивные генные эффекты не были значительными, хотя наблюдали их взаимодействие (Gangappa et al., 1997).

Обнаружен эпистаз в большинстве изученных комбинаций F_1 . Расчётные значения дигенных эпистатических эффектов были выше, чем у аддитивных, но ниже, чем у доминантных генных эффектов. Кроме того,

показано наличие аддитивного \times доминантного взаимодействия в трех комбинациях F_1 , аддитивный \times аддитивный эпистаз в пяти, и двойной эпистаз – в двух. Наиболее значительный дигенный эпистаз в наследовании завязываемости связан с взаимодействием между аддитивными и доминантными генами (Joksimovic et al., 2000).

1.4 Особенности пыльцы подсолнечника

Для перекрёстноопыляемых культур, качество пыльцевых зёрен особенно актуально в изучении биологии цветения. Завязываемость и урожайность семян может снижаться, из-за высокого процента стерильных пыльцевых зёрен (Whelan, 1978).

Поворотным моментом в жизненном цикле растений является цветение, т.к. происходит переход от вегетативного роста к генеративному развитию. Растению важно накопить питательные вещества для образования цветков и гормоны (регулирующие в том числе макро- и микроспорогенез) (Поддубная-Арнольди, 1964; Батыгина, 1974; Бажина и др., 2007).

Воздействие практически всех факторов внешней среды (температура, влажность воздуха, засуха и антропогенное воздействие) может значительно влиять на мужскую генеративную систему растений. Внутренние факторы, такие как способ размножения (особенно апомиксис), неустойчивость кариотипа, наличие хромосомных отклонений, воздействуют на качество пыльцы (Куприянов, 1983).

Для растений с высоким репродуктивным потенциалом в зрелых пыльниках, помимо фертильной пыльцы, встречаются аномальные пыльцевые зёрна (Куприянов и др., 1975). Высказано предположение, что аномалии клеток репродуктивных органов – это проявление апоптоза (Batygina, 2012).

К фертильным относят зрелые пыльцевые зёрна, имеющие нормальную морфологию и способные к оплодотворению. Внешняя морфология и

внутреннее строение пыльцы определяются характеристиками конкретного семейства растений (Френкель и др., 1982).

Для определения фертильности пыльцевых зёрен используют специальные методы окрашивания: ацетокарминовый, ацетоорсеиновый, йодный и др. После окрашивания ацетокармином или ацетоорсеином фертильные зрелые трёхклеточные пыльцевые зёрна подсолнечника характеризуются тёмно-красным цветом. Стерильные пыльцевые зёрна, в свою очередь имеют очень слабую или неравномерную окраску. В данных пыльцевых зёрнах спермии отсутствуют (Паушева, 1988). К жизнеспособным относят зрелые пыльцевые зёрна, способные к формированию пыльцевых трубок (Круглова Н.Н., 2020). В селекционной работе жизнеспособность пыльцы чаще всего определяют методом проращивания пыльцы на искусственной питательной среде (агаризованной сахарозе). Также проводят наблюдения за прорастанием пыльцы, нанесённой на рыльце пестика (Крюков, 1999).

С другой стороны, часть пыльцевых зрелых зёрен имеющих нормальную морфологию (т.е. фертильные) остролодочника сходного, не прорастали даже на оптимизированной питательной среде, т.е. понятие «фертильность» шире понятия «жизнеспособность» пыльцевых зёрен (Круглова А.Е., 2011). Для достижения высокой завязываемости семян необходимо достаточное количество фертильных пыльцевых зёрен, при этом каждый вид растений имеет свой показатель (Фегри и др., 1982).

Аномальные пыльцевые зёрна могут встречаться и у фертильных растений (Круглова и др., 2009; Круглова Н.Н., 2011; Круглова А.Е., 2011). Выделяют следующие виды аномалий:

- 1) клеточные (дополнительные деления археспориальных клеток; нарушение при митотическом делении пыльцевого зерна; наличие мелких, крупных, деформированных или пустых пыльцевых зёрен);
- 2) ядерные (формирование многоядерных структур);

- 3) цитоплазматическая (нарушение вакуолизации микроспор; «пузырчатая» и «звёздчатая» цитоплазма клеток);
- 4) структурно-архитектонические (нарушение ориентации микроспоры в гнезде пыльника, деформация тканей гнезда пыльника).

Нарушение в развитии пыльцевого зерна вызванное остановкой и последующим его разрушением называют дегенерацией (Круглова, 2020).

Пыльцевые зрелые зёрна нормальной морфологии не способные к прорастанию на питательной среде и соответственно к оплодотворению относят к стерильным. Понятие «стерильность пыльцевых зёрен» является антонимом понятия «фертильность пыльцевых зёрен». Пыльцевые зрелые зёрна с отклонениями от нормальной морфологии, отсутствием или слабым окрашиванием красителями относят к дефектным. Дефектной считают пыльцу, если степень дефектности больше 11 % (Куприянов, 1989).

Мужская фертильность подсолнечника – это важный селекционный признак, поэтому необходимо проводить цитологические исследования пыльцы для правильной оценки фертильности растений (Воронова и др., 2019). В норме у подсолнечника фертильность пыльцы достигает 90-100 %. Пыльцевые зёрна подсолнечника однолетнего трёхклеточные, трёхбороздно-поровые имеют сферическую форму и достаточно толстую оболочку (Куприянова и др., 1972; Воронова и др., 2011). Экзина образует равномерно расположенные крупные шипы до 5 мкм в высоту. Окраска пыльцы подсолнечника жёлтая, средний размер диаметра пыльцевых зёрен составляет 28-32 мкм (Воронова и др., 2019) (рис. 3).

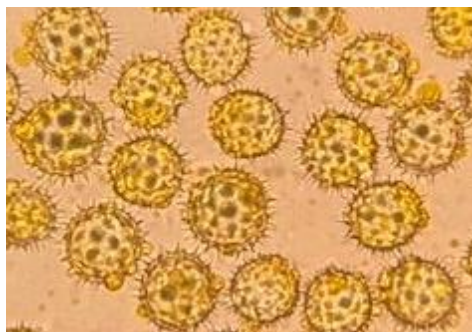


Рисунок 3 – Пыльцевые зёрна подсолнечника

Цитологические исследования показали, что некоторые генотипы подсолнечника имели нормально сформированные пыльники, однако качество пыльцевых зёрен было неоднородным. Растения имели до 50 % пыльцевых зёрен с отклонениями: по размеру (микро- и макропыльцевые зёрна) и по окраске цитоплазмы (Воронова и др., 2011). Отклонения в развитии пыльцы подсолнечника отмечали начиная с мейотической стадии, где в микроспороцитах наблюдали изменения в мейозе, а в тапетальной ткани – преждевременную дегенерацию клеток (Tatintseva, 1971).

У многолетних видов подсолнечника *Helianthus tuberosus* (подсолнечник клубненосный) и *Helianthus ciliaris* (подсолнечник реснитчатый) морфологическая гетерогенность и аномалии в развитии пыльцевых зёрен присутствовали со стадии, одноядерной невакуолизированной микроспоры (Бабро и др., 2018).

В работах многих исследователей установлено отрицательное влияние гербицидов на процессы микроспорогенеза, в результате чего снижается фертильность и жизнеспособность пыльцевых зёрен. Однако, сельскохозяйственные культуры имеют разную чувствительность к гербицидам (Цаценко, 2000).

Фертильность пыльцы была в пределах нормы после обработки линий гербицидоустойчивого подсолнечника гербицидом Евро-Лайтинг (Звягина, 2015). В других исследованиях после обработки гербицидом растений была отмечена, морфологическая гетерогенность пыльцы, т.е. выделяли крупные, мелкие и слипшиеся пыльцевые зёрна (Fairchild et al., 1997).

Репродуктивный потенциал растений возможно определить с помощью пыльцевого анализа. Фертильность, жизнеспособность и морфологические характеристики пыльцевых зёрен (размер, рисунок экзины) необходимо учитывать в селекционной работе для получения продуктивного потомства. Высокая степень не типичных пыльцевых зёрен снижает фертильность растения, что в конечном счёте может негативно сказаться на потенциальной

семенной продуктивности (Левина, 1981; Круглова Н.Н., 2001; Батыгина и др., 2002; Круглова А.Е., 2011).

1.5 Характеристика венчика цветков подсолнечника

Соцветие подсолнечника имеет два типа цветков: ложноязычковые (стерильные) и трубчатые (фертильные) (Дьяков и др., 1975). Стерильные ложноязычковые цветки расположены по периметру корзинки подсолнечника, окраска их изменяется от белой до антоциановой, но чаще всего бывает жёлтой, лимонно-жёлтой (лимонно-жёлтой с антоцианом) и оранжевой (Васин, 2008; Толмачёв, 1998).

При скрещивании генотипов, между собой с жёлтыми и оранжевыми язычковыми цветками, жёлтый оказался доминирующим над оранжевым в поколения F_1 и контролировался геном L (Kovacic et al., 1976).

Оранжевый цвет язычковых цветков контролируется рецессивным геном l , в то время как лимонный цвет определяется геном la , который эпистатичен по отношению к L аллелю (Leclercq, 1968). Объединение между доминантными аллелями L и La даёт жёлтые язычковые цветки, генотип $ll-La$ приводит к оранжевой окраске, в то время как, комбинации $L-lala$ и $ll-lala$ приводят к лимонно-жёлтому цвету (Fick, 1976).

В скрещивании между линиями ВИР531 (сильная антоциановая пигментация всех органов растения) и ВИР546 (без антоциановой пигментации), все растения F_1 были с антоциановой пигментацией, но интенсивность окраски не совпадала с самой линией ВИР531 в любом из вегетативных органов (Гаврилова и др., 2003).

Существует несколько форм ложноязычковых цветков подсолнечника: короткие и длинные трубкообразные; перьевидные; локально свернутые; короткие полосовидные и колокольчиковидные. При скрещивании образцов подсолнечника с особенностями морфологии цветков с нормальными линиями, было установлено в потомстве F_1 и F_2 трубкообразность и

колокольчиковидность ложноязычковых цветков наследуются как моногенные рецессивные признаки (Толмачев, 2006).

Мутация трубкообразных ложноязычковых цветков (*turf*) у подсолнечника характеризуется изменением от зигоморфного венчика к почти актиноморфному трубкообразному венчику язычкового цветка, что позволяет различать фертильные тычинки и пестики (Fambrini et al., 2007).

Окраску и форму ложноязычковых цветков подсолнечника можно использовать в семеноводстве гибридов как маркерные признаки. Так как подсолнечник является энтомофильным видом растений, морфологические изменения цветков могут приводить к снижению аттрактивности для опылителей (Никитина, 1972; Фегри и др., 1982). Очевидно важное значение окраски и различных форм краевых цветков в селекции декоративного подсолнечника (Sujatha, 2008).

Трубчатые цветки подсолнечника заполняют всю внутреннюю часть корзинки (Морозов, 1947), число которых может достигать 3000 шт./корзинке (Cupina et al., 1989). Окончательное количество трубчатых цветов формируется на 5-ой и 6-ой фазах органогенеза (Palmer et al., 1985).

В связи с этим, на ранних стадиях развития растений должен быть выполнен оптимальный набор агротехнических приемов для полноценной реализации генетического потенциала растений по числу трубчатых цветков. На более поздних стадиях развития растений количество трубчатых цветков не зависит от факторов окружающей среды (Portlas et al., 2018).

Длина венчика трубчатого цветка – это важный морфологический признак, который в ходе сопряжённой эволюции связан с длиной пчелиного хоботка, т.е. определяет доступность нектара (Cariveau et al., 2016). К сожалению, в работах разных авторов не всегда ясно описана процедура измерения этого признака, что может приводить к неопределённости сопоставления его абсолютных значений при сравнении данных разных исследователей.

Пчёлы используют ротовой аппарат длиной около 6,46 мм для сбора нектара. Генотипы подсолнечника, использованные в исследовании, имели венчики длиной 4,8-5,5 мм, и венчики, которым отдавалось предпочтение в виде частого посещения пчёлами, были наименьшими в этом диапазоне (Balana et al., 1992).

Существует высокая отрицательная корреляция (-0,65) между признаками длины венчика трубчатого цветка и пчелопосещаемостью у подсолнечника (Bailez et al., 1988). Ряд других авторов также подчеркивали важность длины венчика при опылении подсолнечника насекомыми (Shein et al., 1980; Montilla et al., 1988; Du Toit et al., 1991; Pham-Delegue et al., 1990; Torres et al., 2002).

Изучаемые самоопылённые линии имели различия по пчелопосещаемости и длине трубчатого цветка. Пчелопосещаемость линии ВК905 составила 0,02 особь/растение/минута, при большой длине венчика 6,4 мм. Для линий ВК678, ВК101, ВА760 и ЭД765 пчелопосещаемость была 0,25, 0,25, 0,22 и 0,20 особей на растении в час, соответственно. При этом длина венчика для этих линий составила 5,7, 4,7, 5,1 и 5,3 мм, соответственно. Таким образом, генотипы имеющие, большие значения длины венчика являются труднодоступными для сбора нектара опылителями (Бочковой и др., 2020 а).

Длина венчика трубчатых цветков у изученных селекционных линии ВНИИМК, варьировала от 3,5 до 4,8 мм. На аттрактивность отдельных генотипов подсолнечника для опылителей длина венчика оказывала существенное влияние. Наиболее часто посещались насекомыми линии с короткими венчиками 3,5-4,0 мм. Увеличение длины венчика трубчатого цветка выше 4,2 мм, приводило к снижению пчелопосещаемости. Наименьшая привлекательность растений подсолнечника к пчёлам была у линии с самым длинным венчиком трубчатого цветка 4,8 мм. Между аттрактивностью подсолнечника к опылителям и длиной венчика установлена отрицательная корреляция ($r=-0,78$) (Матиенко, 1988).

Генотипы подсолнечника, имеющие размер трубчатых цветков от 8 до 10 мм, были наиболее привлекательны, чем генотипы с длиной венчика более 10 мм (Sammataro et al., 1983).

Однако, в других исследованиях ВНИИМК не установлена связь размера цветка и аттрактивности подсолнечника к опылителям. Так, например у линий ВК678 и 57R длина венчика была одинаковой на уровне 3,7 мм, но отмечена разная посещаемость пчёлами, что может указывать на наличие других факторов аттрактивности (Шаповалова, 2003).

Увеличение длины венчика отрицательно влияло на посещение опылителями, которое было отмечено на стерильных линиях подсолнечника (Miklic, 1996).

Длина венчика 100 самоопылённых линий имела широкие пределы изменчивости и составила 6,8-9,9 мм. Посещаемость опылителями увеличивалась в двое при уменьшении длины на 2 мм (Mallinger et al., 2018).

При определении наследования длины венчика средние значения изменялись в пределах 7,23-10,22 мм. Различия между большинством генотипов были значительными. Год как фактор также оказал достоверное влияние на проявление этого признака. При наследовании длины венчика наблюдалось частичное доминирование родителя с меньшей длиной венчика. Однако по отношению к среднему родительскому показателю не удалось определить характер наследования ни в одной из гибридных комбинаций (Joksimovic et al., 2003 a).

1.6 Пчёлопосещаемость растений подсолнечника как адаптивный признак

Более 310 миллионов лет назад, в каменноугольный период палеозойской эры на Земле появились первые крылатые насекомые. Палеонтологическая история перепончатокрылых насекомых начинается с триасового периода мезозойской эры (Расницын, 1980). Наиболее древние

представители надсемейства пчелиных были найдены в отложениях юрского геологического периода (около 200 млн лет назад) (Абакарова, 2016).

Согласно Ч. Дарвину, коэволюция цветковых растений и насекомых-опылителей привела к смене споровых и голосеменных на покрытосеменные растения (Дарвин, 2016). В настоящее время $\frac{3}{4}$ видов цветковых растений являются энтомофильными, из которых 80 % опыляются пчелой медоносной и дикими пчёлами (Proctor et al., 2003). Рассвет покрытосеменных растений привел к бурному развитию мира животных (Аугуста и др., 1966).

В эволюции цветка большое значение имеют такие морфологические приспособления как, сростнолепестный зигоморфный венчик, ценокарпный гинецей, происхождение нижней завязи, которые способствуют опылению насекомыми (Тахтаджан, 1954). Первые примитивные цветковые растения для привлечения опылителей использовали исключительно пыльцу, т.к. способность выделять нектар отсутствовала.

Появление нектарников в цветках и секрция нектара привело к перелому в развитии энтомофилии. Нектар явился дополнительным к пыльце пищевым ресурсом, привлекавшим насекомых к цветку (Егорагин, 2019). Пыльца и нектар выделяемые цветками растений, служат пищей для насекомых, приводя к их перелёту с цветка на цветок, что повышает степень перекрёстного опыления.

Первые пчёлы собирали пищу ротовыми органами в зобики, затем появились приспособления для сбора пыльцы: особые волоски на теле, корзиночки и мешочки. Растения выделяют пыльцу в достаточном количестве для привлечения насекомых и для опыления. Для диких и культурных видов растений необходимо наличие опылителей (Абакарова, 2016).

Подсолнечник культурный является аллогамным видом растения. В Российской Федерации это одна из основных сельскохозяйственных энтомофильных культур (Димча, 1988; Морева и др., 2014).

Филогенетическая адаптация подсолнечника привела к низкому уровню завязываемости семян при самоопылении и выделение цветками

достаточного количества нектара, для осуществления перекрёстного опыления растений с помощью насекомых (Corbet, 1978).

На участках размножения материнских линий и участках гибридизации подсолнечника насекомые-опылители играют необходимую роль, так как происходит перенос пыльцы от фертильной к стерильной форме (Карасек, 1987; Dimitrov et al., 1994; Smith, 1978; DeGrandi-Hoffman et al., 2000; Greenleaf et al., 2006; Klein, 2007). На товарных посевах гибридов и сортов подсолнечника с невысокими показателями автофертильности (около 30 %) (Зайцев, 2014) также важны опылители для того, чтобы максимально мог реализоваться продуктивный потенциал растений (Семихненко и др., 1965; Dahlgren, 1964).

Опыление насекомыми улучшает качество масла (Free, 1993), массу и всхожесть семян подсолнечника (Chaudhary, 2001; Wakhle et al., 1978). Наличие и кормовое поведение опылителей на цветках является специфичным для генотипа и зависит от морфометрических вариаций, включая структуру цветка, длину венчика, пигментацию рыльца и другие факторы (Kamler, 1997; Chaudhary et al., 2017). Однако, нектар и пыльца подсолнечника выступают в качестве основных факторов аттрактивности, так как служат источником пищи для опылителей (Ellis et al., 2015; Garratt et al., 2014; Klatt et al., 2013; Klein et al., 2007; Smith, 1978).

Также пчелопосещение и поведение пчёл в значительной степени находятся под влиянием метеорологических факторов, таких как ветер, осадки, температура и относительная влажность воздуха (Буслаев, 2005).

Сухая погода уменьшает нектаропродуктивность растений, в результате чего пчёлы тратят больше времени на каждую корзинку подсолнечника и возвращаются в улей реже, и, таким образом, посещают больше растений за вылет (Skoric et al., 2012).

В посевах подсолнечника доминирующим видом является культурная пчела (*Apis mellifera* L.), с долей от 69 до 98 % (Деркач и др., 2016). Рабочая особь пчелы медоносной посещает цветки для сбора нектара и пыльцы, несет

на теле в среднем четыре миллиона пыльцевых зёрен, тем самым переопыляя растения (Гаева, 2015). К опылителям подсолнечника также относят: одиночных пчёл, шмелей и цветочных мух (Miklic, 1996). Перепончатокрылые опылители подсолнечника представлены 35 видами из 12 родов и шести семейств. Семейства Andrenidae и Halictidae представлены восемью, Antophoridae – шестью, Megachilidae и Apidae – пятью и Melittidae – тремя видами (Голиков, 2008). Пчелу медоносную *A. mellifera* используют в качестве управляемого опылителя, в то время как дикие пчёлы также вносят прямой и косвенный вклад в опыление подсолнечника (Nderitu et al., 2008).

Самый не дорогой способ увеличения урожайности подсолнечника, это опыление пчёлами, который другие агротехнические приёмы не могут заменить. Согласно выводам ряда учёных, стоимость продукции, полученной в ходе опылительной деятельности медоносных пчёл, во много раз превосходит прямые затраты пчеловодства (Артохин, 2001; Ченикалова, 2002; Козин, 2011; Abrol, 2012).

Количество пчёлосемей в России за последние четыре года сократилось до 3,1 млн. Для полноценного опыления имеющихся в РФ энтомофильных сельскохозяйственных культур необходимо свыше семи млн пчёлосемей (Комлацкий и др., 2020). На территории Краснодарского края в 2018 г. отмечено 6089 пчёлосемей (Мудрак и др., 2018).

Для продуктивного опыления подсолнечника на 1 га посева необходима одна пчёлосемья с большим количеством лётных особей и разновозрастного расплода (Морева и др., 2007; Комлацкий, 2017). Из-за недостаточного опыления урожайность подсолнечника может снижаться на 30-40 % (Бочковой и др., 2017; Миронов, 1969). На товарном посеве гибрида подсолнечника Натали дополнительное пчелоопыление увеличило урожайность семян на 29 % (Сазоненко и др., 2019).

Пчелопосещаемость корзинок подсолнечника изменяется в течении дня. Пики посещения подсолнечника пчелой медоносной: 9-10 ч. утра и 16 ч. дня для сбора нектара; 10 ч. утра для сбора пыльцы (Free, 1964).

Шкалу привлекательности подсолнечника к опылителям разработали во ВНИИМК (число пчёл на корзинке в час): 0-20 – слабая; 20-50 – средняя; 50-70 – высокая; >71 – очень высокая (Ткаченко и др., 1991).

Пчелопосещение корзинок подсолнечника достигает пика в 10-11 ч. утра и уменьшается во второй половине дня (Bedascarrasbure et al., 1988). С другой стороны, установлена высокая частота пчелопосещения подсолнечника в послеполуденные часы (Bailez et al., 1988 a).

Пчелопосещаемость – признак сложной полигенной природы. Пчелопосещаемость у гибрида Кубанский 93 была выше, чем у его родительских форм. Для других изученных простых межлинейных гибридов не отмечено увеличение пчелопосещаемости гибридных растений, по отношению к их родительским линиям. Пчелопосещаемость трехлинейных гибридов и их родительских линий также была на одном уровне (Зайцев, 2014). Промежуточное наследование признака посещаемость пчёлами отмечено для гибрида Меркурий. Пчелопосещаемость других гибридов была на одном уровне одной из родительских линий. Сверхдоминирование для признака пчелопосещаемости встречалось эпизодически (Зайцев, 2014).

Гибриды подсолнечника были более привлекательными для пчёл, чем их родительских линии, также отмечен положительный гетерозис для этого признака по отношению к лучшим родителям. Отмечено, что посещаемость пчёлами стерильных линий была ниже, чем их фертильных аналогов, что скорее всего связано с наличием пыльцы (Miklic, 1996).

Результаты изучения пчелопосещаемости сортов подсолнечника позволили предположить, что медоносные пчёлы проявляют стабильное предпочтение определенным сортам вне зависимости от года и места выращивания. Избирательное кормовое поведение демонстрирует наличие изменчивости медоносного потенциала между генотипами (Cerrutti et al., 2016).

Дикие пчёлы рода *Melissodes* sp. являются важными опылителями подсолнечника на всем Американском континенте. Их присутствие отмечено

как на товарных полях подсолнечника (Mallinger et al., 2018; Torretta et al., 2010; Cilla et al., 2012), так и на семеноводческих участках (DeGrandi-Hoffman, 2000; Parker, 1981; Sardinas et al., 2015; Mallinger et al., 2017). Одиночные пчёлы *Melissodes* sp. были доминирующими на фертильных растениях подсолнечника, эффективно собирая пыльцу в течение всего дня, что подтверждает их трофическое предпочтение. С другой стороны, на стерильных растениях преобладали медоносные пчёлы, собирающие нектар (Barcala et al., 2019).

Ветроопыление у подсолнечника практически отсутствует, т.к. пыльцевые зёрна крупные, поверхность покрыта шипиками с помощью которых она лучше прилипает к опылителям (Hesse, 1980). Однако, кастрированные корзинки подсолнечника, изолированные сеткой из проволоки для предотвращения опыления насекомыми, показали высокий уровень завязываемости семян (Плотников, 1940).

Пыльца теряет способность к прорастанию после того, как пчёлы собрали её в свои корзиночки (Maurizio, 1959). Это происходит под действием жирной (10-окси-2-деценоевой) кислоты, вырабатываемой челюстными железами насекомых (Lokoschus et al., 1968). Пчеле медоносной требуется посетить в условиях цветения растений в ботаническом саду от 7 до 120 цветков, чтобы собрать порцию пыльцы, а для наполнения зобика нектаром – от 250 до 1446 цветков (Ribbands, 1949).

1.7 Нектар подсолнечника как аттрактант для опылителей

Подсолнечник прежде всего относится к масличным культурам, но он также является хорошим медоносным растением (Breeze et al., 2019). В нормальных агроэкологических условиях, корзинки подсолнечника могут синтезировать нектар в количестве, необходимом для производства пчёлами около 60 кг мёда с гектара посева (Малькова, 2011).

Нектар образуется специализированными секреторными структурами венчика трубчатого цветка – флоральными нектарниками, которые имеют форму кольца, от округлых до 4-8-ми гранных очертаний. Нектарник окружает основание столбика пестика, непосредственно располагаясь выше завязи (Sammataro et al., 1985 a).

Нектар подсолнечника – это водный раствор сахаров, в котором содержатся в небольших количествах аминокислоты (Kim et al., 2000) и ароматические вещества. Генотип оказывает влияние на содержание сухого вещества в нектаре и может изменяться от 46 до 76 %. При этом около 52 % в сухом веществе составляет фруктоза, 50 % приходится на глюкозу и до 5 % – на сахарозу (Vear et al., 1990).

Очевидно, что между секрецией нектара растениями подсолнечника и опылением пчёлами существует взаимосвязь. Также отмечено для некоторых гибридов, с высоким процентом автофертильности, уменьшение продуктивности нектара. При этом между автофертильностью и нектаропродуктивностью установлена достоверная отрицательная корреляция ($r=-0,57$). Однако, для отдельных генотипов зафиксировано контркорреляционное сочетание высокой автофертильности и высокого (или среднего) уровня нектаропродуктивности (Vranceanu et al., 1985).

С 1990-х годов отмечено уменьшение объёма получаемого подсолнечного мёда во Франции (Cerrutti et al., 2016). Некоторые пчеловоды связывают это с появлением новых сортов, которые возможно меньше выделяют нектара, в особенности олеиновые сорта, которые ввели с начала 2000-х (Tonin, 2018).

Однако, в исследовании, не было установлено различий в выделении соцветиями количества нектара между современными гибридами подсолнечника, по сравнению с теми, которые выращивались в 1980-2000 гг. Не отмечено также снижения количества сахара у олеиновых гибридов по отношению к линолевым (Chabert et al., 2020).

Нектар является источником питания для насекомых-опылителей, поэтому обладает сильными аттрактивными свойствами (Bohn et al., 1964). Количество и качество нектара подсолнечника зависит от генотипа (Tepedino, 1982; Hadisoesilo et al., 1986; Vear et al., 1990; Zajacz et al., 2006; Ion et al., 2007; Mallinger et al., 2017).

Трубчатые цветки подсолнечника различаются по размерам нектарников, это может частично объяснять различия по количеству секретлируемого нектара (Dafni et al., 1988; Petanidou et al., 2000; Galetto et al., 2004). Венчики наиболее привлекательных генотипов имеют большие нектарники с большим количеством отверстий, чем менее привлекательные цветки (Sammataro et al., 1985).

На количество выделяемого нектара оказывают влияние погодные условия во время цветения и уровень агрофона поля (Corbet, 1978; Rinku et al., 2017), что, в конечном счёте, влияет на число опылителей (Martin et al., 1973).

Секреция нектара напрямую зависит от температуры и влажности воздуха, а также от влажности почвы (Findlay et al., 1971; Villarreal et al., 1990; Nicolson, 1995; Petanidou et al., 1996; Takkis et al., 2015, Takkis et al., 2018; Chabert et al., 2017). Высокая температура выше 27 °C и низкая относительная влажность 25 % воздуха снижают производство нектара (Terzic et al., 2017).

Секреция нектара уменьшается, как только растение испытывает стресс из-за недостатка влаги в почве (Villarreal et al., 1990; Carroll et al., 2001; Descamps et al., 2018; Descamps et al., 2020; Phillips et al., 2018) и увеличивается, с повышением влажности почвы (Wyatt et al., 1992; Waser et al., 2016; Gallagher et al., 2017; Mueller et al., 2020). Существует оптимум влажности почвы, за пределами которого секреция нектара снижается. Эта чувствительность к почвенной воде изменяется в зависимости от генотипа (Boose, 1997; Suni et al., 2020). Не обнаружено отличий в количестве нектара, выделяемого цветками стерильных и фертильных форм (Tepedino et al., 1982; Vear et al., 1990; Mallinger et al., 2017).

Концентрация сахара в нектаре напрямую зависит от относительной влажности воздуха. Низкие значения относительной влажности приводят к быстрому испарению воды из нектара, таким образом увеличивая концентрацию сахара, и, наоборот (Pacini et al., 2007). В большинстве случаев состав сахаров нектара в течение дня не изменяется (Яковлева и др., 1973).

Пчёлы предпочитают собирать нектар подсолнечника с концентрацией сахара 40-50 % (Копелькиевский и др., 1965; Пономарева, 1973). Количество нектара подсолнечника, выделяемое одним цветком, варьирует от 0,11-0,25 мг/цветок (Rinku et al., 2017 a). Наиболее интенсивно секретировается нектар в течение первых двух дней цветения. Максимальное количество нектара продуцируется на стадии выхода тычинок (McGregor, 1976). Нектарность цветков большинства генотипов уменьшается от периферической зоны к центру соцветия (Буслаев, 2007).

Лётная пчела может набрать в медовый зобик 60 и даже 65 мг нектара (Таранов, 1986). При увеличении сахара в нектаре, возрастает его привлекательность к опылителям, даже если его секреция снижена (Еськов, 1992). Различия в производстве нектара не всегда препятствуют пчелопосещению растений. Некоторые линии с небольшим производством нектара могут быть более привлекательными для пчёл. Это явление может происходить под влиянием морфологических характеристик цветков. Недоступность нектара для пчёл часто может быть причиной редких посещений, хотя генотип имеет высокую производительность нектара (Тихонов и др., 1991). Существует несколько методов сбора цветочного нектара: центрифугирование цветков; использование фильтровальной бумаги; использование капиллярных трубок (Sakas et al., 2008).

Нектаропродуктивность у подсолнечника характеризуется высокой наследуемостью, и этот важный признак может быть улучшен путем селекции (Sammataro et al., 1985 a).

ГЛАВА 2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основную часть исследований проводили на центральной экспериментальной базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, г. Краснодар в лаборатории генетики и лаборатории селекции гибридного подсолнечника отдела подсолнечника в период с 2017-2020 гг.

2.1 Почвенно-климатические особенности проведения опытов

Опытные участки располагались в центральной зоне Краснодарского края. Почва представлена выщелоченными, слабо гумусными сверхмощными тяжелосуглинистыми чернозёмами, с высоким естественным плодородием и хорошей водопроницаемостью (Слюсарев и др., 2013).

Подсолнечник потребляет из почвы большое количество элементов питания. Для создания одной тонны семян, необходимо около 55 кг азота, 23 кг фосфора и 110 кг калия (Система земледелия..., 2015).

Среднегодовая температура воздуха в годы проведения исследований была выше нормы и составила около 13 °С. За четыре года исследования среднесуточная температура воздуха в период всходы-физиологическая спелость подсолнечника превышала среднее многолетнее значение, на три градуса (рис. 4).

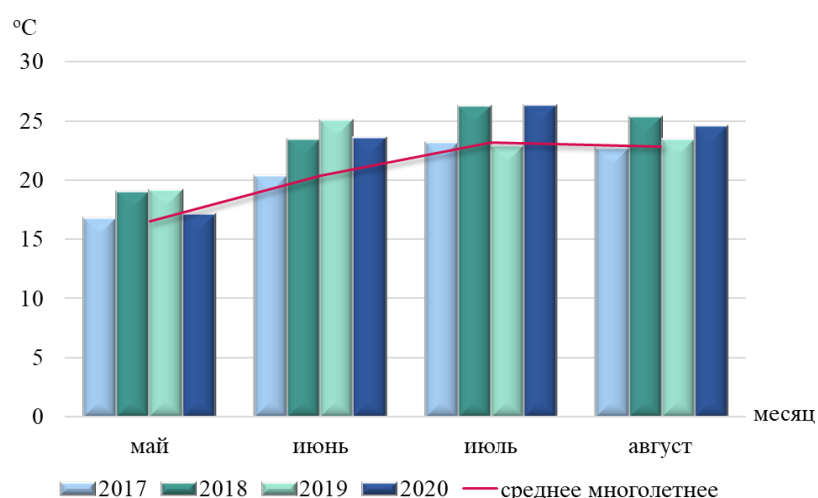


Рисунок 4 – Среднесуточная температура воздуха в период вегетации подсолнечника, ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Для развития растений подсолнечника немало важным является фактор влагообеспеченности. На формирование одной тонны семян подсолнечник поглощает суммарно до 1800 тонн воды. Поэтому решающее значение для получения полноценного урожая имеет достаточная влагообеспеченность в период цветения-налив семян.

Город Краснодар расположен в зоне с умеренным увлажнением. Средняя сумма осадков за год в зоне г. Краснодара составляет 643 мм. Среднегодовое количество выпавших осадков в 2017 и 2018 гг. превышало климатическую норму и составило 684 и 681 мм, соответственно. Однако в 2019 и 2020 гг. среднегодовое количество выпавших осадков было ниже нормы – 610 и 510 мм, соответственно (gr5.ru).

В 2017 г. в мае было повышенное количество осадков. В 2018 г. во время массового цветения (последняя декада июня и первая вторая декады июля) наблюдался недостаток влаги. Максимальное количество осадков было во второй декаде июля, а 16 июля 2018 г. выпало 51 мм. В 2019 г. в июле осадки превышали среднее многолетнее значение, так как в третьей декаде после массового цветения подсолнечника выпало 93 мм. В 2020 г. также осадки в июле месяце превышали среднее многолетнее (рис. 5).

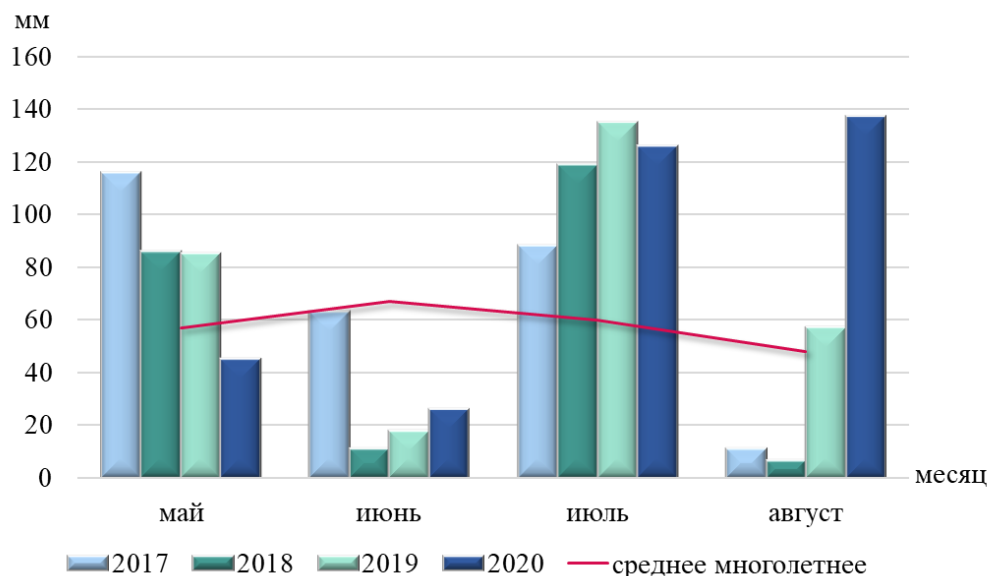


Рисунок 5 – Количество осадков в период вегетации подсолнечника (ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.)

В годы проведения (2017-2020 гг.) исследований погодные условия на центральной базе ВНИИМК были приемлемыми, для получения достоверных результатов.

Опыты проводили также в трёх других экологических точках:

– поля ОСХ Березанское находятся на каштановых почвах в районе посёлка Новоберезанский, который расположен в центральной части Прикубанской равнины, в центре Краснодарского края, в среднем течении реки Бейсуг, координаты $45^{\circ}41'44''$ с. ш. $39^{\circ}27'16''$ в. д. климат умеренно-континентальный, среднее значение суммы осадков за год 632 мм, среднегодовое значение температуры воздуха – $11,3^{\circ}\text{C}$ (Василенко, 2018);

– поля Вознесенского филиала находится в станице Вознесенская, которая расположена на юго-востоке Краснодарского края, в предгорно-степной зоне, на реке Чамлык (приток Лабы), координаты $44^{\circ}33'01''$ с. ш. $41^{\circ}01'31''$ в. д. Среднее годовое количество осадков изменяется от 600 до 800 мм. Средняя годовая температура воздуха составляет $10,5^{\circ}\text{C}$;

– село Крымская Роза находится на дерново-карбонатных почвах в предгорье Крымских гор, в долине ручья Монтанай, правого притока реки Зуи, координаты $45^{\circ}03'15''$ с. ш. $34^{\circ}21'35''$ в. д. Среднее годовое количество осадков изменяется от 500 до 600 мм. Среднегодовая температура воздуха составляет $10,1^{\circ}\text{C}$ (Атлас. Автономная Республика Крым, 2003).

2.2 Материал и методы исследования

Объектом исследования были 163 генотипа культурного подсолнечника:

– семь межлинейных гибридов: НК Брио (среднеспелый стандарт, фирма Сингента), Фактор (среднеранний, ВНИИМК), Факел (раннеспелый, ВНИИМК), Тайфун (среднеранний, ВНИИМК), Имидж (среднеранний имидазолиноустойчивый, ВНИИМК), Окси (среднеспелый высокоолеиновый, ВНИИМК) и Окси-2 (экспериментальный среднеранний высокоолеиновый, ВНИИМК);

- среднеспелый кондитерский сорт Джинн селекции ВНИИМК;
- 103 линии селекционно-генетической коллекции различного происхождения: коллекционные образцы ВИР: К223, К225, К254, К370, К562, К581, К651-3, К752, К912, К1459, К1506, К1594, К1687, К2068, К2086, К2125, К2235, К2238, К2257, К2462, К2479, К2645, К3035, К3059, К3159, К3350, К3376, №424924, №577083, №577432, №577433, ВИР130-1, ВИР130-3, ВИР172, ВИР391 и ВИР369; линии генетической коллекции ВНИИМК: ЛГ3, ЛГ8-2, ЛГ10, ЛГ26, ЛГ27, ЛГ28, КГ7, КГ15, КГ16, КГ19, КГ21, КГ32, КГ48, КГ49, КГ104, КГ111, КГ113, КГ115, И7-235, И7-249, МВГ-3, МВГ-8 и ЛД102; селекционные линии ВНИИМК: ВК15, ВК98-2, ВК102, ВК206, ВК268, ВК310, ВК416, ВК428, ВК464, ВК474, ВК475, ВК519, ВК905, ВК876, ВК195, ВА1, ВА4, Сл1721, Сл1787, Сл1790, Сл1813, Сл2039, Сл2950, Л1810, Л1825, Л1889, Л1920, Л1957, Л1976, Л2090, Л2138, Л2532, Л2543, Л2563, Л2582, Л2586, Л2595, Л3376, Л5189, Л7247, Л7789, Л7889, Л8589 и Л8789;
- 20 гибридов F_1 с различной длиной венчика трубчатого цветка: (тип max × max) К581 × Л2138, Л2138 × К581, ВК905 × К581, К581 × ВК905, ВК905 × Л2138, Л2138 × ВК905 ; (max × min) Л2138 × ЛД102, Л2138 × КГ49, ВК905 × ЛД102, К581 × ЛД102, К581 × КГ49, ВК905 × КГ49; (min × max) ЛД102 × ВК905, ЛД102 × Л2138, ЛД102 × К581, КГ49 × ВК905, КГ49 × Л2138, КГ49 × К581; (min × min) ЛД102 × КГ49 и КГ49 × ЛД102;
- 12 гибридов F_1 с различным диаметром венчика трубчатого цветка: (тип max × max) КГ19 × ВИР130-3, ВИР130-3 × КГ19; (max × min) ВИР130-3 × № 424924, ВИР130-3 × ВИР391, КГ19 × ВИР391, КГ19 × № 424924; (min × max) ВИР391 × ВИР130-3, ВИР391 × КГ19, №424924 × ВИР130-3, №424924 × КГ19; (min × min) №424924 × ВИР391 и ВИР391 × №424924;
- 12 гибридов F_1 с различной пчелопосещаемостью: max × max МВГ-8 × К2479, К2479 × МВГ-8; max × min МВГ-8 × И7-246, МВГ-8 × Л7247, К2479 × Л7247, К2479 × И7-246; min × max И7-246 × МВГ-8, Л7247 × МВГ-8, И7-246 × К2479, Л7247 × К2479; min × min И7-246 × Л7247 и Л7247 × И7-246;

– 4 гибрида F_2 с различной длиной венчика трубчатого цветка: max × max Л2138 × ВК905; max × min Л2138 × ЛД102, ВК905 × ЛД102 и min × min ЛД102 × КГ49;

– 4 гибрида F_2 с различным диаметром венчика трубчатого цветка: max × max ВИР130-3 × КГ19; max × min ВИР130-3 × ВИР391, min × max ВИР391 × КГ19 и min × min ВИР391 × №424924.

Растения гибридов выращивали на четырёхрядных делянках при схеме посева 70 × 23 см (60 тысяч штук/га), сорта – 70 × 35 см (40 тысяч штук/га) на селекционном поле в посевах конкурсного сортоиспытания лаборатории селекции гибридного подсолнечника. Площадь делянки 28 м², учётная – 14 м².

Растения генетической коллекции, включая родительские линии и гибриды первого поколения, выращивали на однорядных делянках, а гибриды второго поколения – на четырёхрядных делянках при схеме посева 70 × 35 см по 25 растений в ряду в посевах лаборатории генетики.

В работе изучали 10 репродуктивных признаков, связанных со способностью растений к размножению: число трубчатых цветков (семязачатков) в корзинке, число семян в корзинке, завязываемость семян при свободном цветении, завязываемость семян при самоопылении (автофертильность), пчелопопосещаемость, количество нектара, качество нектара (сахаристость), качество пыльцы, длина и диаметр венчика трубчатого цветка.

Для самоопыления и последующего учёта автофертильности перед началом цветения по три растения каждого генотипа изолировали индивидуальными сетчатыми изоляторами из агроспанбонда, дополнительного опыления не проводили. Остальные растения, на которых вели учёт завязываемости семян при свободном цветении, не изолировали, т.е. их свободно опыляли насекомые. Опыт проводили в 3-х кратной повторности (по 9 корзинок на генотип). После созревания корзинок подсолнечника срезали и в лабораторных условиях индивидуально обмолачивали.

Завязываемость семянков при свободном цветении и при самоопылении (автофертильность) определяли как отношение количества выполненных семянков к общему числу семянков в корзинке (выполненные и не выполненные).

Сбор трубчатых цветков одного дня цветения, проводили из средней зоны корзинки через 3-4 дня после начала её цветения. Для каждой линии собирали 25 цветков (по 5 штук с 5 корзинок). Цветки собирали в герметично закрываемые пластиковые ёмкости объёмом 30 мл. Измерение признаков венчика осуществляли в день сбора с помощью штангенциркуля. Длину венчика определяли от начала ножки (нектарника) до дистальной части венчика после его раскрытия с учетом зубчиков, т.е. оценивали длину в пчелопопосещаемую фазу развития цветка. Диаметр венчика измеряли в его самой широкой части (рис. 6).

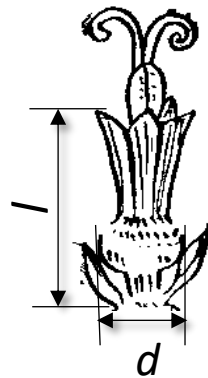


Рисунок 6 – Трубчатый цветок подсолнечника
(l – длина венчика от основания до дистальной части лепестков;
d – диаметр венчика)

В осенне-зимний период 2017-2018 гг. в тепличном комплексе проводили реципрокные скрещивания отобранных линий с контрастными значениями признаков с использованием ручной кастрации. В 2018 г. семена F_1 и родительских линий высевали в поле для получения семян F_2 , проводили принудительное самоопыление корзинок под индивидуальными изоляторами.

В 2019 г. в поле были высеяны родительские линии, гибриды F_1 и F_2 . Для линий и гибридов F_1 измеряли по 25 трубчатых цветков. Для оценки длины и диаметра венчика у гибридов F_2 отбирали по 10 трубчатых цветков с 40 корзинок в пределах 4-х рядных делянок.

Значение степени доминирования признака в F_1 рассчитывали по формуле отношения h/d , где h – отклонение фенотипа F_1 от среднего (m) между ранжированными родителями P_1 и P_2 , а d – половина разности между родителями P_1 и P_2 или модуль разности любого родителя и m (рис. 7).

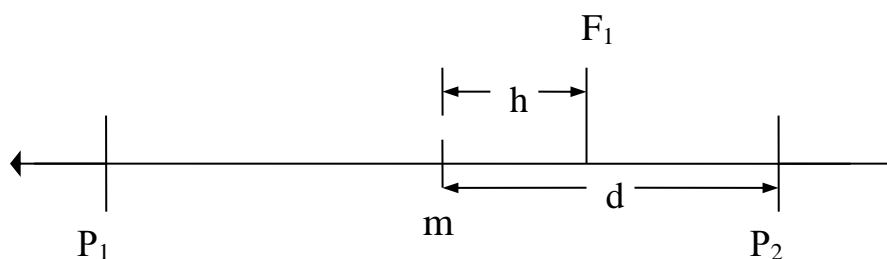


Рисунок 7 – Степень доминирования признака h/d в F_1

В 2019-2020 гг. проводили пыльцевой анализ в лаборатории генетики. Изучение мужского гаметофита позволяет оценить жизнеспособность и фертильность пыльцы растений подсолнечника. Для определения фертильности пыльцу собирали с пяти растений на генотип. Исследуемую пыльцу помещали на предметное стекло, затем с помощью пипетки наносили на неё каплю ацетоорсеина и размешивали иглой так, чтобы все пыльцевые зёрна были в растворе. Выдерживали препарат в таком виде в течение десяти минут, после этого накрывали каплю покровным стеклом и рассматривали препарат под микроскопом при увеличении 100, 400, 1000 (Звягина, 2015).

Препарат микроскопировали с помощью бинокулярного микроскопа Микрос МС 20. В 20-ти полях зрения подсчитывали количество окрашенных в тёмно-красный цвет, т.е. фертильных, пыльцевых зёрен. Диаметр пыльцевых зёрен определяли с помощью камеры Горяева по стороне малого квадрата, который имеет длину одной стороны $0,05 \pm 0,004$ мм (рис. 8).

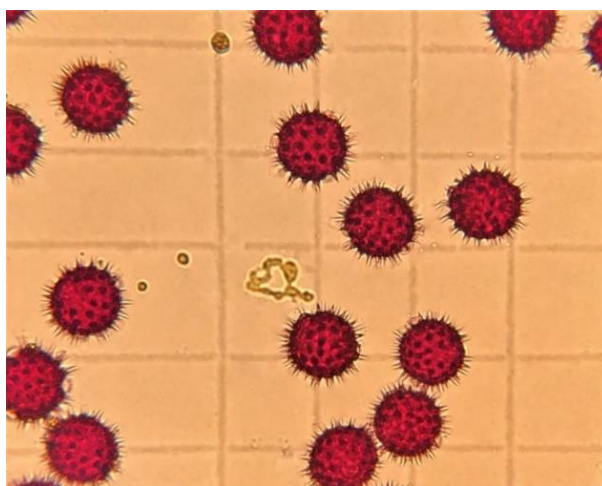


Рисунок 8 – Пыльцевые зёрна гибрида подсолнечника Фактор (камера Горяева)

Для прямого метода определения жизнеспособности пыльцы, на корзинки ЦМС гибрида Кубанский 93 четвёртого дня цветения наносили пыльцу, деля корзинку пополам. При этом использовали т.н. метод сплит-опыления. На одну часть корзинки наносили пыльцу гибрида Окси, на вторую – пыльцу гибрида НК Брио. После созревания корзинки подсолнечника срезали и в лабораторных условиях индивидуально обмолачивали. Завязываемость семян определяли как отношение количества выполненных семян в изучаемой половине корзинки к общему числу семян в ней (выполненных и не выполненных). Всего по типу сплит-опыления изучено девять корзинок подсолнечника.

Масличность семян определяли с помощью ЯМР-анализатора АМВ-1006М в отделе физических методов исследования (ГОСТ 8.596-2010).

Учёт насекомых-опылителей проводили в течение 14 дней с 6 по 25 июля в 2017 г., 16 дней, с 3 по 27 июля, в 2018 г., 15 дней с 26 июня по 10 июля 2019 г. и 14 дней с 6 по 20 июля в 2020 г. Погодные условия на момент учёта опылителей в утренние часы (9-10 ч.) были благоприятными, т.е. без осадков, сильного ветра и температуре воздуха около 25 °С (приложение 1-4).

Учёт опылителей вели на цветущих растениях подсолнечника в конкурсном сортоиспытании по маршрутному методу на 50 корзинках в двух

учётных центральных рядах четырёхрядных делянок каждого генотипа, между которыми двигался наблюдатель в течение двух минут (Фасулати, 1971) (приложение 5).

Для учёта отбирали растения второго-пятого дня цветения. Опыт проводили в трехкратной повторности, затем делали перерасчёт количества особей на корзинке в час:

$$X_2 = X_1 \times 0,6,$$

где X_1 – общее число пчёл на 50 растениях за 2 минуты; X_2 – особь/корзинка/час.

Пчелопопосещаемость линий генетической коллекции изучали на однорядных делянках с общим числом учётных растений 10 шт. Опыт проводили в трёхкратной повторности. Затем делали перерасчёт признака:

$$X_2 = X_1 \times 12,$$

где X_1 – общее число пчёл на 10 растениях за 30 секунд; X_2 – особь/корзинка/час.

На семеноводческих участках пчелопопосещаемость определяли на 50 корзинках, в шести частях поля. Затем делали перерасчет особь/корзинка/час.

Для оценки нектаропродуктивности за день до отбора нектара изолировали по пять корзинок каждого генотипа третьего дня цветения индивидуальными изоляторами из агроспандбонда для предотвращения сбора нектара насекомыми, которые могут посещать растения подсолнечника в ранние утренние часы.

На следующий день в 9-10 часов утра, при средней температуре 27-30 °С и относительной влажности воздуха 63-65 % срезали подготовленные корзинки, ставили в ёмкость с водой и доставляли в лабораторию для дальнейшего исследования. Нектар отбирали с 20 трубчатых цветков в пыльниковой фазе каждой из десяти корзинок (200 цветков на генотип) одного дня цветения с помощью микрокапиллярных трубок с внутренним 0,25 мм и внешним 0,50 мм диаметром (приложение 6).

После отбора нектара в микрокапиллярную трубку его помещали на предварительно взвешенный диск фильтровальной бумаги и проводили повторное взвешивание. По разнице массы находили количество нектара. После высыхания диска из фильтровальной бумаги через 10 минут, т.е. испарения водной части нектара, проводили повторное взвешивание. По разнице массы вычисляли долю сухого вещества (сахаристость) в нектаре.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Excel (анализ вариационного ряда, дисперсионный и корреляционный анализы).

ГЛАВА 3 ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗАВЯЗЫВАЕМОСТИ СЕМЯНОК У ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА

3.1 Определение репродуктивного потенциала у растений подсолнечника

Способность растений к размножению изначально определяется числом трубчатых цветков в корзинке, которые при успешном опылении, оплодотворении и развитии зародыша дают жизнеспособные семянки.

Репродуктивный потенциал растений у пяти изученных генотипов за четыре года варьировал от 2000 трубчатых цветков в корзинке у гибрида Тайфун до 1255 цветков в корзинке у сорта Джинн (табл. 1). В среднем для изученных генотипов, потенциальный коэффициент размножения составил 1693, т.е. одна семянка может дать в следующем поколении 1693 семянки. Данные по годам исследования представлены в приложении 7.

При этом Тайфун, НК Брио и Фактор отнесены к статистически гомогенной группе генотипов с высокими значениями признака числа цветков на корзинку. Эта группа также характеризовалась одинаковым диаметром корзинки около 20 см и близкими величинами плотности закладки цветков от 6,8 до 5,9 шт./см², соответственно.

Таблица 1 – Репродуктивный потенциал растений подсолнечника в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Генотип	Количество цветков в корзинке, шт.	Диаметр корзинки, см	Количество цветков, шт./см ²
Тайфун	2000	19,5	6,8
НК Брио	1918	20,0	6,2
Фактор	1838	20,0	5,9
Окси	1454	18,5	5,5
Джинн	1255	22,8	3,2
НСР ₀₅	163	1,0	1,0

Гибрид Окси показал снижение числа цветков в корзинке до 1454 шт., диаметра корзинки – до 18,5 см и плотности закладки цветков – до 5,5 шт./см². Сорт Джинн имел самую большую корзинку с диаметром 22,8 см, но с наименьшей плотностью закладки цветков 3,2 шт./см².

Доля влияния генотипа в изменчивости признака числа цветков в корзинке у генотипов подсолнечника была значительной 62 %, а условий года – только 3 % (табл. 2).

Таблица 2 – Двухфакторный дисперсионный анализ количества цветков в корзинке у генотипов подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Фактор	SS	df	MS	F	F ₀₅	p	Доля влияния
Генотип	14880318	4	3720080	80,98	2,43	< 0,05	0,62
Год	752851	3	250950	5,46	2,66	< 0,05	0,03
Взаимодействие	924249	12	77021	1,68	1,81	0,08	-
Внутригрупповой	7350155	160	45939	-	-	-	-
Итого	23907573	179					

SS – сумма квадратов, df – число степеней свободы, MS – средний квадрат, F – эмпирический критерий Фишера, F₀₅ – стандартный критерий Фишера, p – вероятность Н₀

При свободном цветении в конкурном сортоиспытании на селекционном питомнике, т.е. при высокой пылевой нагрузке и достаточном пчёлоопылении, наблюдали большие различия в 2,5 раза в количестве выполненных семянков на растение (табл. 3, приложение 8). Максимальное количество семянков было у НК Брио – 1714, минимальное у Окси – 700 шт. на растение. Плотность закладки семянков в корзинке соответственно уменьшилась с 5,5 до 2,6 шт./см². Доля влияния генотипа в изменчивости числа выполненных семянков в корзинке у генотипов подсолнечника при свободном цветении была значительной 80 %, а года – только 3 % (табл. 4).

При самоопылении растений в конкурном сортоиспытании на селекционном питомнике также отмечены значительные различия в 22,7 раза в количестве выполненных семянков на растение (табл. 3, приложение 8). Максимальное число семянков было у гибрида НК Брио – 1203, минимальное у

сорта Джинн – 53 шт. на растение. Плотность закладки семян в корзинке соответственно уменьшилась с 3,9 до 0,2 шт./см².

Таблица 3 – Реализованный репродуктивный потенциал растений подсолнечника при разных способах опыления в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Генотип	Количество выполненных семян при свободном цветении		Количество выполненных семян при самоопылении	
	в корзинке, шт.	шт. /см ²	в корзинке, шт.	шт. /см ²
НК Брио	1714	5,5	1203	3,9
Тайфун	1511	5,1	763	2,6
Фактор	1434	4,6	815	2,6
Джинн	1079	2,8	53	0,2
Окси	700	2,6	343	1,3
НСР ₀₅	129	0,8	176	0,6

Таблица 4 – Двухфакторный дисперсионный анализ количества выполненных семян при свободном цветении у генотипов подсолнечника в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Фактор	SS	df	MS	F	F ₀₅	p	Доля влияния
Генотип	23079897	4	5769974	197,71	2,43	< 0,05	0,80
Год	725012	3	241671	8,28	2,66	< 0,05	0,03
Взаимодействие	345931	12	28828	0,99	1,81	0,46	-
Внутригрупповой	4669344	160	29183	-	-	-	-
Итого	28820184	179					

SS – сумма квадратов, df – число степеней свободы, MS – средний квадрат, F – эмпирический критерий Фишера, F₀₅ – стандартный критерий Фишера, p – вероятность Н₀

Доля влияния генотипа в изменчивости числа выполненных семян в корзинке у генотипов подсолнечника при самоопылении была высокой 82 %, года – 5 % и взаимодействия факторов – 2 % (табл. 5).

Таблица 5 – Двухфакторный дисперсионный анализ количества выполненных семян при самоопылении у генотипов подсолнечника в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Фактор	SS	df	MS	F	F ₀₅	p	Доля влияния
Генотип	28602595	4	7150649	294,62	2,43	< 0,05	0,82
Год	1616933	3	538978	22,21	2,66	< 0,05	0,05
Взаимодействие Внутригрупповой	699725 3883223	12 160	58310 24270	2,40 -	1,81 -	< 0,05 -	0,02 -
Итого	34802475	179					

SS – сумма квадратов, df – число степеней свободы, MS – средний квадрат, F – эмпирический критерий Фишера, F₀₅ – стандартный критерий Фишера, p – вероятность Н₀

Как и следовало ожидать, ранги изученных генотипов по урожайности от максимального 4,25 у НК Брио до минимального 1,55 т/га у Окси (табл. 6, приложение 9) соответствовали ранжированной последовательности генотипов по реализованному репродуктивному потенциалу в виде количества семян на растение при свободном цветении (табл. 3).

Среднеспелый гибрид Окси, созданный по программе селекции на качество масла с высокой стойкостью к окислению, очевидно обладает относительно пониженной урожайностью, продуктивностью семян с растения (46 г) и масличностью семян (45,7 %), но повышенной массой 1000 семян (66 г) (табл. 6, приложение 9).

Таким образом, исследование двух первых репродуктивных признаков у подсолнечника – числа трубчатых цветков (потенциал) и числа сформированных семян в корзинке (коэффициент размножения) позволило установить существенные отличия между изученными генотипами. Особое внимание привлек поиск причин высоких показателей данных признаков у гибрида НК Брио и низких – у гибрида Окси.

Таблица 6 – Результаты конкурсного сортоиспытания гибридов подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Генотип	Урожайность, т/га	Продуктивность семянков с растения, г	Вегетационный период, сутки	Масса 1000 семянков, г	Масличность, %
НК Брио	4,25	90	96	52	51,8
Тайфун	3,70	76	92	50	51,0
Фактор	3,65	77	94	54	50,2
Джинн	3,06	117	102	109	46,2
Окси	1,55	46	95	66	45,7
НСР ₀₅	0,48	12	7	9	2

Примечание: гибриды НК Брио, Тайфун, Фактор и Окси выращивали на густоте 60, сорт Джинн – 40 тыс. растений/га

Для дальнейшей работы необходимо продолжить исследование других репродуктивных признаков, в частности крайне информативного параметра, устраняющего различия между генотипами в размере корзинок, а именно относительной доли сформировавшихся семянков в корзинке, т.е. их завязываемости.

3.2 Оценка завязываемости семянков у гибридов подсолнечника при свободном цветении

В 2017 г. завязываемость семянков при свободном цветении варьировала от 90 до 44 %. Максимальные значения были у гибрида НК Брио и сорта Джинн, 90 и 84 %, соответственно. Промежуточный уровень признака отмечен для пяти гибридов: Факел, Имидж, Фактор, Тайфун и Окси-2 с завязываемостью от 80 до 74 %. Самые низкие показатели были у гибрида Окси на уровне 44 % (табл. 7).

В 2018 г. завязываемость семянков варьировала от 88 до 46 %. Максимальные значения признака были у гибрида НК Брио и сорта Джинн, и находились на одном уровне 88 %. Промежуточный уровень признака отмечен

для пяти гибридов: Фактор, Факел, Имидж, Тайфун и Окси-2 с завязываемостью от 80 до 70 %. Самые низкие показатели были у гибрида Окси на уровне 46 % (табл. 7).

В 2019 г. завязываемость семян при свободном цветении варьировала от 90 до 51 %. Максимальный показатель был также, как и в предыдущие два года исследования, у двух генотипов: гибрида НК Брио – 90 % и сорта популяции Джинн – 86 %. Промежуточный уровень признака отмечен для трёх гибридов: Факел, Тайфун и Фактор с завязываемостью от 82 до 76 %. Гибрид Окси характеризовался низким значением завязываемости при свободном цветении 51 % (табл. 7).

В 2020 г. завязываемость семян при свободном цветении варьировала от 89 до 52 %. Максимальные показатели отмечены у гибрида НК Брио и сорта Джинн и составили 89 и 87 %, соответственно. Промежуточный уровень признака отмечен для двух гибридов Фактор и Тайфун 80 до 75 %, соответственно. Гибрид Окси характеризовался минимальным лимитом признака 52 % (табл. 7).

Таблица 7 – Завязываемость семян при свободном цветении у генотипов подсолнечника в конкурсном сортоиспытании, %

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Генотип	Год				НСР ₀₅
	2017	2018	2019	2020	
НК Брио	90	88	90	89	4
Джинн	84	88	86	87	4
Факел	80	79	82	-	3
Имидж	78	78	-	-	8
Фактор	76	80	76	80	4
Тайфун	74	75	79	75	4
Окси-2	74	70	-	-	3
Окси	44	46	51	52	3
НСР ₀₅	7	5	5	4	

В целом, для пяти генотипов были получены четырёхлетние данные, представленные на рис. 9. При этом максимальной завязываемостью 89 и 86 % отличались гибрид НК Брио и сорт Джинн, соответственно. Средние показатели завязываемости имели гибриды Фактор и Тайфун на уровне 78 и 76 %, соответственно. Гибрид Окси характеризовался минимальным уровнем признака 48 %, что может указывать, на существование репродуктивных аномалий, связанных с цветением, оплодотворением или развитием семян.

При этом гибрид Окси относится к генотипам с целенаправленно улучшенным качеством масла в направлении сочетания высокоолеиновости с измененным составом токоферолов в семенах.

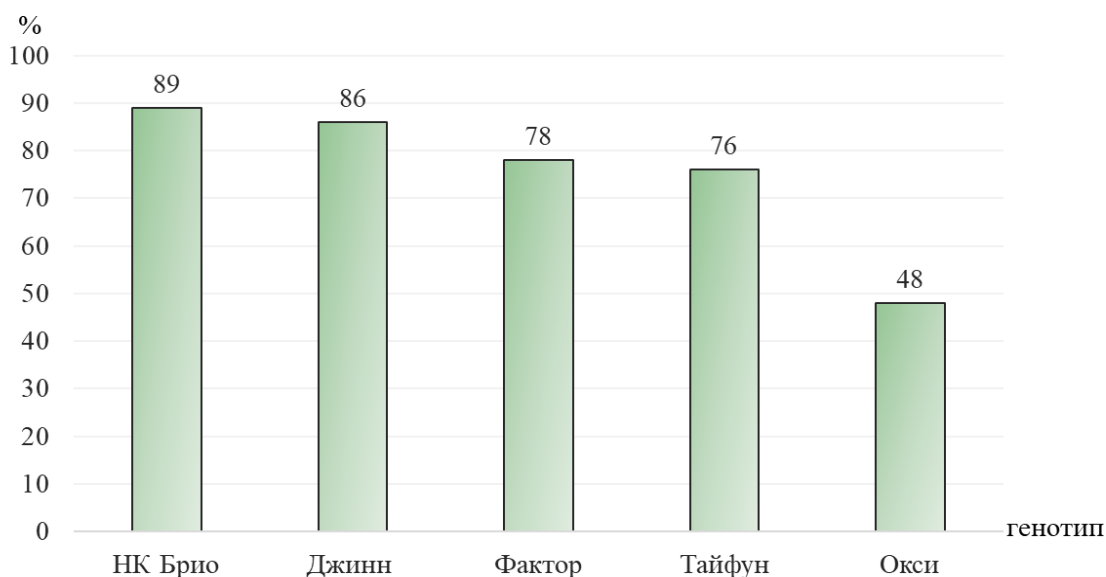


Рисунок 9 – Завязываемость семян при свободном цветении у генотипов подсолнечника в конкурсном сортоиспытании (ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.)

С другой стороны, дисперсионный анализ изменчивости завязываемости семян при свободном цветении растений у пяти генотипов подсолнечника за четыре года позволил установить достоверность и значительную долю влияния 89 % фактора генотипа, тогда как влияние условий года составило 5 %. Фактор взаимодействия генотип × среда был не достоверен (табл. 8).

Таблица 8 – Двухфакторный дисперсионный анализ завязываемости семянков при свободном цветении у генотипов подсолнечника в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Фактор	SS	df	MS	F	F ₀₅	p	Доля влияния
Генотип	38255	4	9564	384,43	2,42	< 0,05	0,89
Год	235	3	78	3,15	2,66	< 0,05	0,05
Взаимодействие	529	12	44	1,77	1,81	0,06	-
Внутригрупповой	3980	160	25	-	-	-	-
Итого	42999	179					

Для подсолнечника, как перекрёстно опыляемого растения, завязываемость семянков при свободном цветении характеризует его эволюционную способность к размножению в условиях естественных местообитаний при наличии насекомых-опылителей. Однако современная селекция этой сельскохозяйственной культуры включает в перечень хозяйственно ценных признаков также и способность к оплодотворению собственной пылью, т.е. автофертильность.

3.3 Оценка завязываемости семянков у гибридов подсолнечника при самоопылении

В 2017 г. размах варьирования завязываемости семянков при самоопылении у восьми изученных генотипов в конкурсном сортоиспытании составил от 59 до 2 %. Максимальное значение было у гибрида НК Брио 59 %. Промежуточный уровень признака отмечен для четырех гибридов: Фактор, Тайфун, Факел и Окси-2 с автофертильностью от 39 до 26 %. Низкими показателями при самоопылении характеризовались два гибрида Окси и Имидж 17 и 15 %, соответственно. Минимальное значение признака было у сорта-популяции Джинн, используемого в качестве стандарта – 2 % (табл. 9).

В 2018 г. завязываемость семянков при свободном цветении варьировала от 57 до 4 %. Максимальное значение было у гибрида НК Брио – 57 %. Промежуточный уровень признака отмечен для гибридов Факел, Фактор, Тайфун и Окси-2 с автофертильностью от 37 до 23 %. Гибриды Окси и Имидж

характеризовались низкими значениями признака на одинаковом уровне 18 %. Минимальный показатель признака был у сорта-популяции Джинн – 4 % (табл. 9).

В 2019 г. размах варьирования завязываемости семян при самоопылении у шести изученных генотипов в конкурсном сортоиспытании составил от 67 до 7 %. Максимальное значение было у гибрида НК Брио 67 %. В группу с промежуточным значением признака вошли три гибрида: Факел, Фактор и Тайфун при среднем уровне значений автофертильности от 47 до 44 %. Гибрид Окси характеризовался низкой завязываемостью при самоопылении 28 %. Минимальный показатель признака был у сорта Джинн – 7 %. Значения автофертильности без смены рангов генотипов в 2019 г. было выше в среднем на 10 %, чем в 2017-2018 гг., что вероятно связано с более благоприятными погодными условиями для самоопыления (табл. 9).

В 2020 г. размах варьирования завязываемости семян при самоопылении у пяти изученных генотипов в конкурсном сортоиспытании составил от 69 до 5 %. Максимальное значение было у гибрида НК Брио 69 %. Промежуточный уровень признака отмечен для двух гибридов: Фактор и Тайфун от 51 до 49 %, соответственно. Гибрид Окси характеризовался низкой завязываемостью при самоопылении 29 %. Минимальный показатель признака был у сорта Джинн – 5 % (табл. 9).

Таблица 9 – Завязываемость семян при самоопылении (автофертильность) у гибридов подсолнечника в конкурсном сортоиспытании, %

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Генотип	Год				НСР ₀₅
	2017	2018	2019	2020	
НК Брио	59	57	67	69	8
Фактор	39	34	45	51	5
Тайфун	34	30	44	49	10
Факел	36	37	47	-	8
Окси-2	26	23	-	-	11
Окси	17	18	28	30	5
Имидж	15	18	-	-	9
Джинн	2	4	7	5	3
НСР ₀₅	6	9	6	5	

За четыре года изучения НК Брио показал самую высокую автофертильность 63 %. Гибриды Фактор и Тайфун обладали средними значениями признака 42 и 39 %, соответственно. Гибрид Окси продемонстрировал низкую автофертильность 23 %, а сорт Джинн – очень низкое значение признака 5 % (рис. 10).

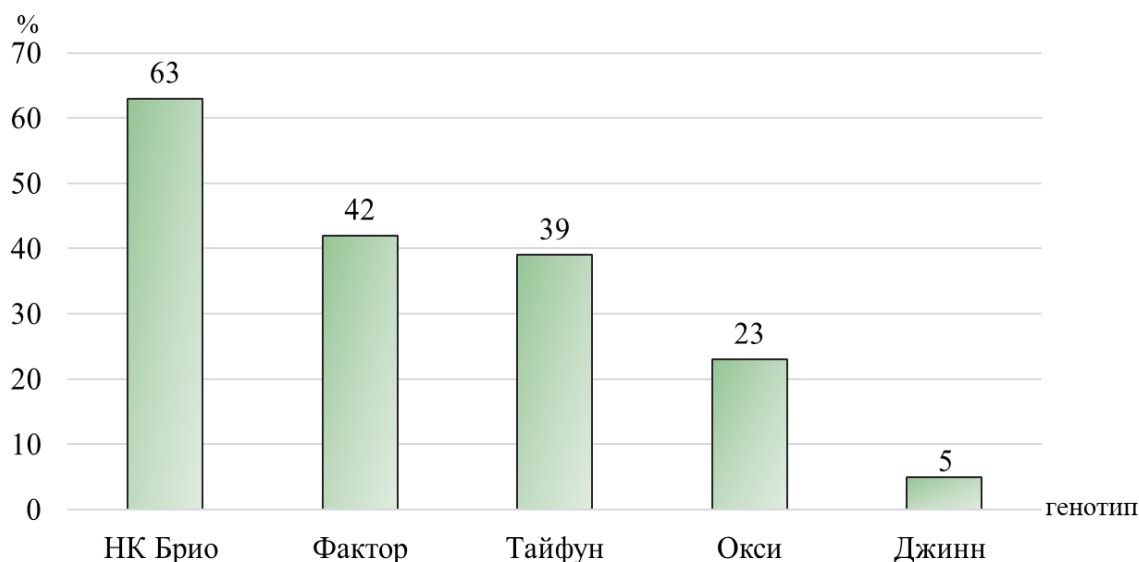


Рисунок 10 – Завязываемость семянков при самоопылении у генотипов подсолнечника в конкурсном сортоиспытании (ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.)

Высокая автофертильность гибрида НК Брио очевидно отражает целенаправленную селекцию на повышение этого признака при создании инбредных родительских линий, а минимальный лимит вариационного ряда закономерно связан с сортом-популяцией Джинн, для которого в ходе селекционного процесса косвенно проводился негативный отбор по данному признаку.

При биологическом подходе к определению уровня автофертильности подсолнечника необходимо количество семянков, полученных под изолятором, отнести к количеству трубчатых цветков, которое в свою очередь равняется сумме выполненных и невыполненных семянков в соцветии. Однако подсчет количества выполненных и, особенно, невыполненных семянков достаточно

трудоемок. Поэтому автофертильность сортов, гибридов и линий в практической селекции часто выражают как соотношение количества выполненных семян в корзинке под изолятором к количеству выполненных семян при свободном цветении других растений изучаемого генотипа. Последнее значение очевидно ниже числа трубчатых цветков в корзинке, что теоретически должно приводить к несколько завышенным значениям автофертильности. Следовательно, чем выше завязываемость семян при свободном цветении, тем меньшие различия будут наблюдаться между двумя вышеописанными методами оценки автофертильности.

Нами проведено сравнение двух методов определения автофертильности: стандартного биологического (АФ-1) и модифицированного селекционного (АФ-2). Стандартный способ оценки автофертильности заключался в расчете отношения количества выполненных семян к общему числу плодов в корзинке, т.е. сумме выполненных и невыполненных семян.

Для шести генотипов из восьми (НК Брио, Тайфун, Окси-2, Факел, Имидж и Джинн) не обнаружено достоверной разницы между двумя способами определения автофертильности за два года исследования (табл. 10).

Для гибрида Фактор в 2017 г. установлено достоверное превышение в 1,4 раза значения автофертильности, определенного по методу АФ-2. Гибрид Окси за два года исследования также показал статистически значимое превышение автофертильности, определенной по методу АФ-2, в 2,8 и 2,2 раза, соответственно, что указывает на пониженную завязываемость семян этого гибрида при свободном цветении (табл. 10).

Коэффициент корреляции за два года исследования составил, в среднем, $r = 0,85$ для всех генотипов, что указывает на применимость определения автофертильности по более простому способу АФ-2 при массовом скрининге селекционного материала.

Таблица 10 – Автофертильность гибридов подсолнечника в конкурсном сортоиспытании при оценке двумя методами, %

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2018-2019 гг.

Генотип	Год					
	2017			2018		
	АФ-1	АФ-2	НСР ₀₅	АФ-1	АФ-2	НСР ₀₅
НК Брио	59	61	7	57	57	10
Фактор	39	55*	5	34	37	10
Окси	17	48*	7	18	39*	7
Тайфун	34	42	18	30	40	12
Окси-2	26	34	18	23	25	9
Факел	36	30	7	37	34	14
Имидж	15	21	11	18	20	9
Джинн	2	3	4	4	3	5

Примечание: АФ-1 – автофертильность как доля выполненных семян к общему числу семян в самоопыленной корзинке; АФ-2 – автофертильность как доля выполненных семян в самоопыленной корзинке к числу выполненных семян при свободном опылении;

* – достоверно отличается на 5 % уровне значимости

Дисперсионный анализ изменчивости автофертильности у пяти генотипов подсолнечника за четыре года позволил установить достоверность и значительную долю влияния фактора генотипа 86 %, а также достоверное незначительное действие условий года 6 % и взаимодействия генотип × среда 1 % (табл. 11).

Таблица 11 – Двухфакторный дисперсионный анализ автофертильности у генотипов подсолнечника в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Фактор	SS	df	MS	F	F ₀₅	p	Доля влияния
Генотип	69407	4	17352	478,96	2,43	< 0,05	0,86
Год	4634	3	1545	42,63	2,66	< 0,05	0,06
Взаимодействие	966	12	81	2,22	1,81	< 0,05	0,01
Внутригрупповой	5796	160	36	-	-	-	-
Итого	80803	179					

SS – сумма квадратов, df – число степеней свободы, MS – средний квадрат, F – эмпирический критерий Фишера, F₀₅ – стандартный критерий Фишера, p – вероятность Н₀

Кроме того, завязываемость семян при самоопылении определяли у 11-ти инбредных селекционных линий по самому простому в оценке, косвенному признаку числа выполненных семян на корзинку. При этом все изученные отцовские Rf-линии восстановители фертильности пыльцы

обладали рецессивным ветвистым морфотипом, т.е. обладали мелкогабаритными центральными корзинками. Так диаметр центральной корзинки этих линий существенно не различался и был в пределах 12-14 см, что позволило провести сравнение между ними. С другой стороны, период всходы-цветение у линий значительно варьировал от 49 до 67 дней, т.е. размах составил 18 дней. Наименьшее число семян в самоопыленной корзинке 153 шт. было у скороспелой линии Л8789, а наибольшее – 353 шт. завязалось у позднеспелой линии Л1920. При этом среднее число семян в самоопыленной корзинке у всех линий составило 262 шт.

Коэффициент вариации CV числа выполненных семян в корзинке изменялся от 11 % у линии Л7889 до 50 % у Л8789 при среднем значении 26 %. Корреляционный анализ позволил установить положительную сопряженную изменчивость средней силы ($r=0,60$) между признаками длины вегетационного периода и количеством семян в самоопыленной корзинке у изученных линий.

3.4 Характеристика пыльцы подсолнечника

В 2019 г. все изученные генотипы: Фактор, НК Брио, Тайфун, ВК195, Окси, Джинн, ВК876 Б и *H. tuberosus* L., показали 100 % окрашиваемость пыльцевых зёрен ацетоорсеином, т.е. были фертильными.

Однако для оценки фертильности пыльцы, важным является не только определение степени окрашиваемости пыльцевых зёрен, но и оценка их морфологической гетерогенности, включая ранжирование по диаметру. Средние значения диаметра пыльцевых зёрен у изученных генотипов варьировали от 35 у гибридов Фактор и НК Брио до 27 мкм у многолетнего дикорастущего вида *H. tuberosus*, при среднем значении 33 мкм. Гибриды НК Брио, Фактор, Тайфун и отцовская линия ВК195 имели невысокие значения коэффициента вариации, а доля дефектных пыльцевых зёрен в данных образцах не превышала 6 %. Коэффициент вариации и доля дефектных

пыльцевых зёрен у кондитерского сорта Джинн была на уровне 7 %. У топинамбура коэффициент вариации составил 10 %, а доля дефектных пыльцевых зёрен – 9 % (табл. 12).

Для двух генотипов культурного подсолнечника наблюдали морфологическую гетерогенность пыльцы, что выразилось в высоких значениях размаха варьирования для линии ВК876 Б и гибрида Окси – 30 и 18 мкм, коэффициента вариации – 14 и 11 %, а также высокой доле дефектных зёрен – 30 и 17 %, соответственно (табл. 12).

Типичные нормальные пыльцевые зёрна имели округлую форму и диаметр около 33 мкм (приложение 10, 11). Аномальные пыльцевые зёрна классифицированы по размерам на два вида: среднеразмерные пыльцевые зёрна, часто деформированные (диаметр 28-29 мкм) и маленькие микропыльцевые зёрна (16-17 мкм) у линии ВК876 Б (рис. 11). При этом эта гетерогенность пыльцы гибрида Окси вызывается очевидно именно его материнской ЦМС-формой ВК876 А, поскольку отцовская линия ВК195 обладает гомогенной пыльцой, т.е. признак морфологической гетерогенности является доминантным.

Таблица 12 – Диаметр пыльцевых зёрен у генотипов подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

Генотип	d, мкм				CV, %	Доля дефектных пыльцевых зёрен, %
	среднее	min	max	R		
Фактор	35	28	40	12	6	4
НК Брио	35	30	38	8	5	1
Фактор*	34	30	40	10	6	7
Тайфун*	34	28	40	12	7	5
ВК195	33	28	38	10	6	5
Окси*	33	24	38	14	11	15
Окси	33	24	42	18	11	17
Джинн	32	26	38	12	7	7
ВК876 Б	31	8	38	30	14	30
<i>H. tuberosus</i>	27	20	32	12	10	9
НСР ₀₅	2					

*- пыльца с растений в опытном хозяйстве Березанское



Рисунок 11 – Пыльцевые зёрна подсолнечника линии ВК876 Б, окрашенные ацетоорсеином (а – нормальное пыльцевое зерно; б – среднеразмерное зерно; в – микропыльцевое зерно)

У гибридов НК Брио, Тайфун и линии ВК195 на графике вариационной кривой отмечен один пик для диаметра 34-35 мкм. У гибрида Фактор на графике виден также один пик на уровне 36-37 мкм. Для кондитерского сорта Джинн модальный фенотипический класс составил 32-33 мкм (рис. 12).

Для гибрида Окси и его материнской линии ВК876 Б выявлена гетерогенность по диаметру пыльцевых зёрен, что приводит к явному двухпиковому распределению значений признака. В частности, наблюдали основной пик крупных пыльцевых зёрен (36-37 мкм) и пик средних пыльцевых зёрен с диаметром 30-31 мкм. При этом основной пик у этих генотипов соответствовал таковому для других изученных образцов. График варьирования диаметра у дикорастущего многолетнего вида *H. tuberosus* также характеризовался двухпиковым распределением, однако с левосторонним смещением всех классов за счёт более мелких размеров пыльцевых зёрен. При этом основной пик приходился на 28-29 мкм, а дополнительный – на 24-25 мкм их диаметра (рис. 12).

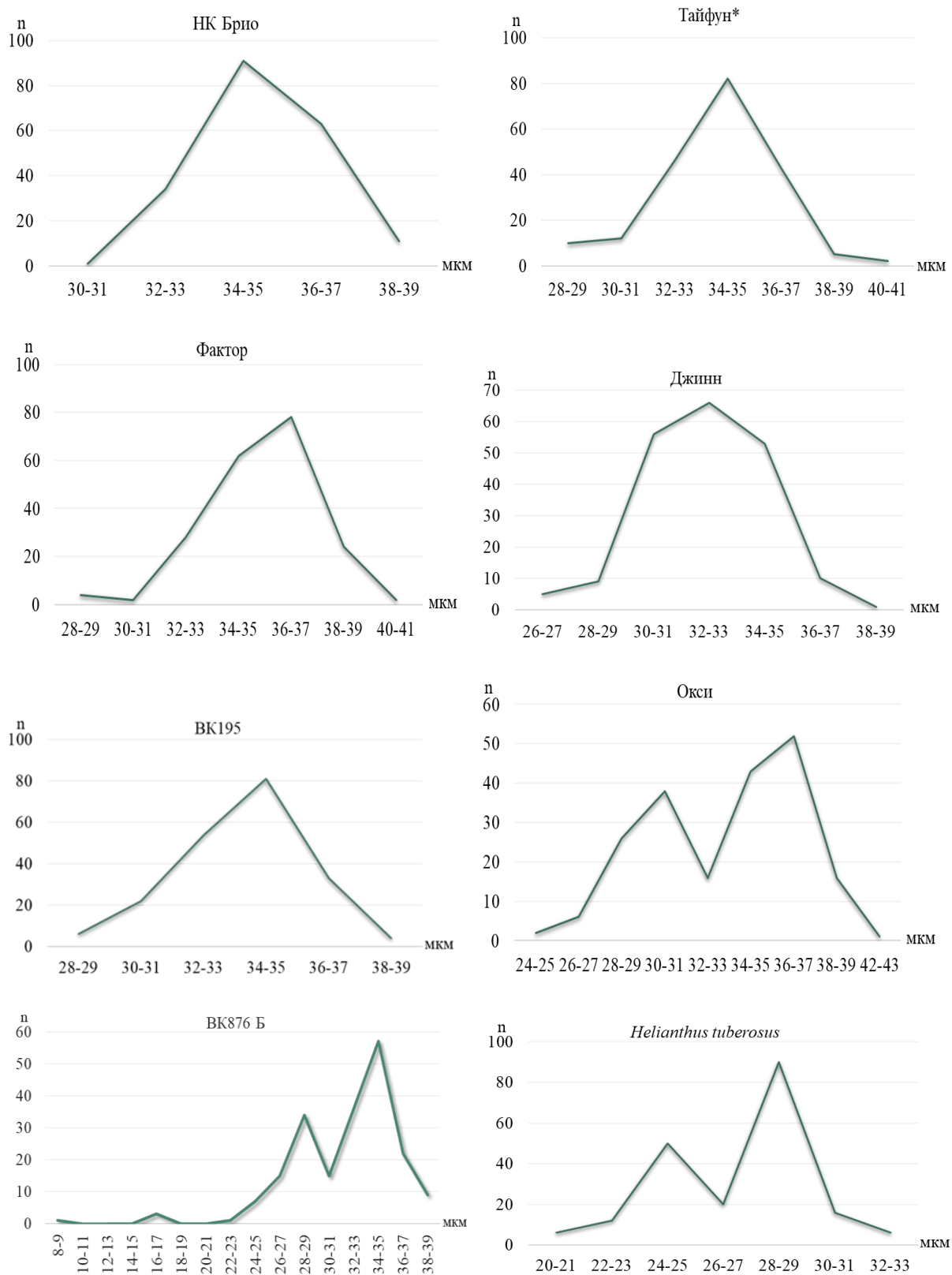


Рисунок 12 – Вариационная кривая диаметра пыльцевых зёрен у подсолнечника (n = 200), (ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019-2020 гг.)

При прямой оценке истинной фертильности пыльцы, т.е. её оплодотворяющей способности, в 2019 г. получены данные о существенных различиях между двумя изучаемыми гибридами. В этом опыте среднее число завязавшихся семян F_1 на разделённую ЦМС-корзинку тестера составило 839 шт., что, в целом, указывает на хороший уровень гибридизации. Для Окси среднее число нормально сформированных семян составило 316, а для НК Брио – 523 шт. при $НСР_{05} = 35$ шт. Следовательно, пыльца НК Брио привела к большей завязываемости семян на 25 % в F_1 , чем у Окси со значениями 69 и 44 %, соответственно при $НСР_{05} = 12$ %.

В 2020 г. средние значения диаметра пыльцевых зёрен у изученных генотипов варьировали от 32 у гибридов НК Брио и Фактор до 26 мкм у *H. tuberosus* при среднем значении 30 мкм. Генотипы НК Брио, Фактор, Тайфун, ВК195 и Джинн имели невысокие значения коэффициента вариации и доли дефектных пыльцевых зёрен, не превышающей 8 %. У топинамбура коэффициент вариации составил 12 %, доля дефектных пыльцевых зёрен – 9 %. Для двух генотипов культурного подсолнечника, как и в 2019 г., также наблюдали морфологическую гетерогенность пыльцы, что выразилось в высоких значениях размаха варьирования (R) для линии ВК876 Б и гибрида Окси – 24 и 15 мкм, коэффициента вариации (CV) – 15 и 10 %, а также доли дефектных зёрен – 37 и 34 %, соответственно (табл. 13). Высокий процент дефектных пыльцевых зёрен у гибрида Окси также наследовался от материнской ЦМС-формы ВК876 А. Характер распределения значений диаметра пыльцевых зёрен в 2020 г. у всех генотипов был аналогичен 2019 г. (приложение 12).

Таблица 13 – Диаметр пыльцевых зёрен у генотипов подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2020 г.

Генотип	d, мкм				CV, %	Доля дефектных пыльцевых зёрен, %
	среднее	min	max	R		
НК Брио	32	27	37	10	6	4
Фактор	32	26	38	12	6	8
Тайфун	31	26	35	9	7	8
Джинн	30	25	35	10	7	8
ВК195	30	25	36	11	7	6
Окси	29	20	35	15	10	34
ВК876 Б	27	9	33	24	15	37
<i>H. tuberosus</i>	26	18	30	12	12	9
НСР ₀₅	1					

В целом за два года исследования диаметр пыльцевых зёрен у генотипов культурного подсолнечника варьировал от 34 у гибридов Фактор и НК Брио до 29 мкм у линии ВК876 Б. Дикорастущий *H. tuberosus* обладал самой мелкогабаритной пылью со средним диаметром 27 мкм (рис. 13).

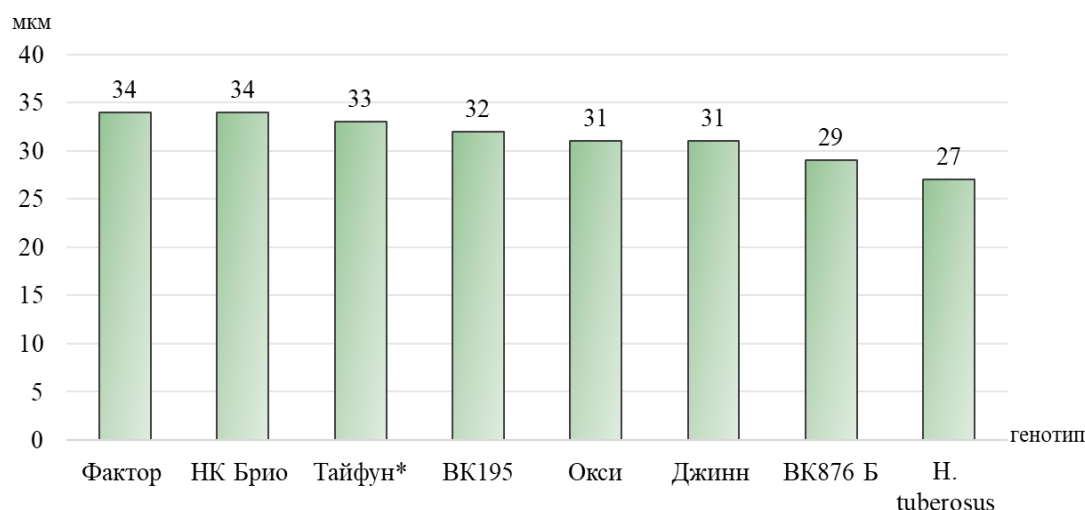


Рисунок 13 – Диаметр пыльцевых зёрен у генотипов подсолнечника, (ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019-2020 гг.)

Минимальное значение доли дефектных зёрен было у гибрида НК Брио – 3 %, максимальное – у гибрида Окси и его материнской линии ВК876 Б – 26 и 34 %, соответственно (рис. 14). Остальные генотипы показали долю дефектных пыльцевых зёрен в интервале от 6 до 9 %.

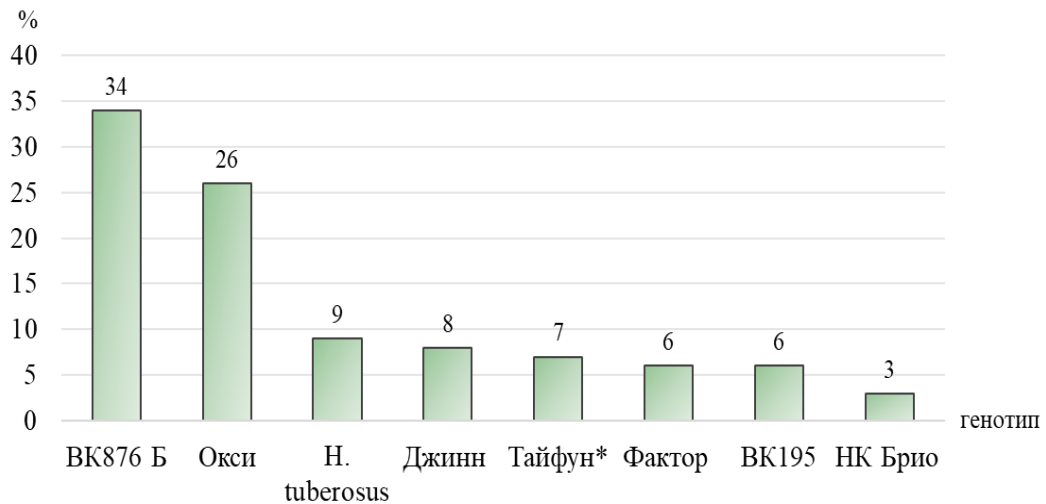


Рисунок 14 – Доля дефектных пыльцевых зёрен у генотипов подсолнечника, (ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019-2020 гг.)

Таким образом, в ходе двухлетних исследований установлено, что диаметр пыльцевых зёрен у гибридов Фактор, НК Брио, Тайфун, Окси, линии ВК195 и сорта Джинн варьировал от 34 до 31 мкм. Линия ВК876 Б и топинамбур характеризовались наименьшими значениями этого признака – 29 и 27 мкм, соответственно. Для двух генотипов культурного подсолнечника – линии ВК876 Б и гибрида Окси наблюдали значительную морфологическую гетерогенность пыльцы, что выражалось в соответствующей высокой доле дефектных пыльцевых зёрен – 34 и 26 %. При этом происходило двухпиковое распределение значений диаметра пыльцевых зёрен – главный пик для нормальных зёрен и добавочный пик для дефектных зёрен, включая среднеразмерную и микропыльцу. Морфологическая гетерогенность пыльцевых зёрен гибрида Окси связана с доминантной передачей этого признака от материнской ЦМС-формы ВК876 А, поскольку отцовская линия ВК195 обладает нормальной характеристикой пыльцевых зёрен. Пыльца гибрида НК Брио показала достоверно большую на 25 % завязываемость семян в скрещивании с ЦМС-тестером, чем у гибрида Окси, что подтверждает предположение о наличии связи повышенной доли дефектных пыльцевых зёрен с пониженной фертильностью пыльцы.

ГЛАВА 4 ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ТРУБЧАТЫХ ЦВЕТКОВ У ПОДСОЛНЕЧНИКА

4.1 Изменчивость длины и диаметра венчика трубчатых цветков растений в конкурсном сортоиспытании

За три года изучения наблюдали незначительные, но достоверные различия между восемью генотипами по длине и диаметру венчика. Наибольшая длина венчика 8,3 и диаметр венчика 3,0 мм были отмечены у крупноплодного сорта Джинн, минимальные значения характерны для гибрида Фактор 7,4 и 2,2 мм, соответственно (табл. 14).

Таблица 14 – Морфометрические признаки трубчатых цветков подсолнечника в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2019 гг.

Генотип	Длина венчика, мм				Диаметр венчика, мм			
	2017	2018	2019	среднее за 2017-2019 гг.	2017	2018	2019	среднее за 2017-2019 гг.
Джинн	8,3	8,3	8,2	8,3	3,0	3,0	3,1	3,0
Факел	8,0	8,0	8,0	8,0	2,5	2,5	2,5	2,5
Имидж	7,9	7,9	-	7,9	2,4	2,5	-	2,5
Окси-2	7,8	7,8	-	7,8	2,3	2,4	-	2,4
Тайфун	7,9	7,8	7,8	7,8	2,4	2,5	2,4	2,4
Окси	7,8	7,7	7,7	7,7	2,3	2,3	2,2	2,3
НК Брио	7,6	7,6	7,6	7,6	2,2	2,3	2,4	2,3
Фактор	7,3	7,4	7,4	7,4	2,0	2,3	2,3	2,2
среднее	7,8	7,8	7,8	7,8	2,4	2,5	2,5	2,5
НСР ₀₅	0,3	0,1	0,2		0,1	0,1	0,1	

Влияние фактора года при таком незначительном варьировании изучаемых признаков у селекционных генотипов в конкурсном сортоиспытании не обнаружено. Для увеличения размаха варьирования этих признаков следовало расширить наследственное разнообразие изучаемого материала с привлечением линий генетической коллекции.

4.2 Наследование длины венчика трубчатых цветков

Дальнейшие исследования признаков длины и диаметра венчика трубчатых цветков подсолнечника проводили с линиями генетической коллекции. Изученные в 2017 г. линии показали варьирование длины венчика от 6,3 у линии КГ49 до 9,2 мм у линии Л2138, т.е. с различием в 1,7 раза. Среднее значение при этом составило 7,5 мм, размах варьирования – 2,9 мм с невысоким коэффициентом вариации $CV = 7\%$ (рис. 15, приложение 13).

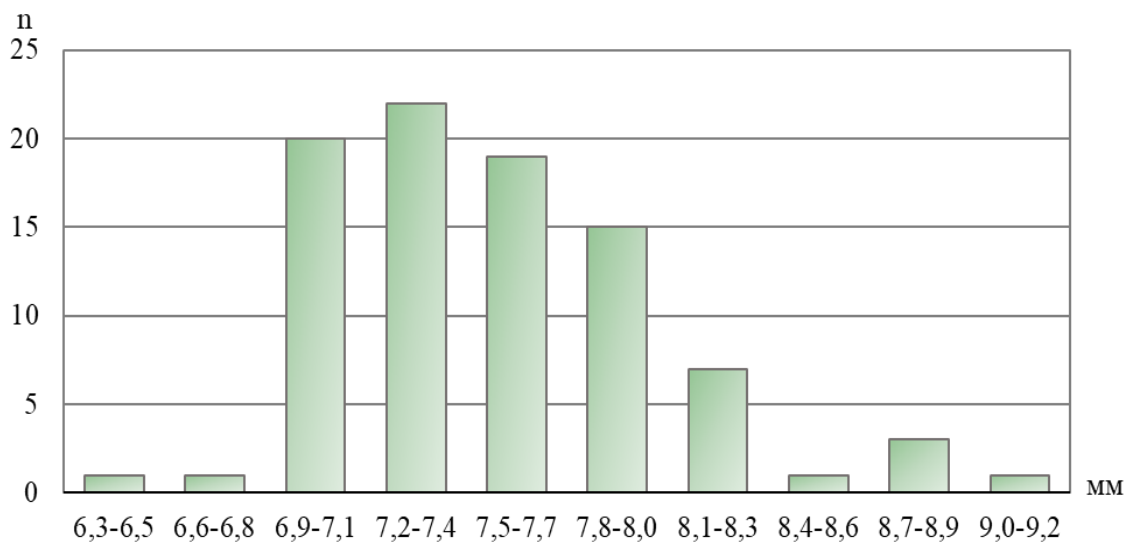


Рисунок 15 – Изменчивость длины венчика трубчатых цветков у линий генетической коллекции (n = 90), (ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017 г.)

Трехлетнее наблюдение в 2017-2019 гг. за пятью отобранными линиями с контрастными значениями длины венчика Л2138, К581, ВК905 Б (max) и ЛД102, КГ49 (min) показало сильное влияние генотипа на варьирование признака без смены ежегодных фенотипических рангов линий. В среднем за три года, длина венчика по двум группам линий (max и min) составила от 8,4 до 8,9 мм и от 6,3 до 6,7 мм, соответственно (табл. 15). Доля влияния фактора генотипа по результатам дисперсионного анализа оценивается в 96 % (табл. 16).

Таблица 15 – Длина венчика трубчатого цветка у линий генетической коллекции подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2019 гг.

Лимит	Линия	Год			Среднее по годам	НСР ₀₅
		2017	2018	2019		
Max	Л2138	9,2	8,7	8,7	8,9	0,1
	К581	8,8	8,6	8,6	8,7	0,1
	ВК905	8,3	8,3	8,5	8,4	0,1
Min	ЛД102	6,7	6,7	6,7	6,7	0,1
	КГ49	6,3	6,3	6,3	6,3	0,1
	НСР ₀₅	0,2	0,1	0,1		

Таблица 16 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа длины венчика трубчатого цветка у линий генетической коллекции подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2019 гг.

Фактор	SS	df	MS	F	F ₀₅	Доля влияния
Генотип	394,4	4	131,46	3327,52	3,03	0,96
Год	2,4	2	1,20	30,38	2,64	0,01
Взаимодействие	2,3	6	0,38	9,68	2,13	0,01
Внутри	11,4	288	0,04			-
Итого	410,4	299				-

Обозначения: SS – сумма квадратов, df – степени свободы, MS – средний квадрат, F – критерий Фишера

При реципрокном скрещивании линий с максимальными значениями длины венчика в 2018 г. max × max (табл. 17) наблюдали наследование в F₁ по типу отрицательного сверхдоминирования (h/d от -11,00 до -3,00), отрицательного доминирования (-0,50) и промежуточного наследования (от 0,00 до 0,33). При реципрокном скрещивании линий с максимальными значениями длины венчика max × max в 2019 г. (табл. 18) установлено отрицательное сверхдоминирование (h/d от -7,00 до -2,00) и отрицательное доминирование (-1,00).

В 12-ти комбинациях реципрокных скрещивании линий с максимальным и минимальным значениями длины венчика в 2018 г. (табл. 17) наблюдали в 11-ти случаях наследование в F₁ по промежуточному типу (h/d от -0,13 до 0,40), а в одном случае ВК905 Б × КГ49 отмечено неполное

доминирование ($h/d = 0,50$). В 2019 г. во всех комбинациях установлено только промежуточное наследование (h/d от $-0,13$ до $0,46$) (табл. 18).

При реципрокном скрещивании линий с минимальными значениями длины венчика в 2018 г. $\min \times \min$ (табл. 17) наблюдали наследование в F_1 по типу неполного доминирования ($h/d = 0,50$) и сверхдоминирования ($h/d = 2,00$). В 2019 г. (табл. 18) в двух комбинациях скрещиваний установлено неполное доминирование ($h/d = 0,50$).

Средние значения длины венчика в F_1 за два года по группам скрещиваний составили $8,5$ ($\max \times \max$), $7,7$ ($\max \times \min$), $7,7$ ($\min \times \max$) и $6,7$ мм ($\min \times \min$) при $НСР_{05} = 0,2$ мм, что также подтверждает существенный генетический контроль признака.

Таблица 17 – Наследование в F_1 длины венчика при скрещивании линий подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2018 г.

Комбинация скрещивания	Генотип	Длина венчика, мм				НСР ₀₅	h/d
		P ₁	P ₂	F ₁	F ₁ по группе		
$\max \times \max$	K581 × Л2138	8,6	8,7	8,5	8,4	0,09	-3,00
	Л2138 × K581	8,7	8,6	8,5		0,09	-3,00
	ВК905 Б × K581	8,3	8,6	8,1		0,01	-11,00
	K581 × ВК905 Б	8,6	8,3	8,5		0,10	0,33
	ВК905 Б × Л2138	8,3	8,7	8,5		0,10	0,00
	Л2138 × ВК905 Б	8,7	8,3	8,4		0,13	-0,50
$\max \times \min$	Л2138 × ЛД102	8,7	6,7	8,0	7,6	0,11	0,30
	Л2138 × КГ49	8,7	6,3	7,3		0,10	0,00
	ВК905 Б × ЛД102	8,3	6,7	7,6		0,10	0,13
	K581 × ЛД102	8,6	6,7	7,7		0,10	0,05
	K581 × КГ49	8,6	6,3	7,3		0,12	-0,13
	ВК905 Б × КГ49	8,3	6,3	7,8		0,12	0,50
$\min \times \max$	ЛД102 × ВК905 Б	6,7	8,3	8,0	7,7	0,12	0,00
	ЛД102 × Л2138	6,7	8,7	8,1		0,10	0,40
	ЛД102 × K581	6,7	8,6	7,8		0,11	0,16
	КГ49 × ВК905 Б	6,3	8,3	7,7		0,12	0,40
	КГ49 × Л2138	6,3	8,7	7,4		0,11	0,24
	КГ49 × K581	6,3	8,6	7,4		0,10	-0,04
$\min \times \min$	ЛД102 × КГ49	6,7	6,3	6,6	6,8	0,09	0,50
	КГ49 × ЛД102	6,3	6,7	6,9		0,10	2,00

Таблица 18 – Наследование в F₁ длины венчика при скрещивании линий подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

Комбинация скрещивания	Генотип	Длина венчика, мм				НСР ₀₅	h/d
		P ₁	P ₂	F ₁	F ₁ по группе		
max × max	K581 × Л2138	8,6	8,7	8,6	8,5	0,13	-1,00
	Л2138 × K581	8,7	8,6	8,6		0,12	-1,00
	ВК905 Б × K581	8,5	8,6	8,2		0,10	-7,00
	K581 × ВК905 Б	8,6	8,5	8,5		0,14	-1,00
	ВК905 Б × Л2138	8,5	8,7	8,6		0,10	-1,00
	Л2138 × ВК905 Б	8,7	8,5	8,4		0,13	-2,00
max × min	Л2138 × ЛД102	8,7	6,7	8,1	7,7	0,11	0,40
	Л2138 × КГ49	8,7	6,3	7,4		0,10	-0,08
	ВК905 Б × ЛД102	8,5	6,7	7,9		0,10	0,33
	K581 × ЛД102	8,6	6,7	7,6		0,10	-0,05
	K581 × КГ49	8,6	6,3	7,3		0,12	-0,13
	ВК905 Б × КГ49	8,5	6,3	7,9		0,12	0,46
min × max	ЛД102 × ВК905 Б	6,7	8,5	7,9	7,7	0,12	0,33
	ЛД102 × Л2138	6,7	8,7	8,0		0,10	0,30
	ЛД102 × K581	6,7	8,6	7,8		0,11	0,16
	КГ49 × ВК905 Б	6,3	8,5	7,6		0,12	0,18
	КГ49 × Л2138	6,3	8,7	7,5		0,11	0,00
	КГ49 × K581	6,3	8,6	7,5		0,10	0,04
min × min	ЛД102 × КГ49	6,7	6,3	6,6	6,6	0,09	0,50
	КГ49 × ЛД102	6,3	6,7	6,6		0,10	0,50

Наследование длины венчика в F₂ в 2019 г. при скрещивании линий в пределах одной контрастной группы между собой, т.е. max × max (Л2138 × ВК905 Б) носило континуальный характер с незначительными двусторонними трансгрессиями. Это говорит об отсутствии факта потенциальной рекомбинации генов с сильным фенотипическим эффектом, контролирующих контрастные проявления признака у линий одной группы (рис. 16). При этом среднее значение F₁ (8,4 мм), F₂ (8,5 мм) и среднеродительское значение (8,6 мм) были близки, что предполагает наличие аддитивного действия полигенов. Лимиты распределения значений в F₂ составили 7,9 и 9,0 мм с размахом варьирования 1,1 мм и CV = 3 %.

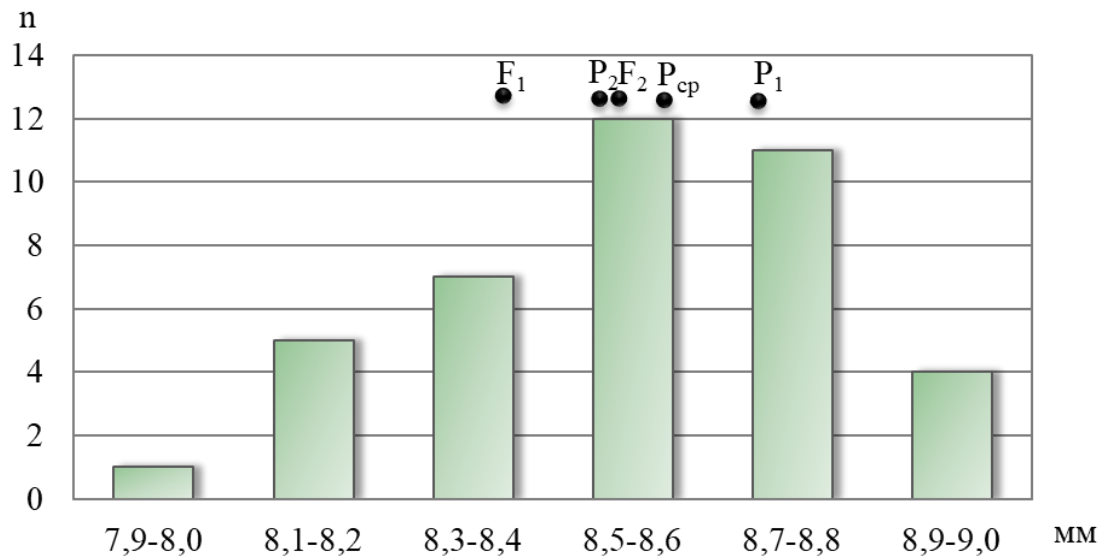


Рисунок 16 – Наследование длины венчика трубчатого цветка в F₂ при скрещивании Л2138 × ВК905 Б (max × max), 2019 г.

Наследование длины венчика в F₂ в 2020 г. при скрещивании линий в пределах одной контрастной группы между собой (Л2138 × ВК905 Б) было аналогично 2019 г., также носило континуальный характер с незначительными двусторонними трансгрессиями (рис. 17).

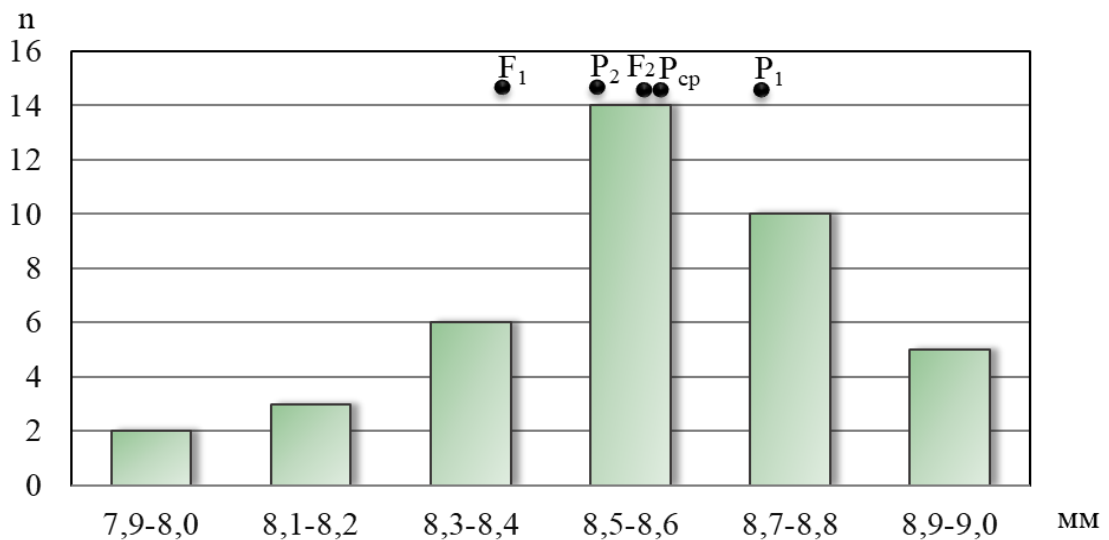


Рисунок 17 – Наследование длины венчика трубчатого цветка в F₂ при скрещивании Л2138 × ВК905 Б (max × max), 2020 г.

С другой стороны, наследование длины венчика в F₂ в 2019 г. при скрещивании линий с контрастными проявлениями признака между собой

Л2138 × ЛД102, т.е. max × min, характеризовалось более широкой континуальной изменчивостью, однако без трансгрессий (рис. 18). При этом среднее значение F₁ (8,1 мм), F₂ (7,8 мм) и среднеродительское значение (7,7 мм) были также близки, что предполагает наличие аддитивного действия полигенов. Лимиты распределения значений в F₂ – 6,8 и 8,6 мм соответствовали родителям с минимальной и максимальной величиной признака. Размах варьирования при этом составил 1,8 мм, а CV = 6 %.

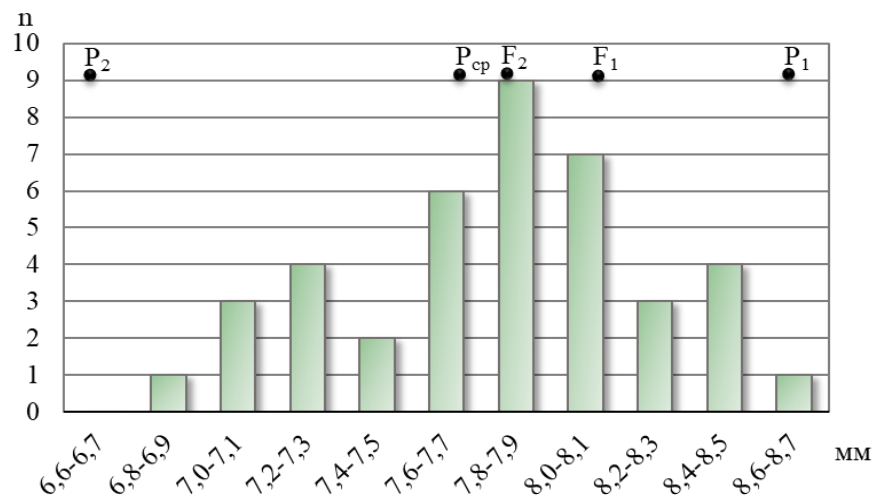


Рисунок 18 – Наследование длины венчика трубчатого цветка в F₂ при скрещивании Л2138 × ЛД102 (max × min), 2019 г.

Наследование длины венчика в F₂ в 2020 г. при скрещивании линий с контрастными проявлениями признака между собой Л2138 × ЛД102, т.е. max × min, также характеризовалось континуальной изменчивостью без трансгрессий с очевидными аддитивными эффектами (рис. 19). Лимиты распределения значений в F₂ – 7,0 и 8,6 мм соответствовали родителям с минимальной и максимальной величиной признака. Размах варьирования составил 1,6 мм и CV = 5 %.

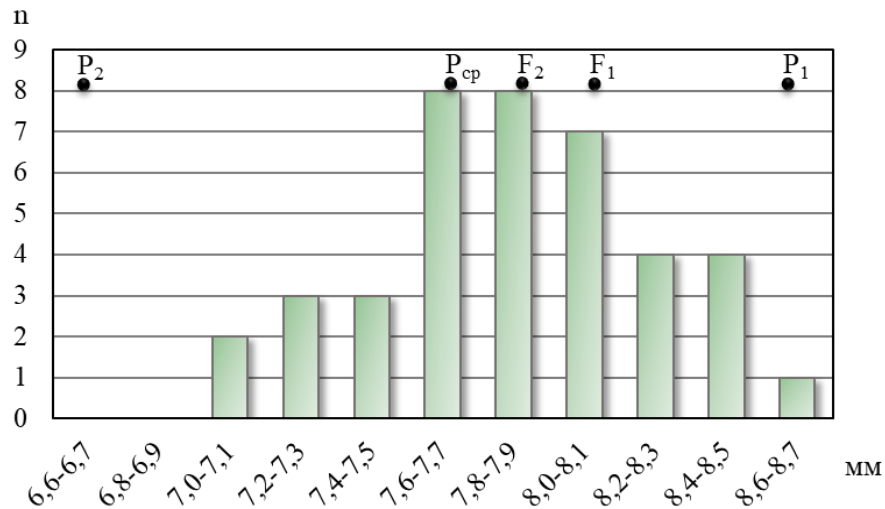


Рисунок 19 – Наследование длины венчика трубчатого цветка в F₂ при скрещивании Л2138 × ЛД102 (max × min), 2020 г.

Наследование длины венчика в F₂ в 2019 г. в ещё одной комбинации скрещивания типа max × min, т.е. линий с контрастными проявлениями признака, ВК905 Б × ЛД102, также характеризовалось континуальной изменчивостью без трансгрессий (рис. 20). При этом среднее значение F₁ (7,9 мм), F₂ (7,7 мм) и среднеродительское значение (7,6 мм) были близки. Лимиты распределения значений в F₂ – 6,9 и 8,3 мм соответствовали родителям с минимальной и максимальной величиной признака. Размах варьирования при этом составил 1,4 мм и CV = 4 %.

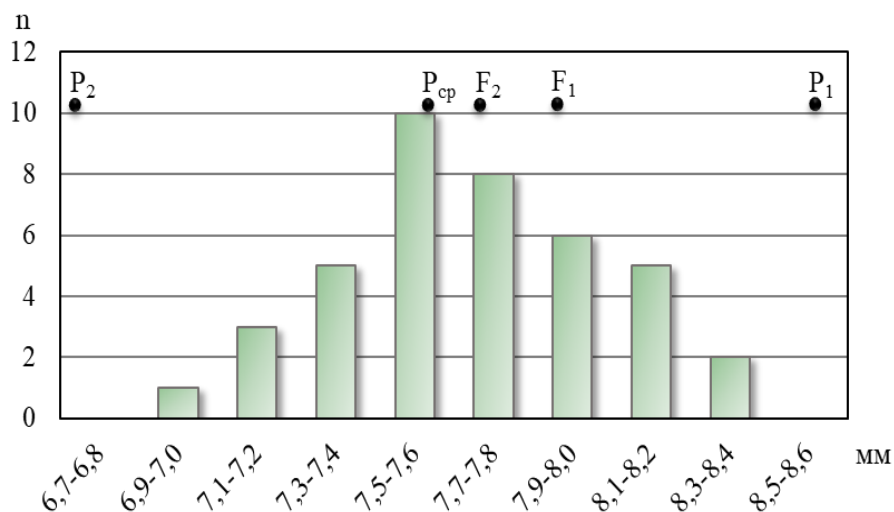


Рисунок 20 – Наследование длины венчика трубчатого цветка в F₂ при скрещивании ВК905 Б × ЛД102 (max × min), 2019 г.

Наследование длины венчика в F_2 в 2020 г. при скрещивании линий с контрастными проявлениями признака между собой ВК905 Б \times ЛД102, т.е. $\max \times \min$, было аналогично результатам, полученным в 2019 г. (рис. 21).

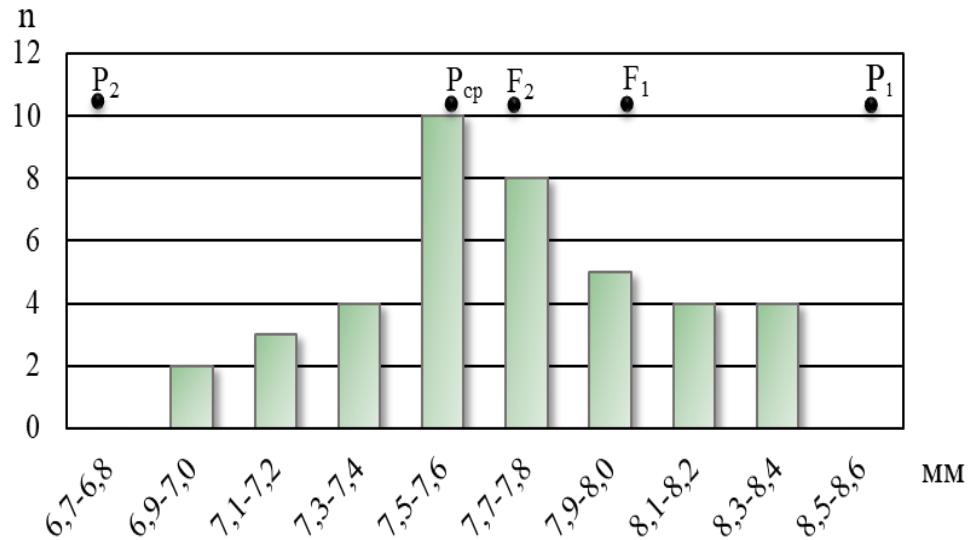


Рисунок 21 – Наследование длины венчика трубчатого цветка в F_2 при скрещивании ВК905 Б \times ЛД102 ($\max \times \min$), 2020 г.

Наследование длины венчика в F_2 при скрещивании линий в пределах одной контрастной группы с минимальными значениями между собой, т.е. $\min \times \min$ (ЛД102 \times КГ49) носило в 2019 г. континуальный характер с сильной положительной трансгрессией (рис. 22). Лимиты распределения значений в F_2 составили 6,3 и 7,7 м при размахе варьирования 1,4 мм и $CV = 5\%$.

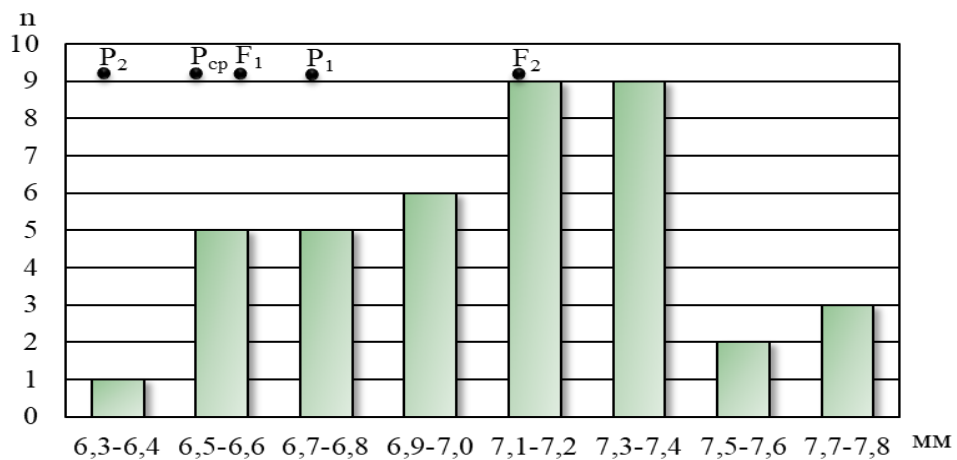


Рисунок 22 – Наследование длины венчика трубчатого цветка в F_2 при скрещивании ЛД102 \times КГ49 ($\min \times \min$), 2019 г.

Распределение значений длины венчика в F_2 при скрещивании этих линий в 2020 г. также было континуального типа с сильной положительной трансгрессией (рис. 23).

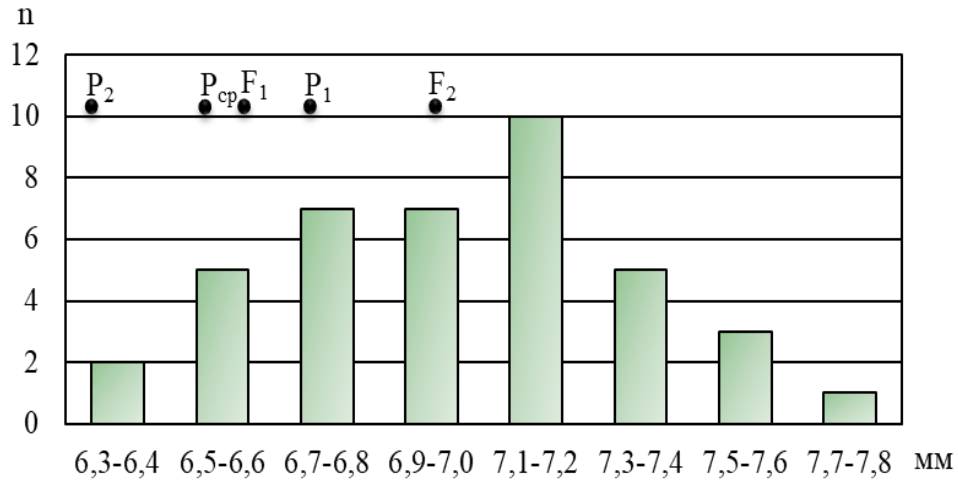


Рисунок 23 – Наследование длины венчика трубчатого цветка в F_2 при скрещивании ЛД102 × КГ49 (min × min), 2020 г.



Рисунок 24 – Трубчатые цветки подсолнечника корзинок F_2 : А – мелкие, ЛД102 × КГ49 (min × min); Б – крупные, Л2138 × ВК905 Б (max × max), (ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.)

Таким образом, использование линий генетической коллекции подсолнечника со значительными различиями длины венчика трубчатых цветков (рис. 24) позволило провести гибридологический анализ и определить характер наследования этого признака.

4.3 Наследование диаметра венчика трубчатых цветков

Изученные в 2017 г. линии генетической коллекции подсолнечника показали широкое варьирование диаметра венчика трубчатого цветка от 1,4 у №424924 до 3,6 мм у КГ19, т.е. с различием в 2,6 раза (рис. 25, приложение 14). Среднее значение при этом составило 2,4 мм, размах варьирования – 2,2 мм с коэффициентом вариации $CV = 14 \%$.

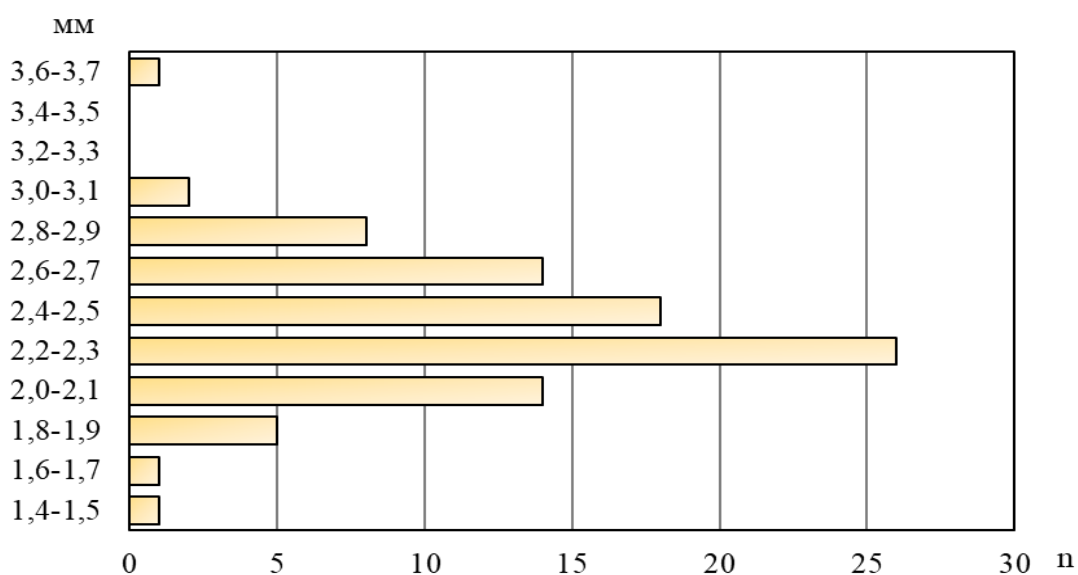


Рисунок 25 – Изменчивость диаметра венчика трубчатых цветков у линий генетической коллекции ($n = 90$), ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017 г.

Трехлетнее наблюдение в 2017-2019 гг. за четырьмя отобранными линиями с контрастными значениями диаметра венчика КГ19, ВИР130-3 (max) и ВИР391, №424924 (min) показало, как и в случае с длиной венчика, сильное влияние генотипа на варьирование признака без смены ежегодных фенотипических рангов линий. В среднем за три года, диаметр венчика по двум группам линий (max и min) изменялся от 2,9 до 3,4 мм и от 1,6 до 1,7 мм, соответственно (табл. 23). Доля влияния фактора генотипа по результатам дисперсионного анализа оценивается в 94 % (табл. 24). При этом влияние условий года выращивания было недостоверным.

Таблица 23 – Диаметр венчика трубчатого цветка у линий генетической коллекции

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2019 гг.

Лимит	Линия	Год			среднее по годам	НСР ₀₅
		2017	2018	2019		
Max	КГ19	3,6	3,3	3,3	3,4	0,1
	ВИР130-3	3,0	2,9	2,8	2,9	0,1
Min	ВИР391	1,7	1,7	1,7	1,7	0,1
	№424924	1,4	1,7	1,6	1,6	0,1
	НСР ₀₅	0,2	0,1	0,1		

Таблица 24 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа диаметра венчика трубчатого цветка у линий генетической коллекции подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2019 гг.

Фактор	SS	df	MS	F	F ₀₅	Доля влияния
Генотип	174,39	3	58,13	2071,69	2,64	0,94
Год	0,06	2	0,03	1,01	3,03	-
Взаимодействие	3,51	6	0,59	20,84	2,13	-
Внутри	8,08	288	0,03			-
Итого	186,04	299				-

Обозначения: SS – сумма квадратов, df – степени свободы, MS – средний квадрат, F – критерий Фишера

При реципрокном скрещивании линий с максимальными значениями диаметра венчика в 2018 г. max × max (табл. 25) наблюдали наследование в F₁ по полностью промежуточному типу (h/d = 0). В 2019 г. (табл. 26) также установлено промежуточное наследование (h/d = 0,20).

В восьми комбинациях реципрокных скрещивании линий с максимальным и минимальным значениями диаметра венчика в 2018 г. (табл. 25) наблюдали в шести случаях наследование в F₁ по промежуточному типу (h/d от -0,37 до 0,16), а в двух случаях ВИР130-3 × №424924 и №424924 × ВИР130-3 отмечено неполное доминирование (0,50). В 2019 г. (табл. 26) в четырех комбинациях установлено промежуточное наследование (h/d от -0,25 до -0,06) и в четырех – неполное доминирование (h/d от 0,50 до 0,81).

При реципрокном скрещивании двух линий с минимальными значениями диаметра венчика в 2018 г. $\min \times \min$ (табл. 25) наблюдали наследование в F_1 по типу сверхдоминирования (значение h/d из-за отсутствия различий между линиями не рассчитывали). В 2019 г. (табл. 26) в двух комбинациях скрещиваний также установлено сверхдоминирование ($h/d = 1,3$).

Таблица 25 – Наследование в F_1 диаметра венчика при скрещивании линий подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2018 г.

Комбинация скрещивания	Генотип	Диаметр венчика, мм				НСР ₀₅	h/d
		P ₁	P ₂	F ₁	F ₁ по группе		
$\max \times \max$	КГ19 × ВИР130-3	3,3	2,9	3,1	3,1	0,10	0
	ВИР130-3 × КГ19	2,9	3,3	3,1		0,14	0
$\max \times \min$	ВИР130-3 × № 424924	2,9	1,7	2,6	2,4	0,07	0,50
	ВИР130-3 × ВИР391	2,9	1,7	2,4		0,07	0,16
	КГ19 × ВИР391	3,3	1,7	2,4		0,09	-0,13
	КГ19 × № 424924	3,3	1,7	2,3		0,06	-0,25
$\min \times \max$	ВИР391 × ВИР130-3	1,7	2,9	2,4	2,4	0,06	0,16
	ВИР391 × КГ19	1,7	3,3	2,4		0,08	-0,13
	№ 424924 × ВИР130-3	1,7	2,9	2,6		0,09	0,50
	№ 424924 × КГ19	1,7	3,3	2,2		0,07	-0,37
$\min \times \min$	№ 424924 × ВИР391	1,7	1,7	1,8	1,9	0,04	-
	ВИР391 × № 424924	1,7	1,7	1,9		0,03	-

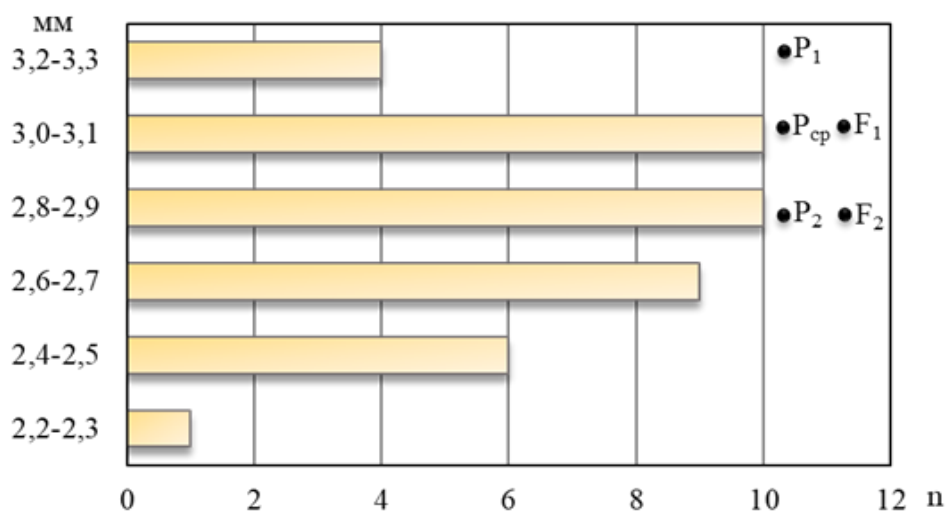
Средние значения диаметра венчика в F_1 за два года по группам скрещиваний составили 3,1 ($\max \times \max$), 2,5 ($\max \times \min$), 2,5 ($\min \times \max$) и 1,9 мм ($\min \times \min$) при НСР₀₅ = 0,2 мм, что дополнительно подтверждает существенный генетический контроль признака.

Таблица 26 – Наследование в F_1 диаметра венчика при скрещивании линий подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

Комбинация скрещивания	Генотип	Диаметр венчика, мм				НСР ₀₅	h/d
		P ₁	P ₂	F ₁	F ₁ по группе		
max × max	КГ19 × ВИР130-3	3,3	2,8	3,1	3,1	0,11	0,20
	ВИР130-3 × КГ19	2,8	3,3	3,1		0,16	0,20
max × min	ВИР130-3 × № 424924	2,8	1,7	2,7	2,5	0,13	0,81
	ВИР130-3 × ВИР391	2,8	1,6	2,5		0,15	0,50
	КГ19 × ВИР391	3,3	1,6	2,4		0,10	- 0,13
	КГ19 × №424924	3,3	1,7	2,3		0,10	- 0,25
min × max	ВИР391 × ВИР130-3	1,6	2,8	2,5	2,5	0,15	0,50
	ВИР391 × КГ19	1,6	3,3	2,4		0,10	- 0,06
	№ 424924 × ВИР130-3	1,7	2,8	2,7		0,12	0,81
	№ 424924 × КГ19	1,7	3,3	2,4		0,10	- 0,13
min × min	№ 424924 × ВИР391	1,7	1,6	1,9	1,9	0,13	1,30
	ВИР391 × № 424924	1,6	1,7	1,9		0,14	1,30

В 2019 г. наследование диаметра венчика в F_2 при скрещивании линий в пределах одной контрастной группы между собой, т.е. max × max (ВИР130-3 × КГ19) носило континуальный характер с отрицательной трансгрессией (рис. 26). При этом среднее значение F_1 (3,1 мм), F_2 (2,8 мм) и среднеродительская величина (3,1 мм) были близки, что предполагает наличие аддитивного действия полигенов. Лимиты распределения значений в F_2 составили 2,2 и 3,2 мм при размахе варьирования 1,0 мм и $CV = 9 \%$.

Рисунок 26 – Диаметр венчика трубчатого цветка в F_2 при скрещивании ВИР130-3 × КГ19 (max × max), 2019 г.

В 2020 г. наследование диаметра венчика в F_2 при скрещивании линий в пределах одной контрастной группы между собой, т.е. $\max \times \max$ (ВИР130-3 \times КГ19) также носило континуальный характер с отрицательной трансгрессией (рис. 27). При этом среднее значение F_1 (3,1 мм), F_2 (2,8 мм) и среднеродительская величина (3,1 мм) были близки. Лимиты распределения значений в F_2 составили 2,4 и 3,3 мм при размахе варьирования 0,9 мм. Эта изменчивость классифицируется как низкой степени при $CV = 8 \%$.

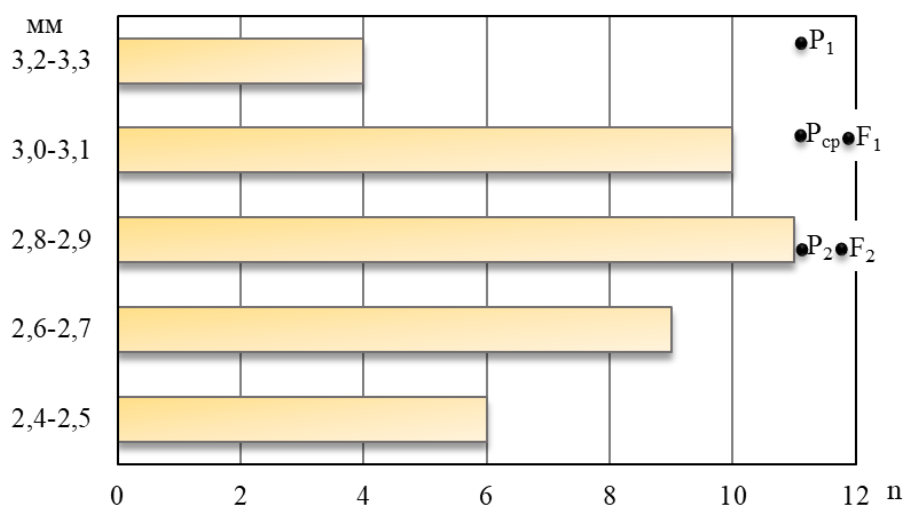


Рисунок 27 – Диаметр венчика трубчатого цветка в F_2 при скрещивании ВИР130-3 \times КГ19 ($\max \times \max$), 2020 г.

С другой стороны, в 2019 г. наследование диаметра венчика в F_2 при скрещивании линий с контрастными проявлениями признака между собой ВИР130-3 \times ВИР391, т.е. $\max \times \min$, также характеризовалось континуальной изменчивостью без значительных трансгрессий (рис. 28). При этом среднее значение F_1 (2,5 мм), F_2 (2,4 мм) и среднеродительская величина (2,2 мм) были близки, что предполагает наличие аддитивного действия полигенов.

Лимиты распределения значений в F_2 – 1,6 и 3,2 мм соответствовали родителям с минимальной и максимальной величиной признака при размахе варьирования равном 1,6 мм. Эта изменчивость классифицируется как средней степени при $CV = 13 \%$.

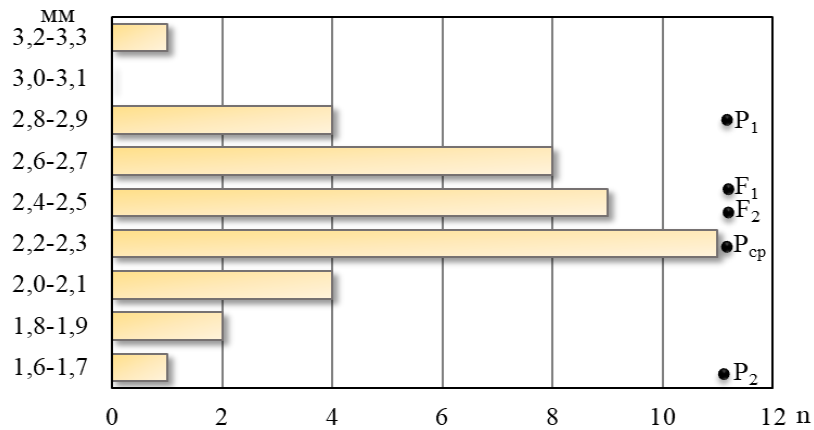


Рисунок 28 – Наследование диаметра венчика трубчатого цветка в F_2 при скрещивании ВИР130-3 × ВИР391 (max × min), 2019 г.

В 2020 г. наследование диаметра нектарника в F_2 при скрещивании линий с контрастными проявлениями признака между ВИР130-3 × ВИР391, т.е. max × min, также характеризовалось континуальной изменчивостью, однако без значительных трансгрессий (рис. 29). При этом среднее значение F_1 (2,5 мм), F_2 (2,5 мм) и среднеродительская величина (2,2 мм) были близки. Лимиты распределения значений в F_2 – 1,7 и 3,3 мм соответствовали родителям с минимальной и максимальной величиной признака при размахе варьирования равном 1,6 мм и $CV = 14 \%$.

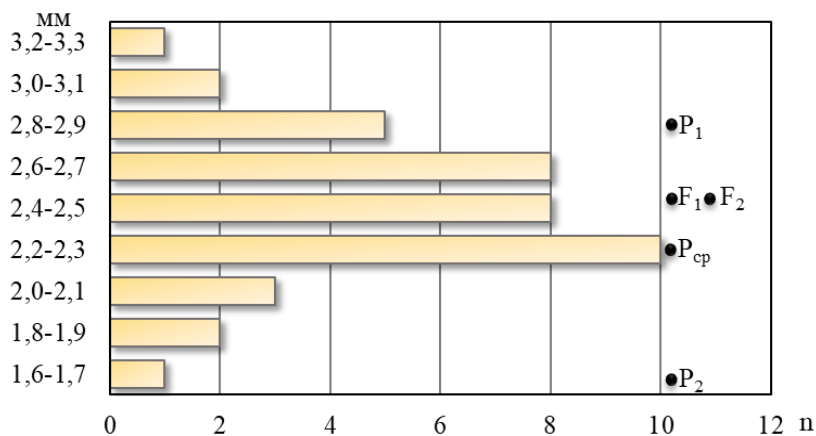


Рисунок 29 – Наследование диаметра венчика трубчатого цветка в F_2 при скрещивании ВИР130-3 × ВИР391 (max × min), 2020 г.

Наследование диаметра венчика в F_2 в 2019 г. при ещё одном скрещивании линий с контрастными проявлениями признака между собой

ВИР391 × КГ19, т.е. min × max, также характеризовалось континуальной изменчивостью без трансгрессий (рис. 30). При этом среднее значение F_1 (2,4 мм), F_2 (2,4 мм) и среднеродительская величина (2,5 мм) были близки, а лимиты распределения значений в F_2 – 1,4 и 3,0 мм соответствовали родителям с минимальной и максимальной величиной признака при размахе варьирования равном 1,6 мм и $CV = 14 \%$.

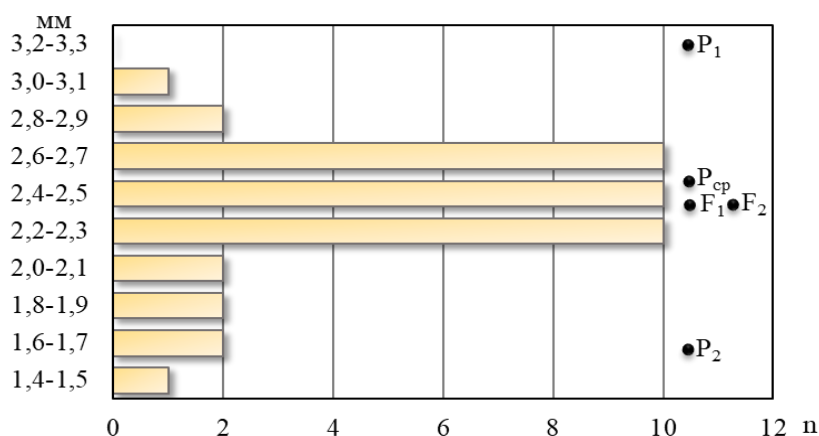


Рисунок 30 – Наследование диаметра венчика трубчатого цветка в F_2 при скрещивании ВИР391 × КГ19 (min × max), 2019 г.

В 2020 г. наследование диаметра венчика в F_2 при скрещивании линий с контрастными проявлениями признака между собой ВИР391 × КГ19, т.е. min × max, было аналогичным результатам 2019 г. (рис. 31).

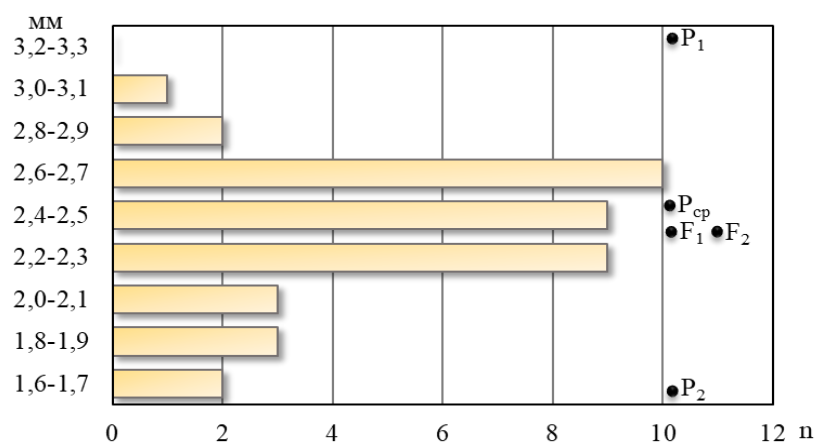


Рисунок 31 – Наследование диаметра венчика трубчатого цветка в F_2 при скрещивании ВИР391 × КГ19 (min × max), 2020 г.

В 2019 г. наследование диаметра венчика в F_2 при скрещивании линий в пределах одной контрастной группы между собой, т.е. $\min \times \min$ (№424924 \times ВИР391) носило континуальный характер с положительной трансгрессией (рис. 32).

При этом среднее значение F_1 (1,9 мм), F_2 (1,8 мм) и среднеродительская величина (1,7 мм) были близки, что предполагает наличие аддитивного действия олигогенов. Лимиты распределения значений в F_2 были 1,1 и 2,3 мм при размахе варьирования 1,2 мм и $CV = 13 \%$.

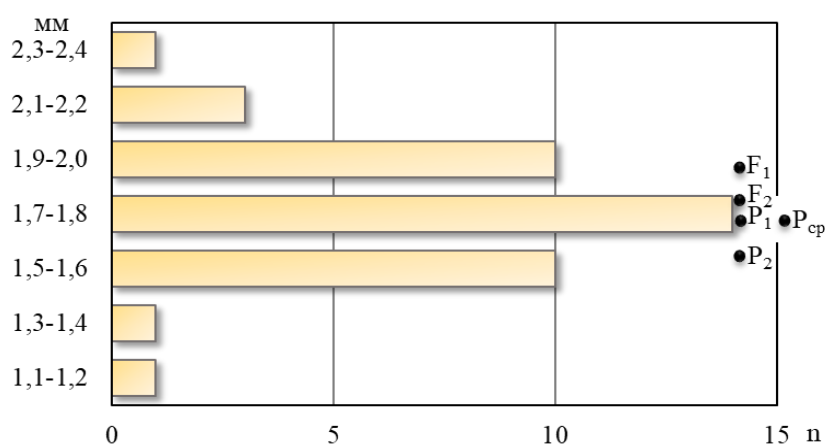


Рисунок 32 – Наследование диаметра венчика трубчатого цветка в F_2 при скрещивании №424924 \times ВИР391 ($\min \times \min$), 2019 г.

В 2020 г. наследование диаметра венчика в F_2 при скрещивании линий в пределах одной контрастной группы между собой, т.е. $\min \times \min$ (№424924 \times ВИР391) было аналогичным 2019 г., носило континуальный характер с положительной трансгрессией (рис. 33). При этом среднее значение F_1 (1,9 мм), F_2 (1,8 мм) и среднеродительская величина (1,7 мм) были близки, лимиты распределения значений в F_2 были 1,4 и 2,1 мм при размахе варьирования равном 0,7 мм и $CV = 11 \%$.

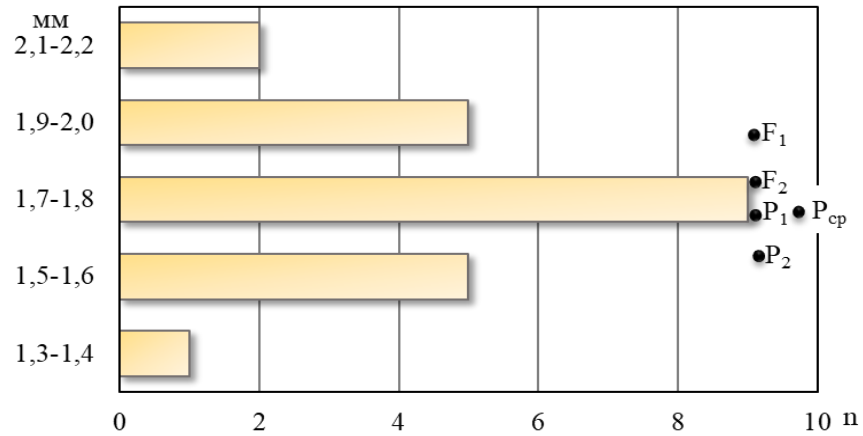


Рисунок 33 – Наследование диаметра венчика трубчатого цветка в F₂ при скрещивании №424924 × ВИР391 (min × min), 2020 г.

Таким образом, использование линий генетической коллекции подсолнечника со значительными различиями диаметра венчика трубчатых цветков, как и его длины, позволило провести гибридологический анализ и определить характер наследования этого признака.

ГЛАВА 5 ПЧЁЛОПОСЕЩАЕМОСТЬ РАСТЕНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА НА СЕЛЕКЦИОННЫХ И СЕМЕНОВОДЧЕСКИХ УЧАСТКАХ

5.1 Пчелопосещаемость гибридов и линий подсолнечника в селекционном питомнике

В 2017 г. максимальная посещаемость пчёлами растений подсолнечника в конкурсном сортоиспытании отмечена для гибридов Факел и НК Брио – 19 и 19 особь/корзинка/час, соответственно. Пчелопосещаемость гибридов Тайфун, Фактор, Имидж, Окси-2 и кондитерского сорта Джинн имела промежуточные значения. У гибрида Окси наблюдали снижение пчелопосещаемости до 10 при среднем значении для всех изученных генотипов 15 особь/корзинка/час (табл. 27).

В 2018 г. максимальная посещаемость пчёлами в конкурсном сортоиспытании отмечена, также для двух гибридов НК Брио и Факел 44 и 42 особь/корзинка/час, соответственно. Промежуточные показатели были у гибридов Фактор, Имидж, Тайфун, Окси и сорта Джинн. Гибрид Окси-2 имел пчелопосещаемость на уровне 19, при среднем значении для всех изученных генотипов 33 особь/корзинка/час (табл. 27).

В 2019 г. гибрид НК Брио имел максимальный показатель изучаемого признака 20 особь/корзинка/час. Промежуточные значения были у гибридов Тайфун, Фактор и сорта Джинн. Пчелопосещаемость гибрида Окси снижалась до восьми при среднем значении 15 особь/корзинка/час (табл. 27).

В 2020 г. максимальная пчелопосещаемость была у гибрида НК Брио 35 особь/корзинка/час. Промежуточными значениями данного признака характеризовались сорт Джинн и гибриды Тайфун, Фактор. Для гибрида Окси отмечено низкое значение признака 15, при среднем значении 26 особь/корзинка/час (табл. 27).

Таблица 27 – Пчёлопосещаемость растений подсолнечника в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, Краснодар, 2017-2020 гг.

Генотип	Пчёлопосещаемость, особь/корзинка/час					
	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	среднее	CV, %
Факел	19	42	-	-	31**	9
НК Брио	19	44	20	35	30**	22
Тайфун	17	33	16	24	23**	10
Фактор	16	35	16	24	23**	11
Имидж	16	35	-	-	26**	28
Окси-2	14	19	-	-	17*	18
Джинн	14	29	14	31	22**	11
Окси	10	26	8	15	18*	20
НСР ₀₅	4	4	2	2		

Примечание: * – слабая пчёлопосещаемость; ** – средняя пчёлопосещаемость

В целом, для пяти генотипов были получены четырёхлетние данные (рис. 34). При этом максимальной пчёлопосещаемостью 30 особь/корзинка/час отличился гибрид НК Брио. Два гибрида Фактор и Тайфун и сорт Джинн характеризовались промежуточной пчёлопосещаемостью 23, 23 и 22, соответственно, а гибрид Окси показал минимальное значение признака 15 особь/корзинка/час.

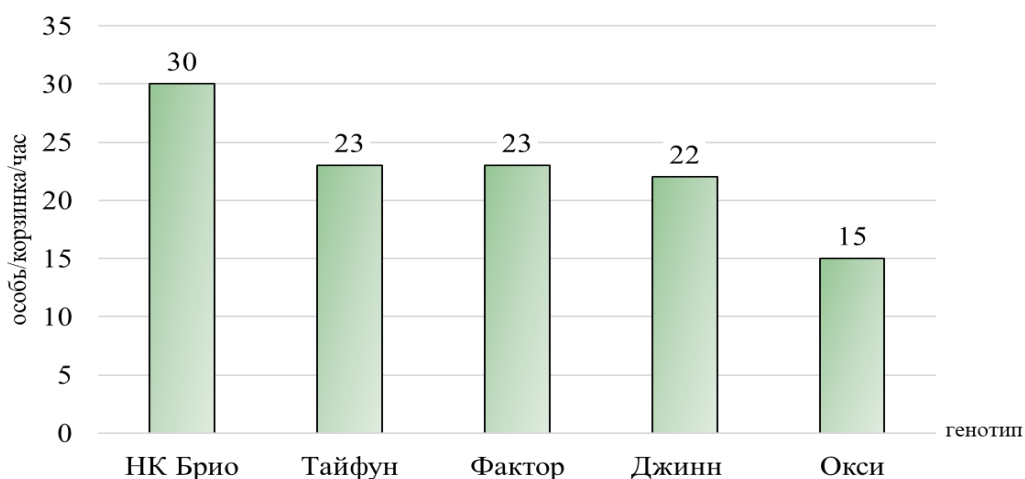


Рисунок 34 – Пчёлопосещаемость растений подсолнечника в конкурсном сортоиспытании гибридов, ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

По градации степени посещаемости опылителями подсолнечника, (Ткаченко и др., 1991), слабой пчёлопосещаемостью характеризовались два

гибрида Окси-2 и Окси. Остальные изученные генотипы кондитерский сорт Джинн и пять гибридов: Тайфун, Фактор, Имидж, Факел и НК Брио имели средние показатели пчелопосещаемости. Дисперсионный анализ изменчивости пчелопосещаемости у генотипов подсолнечника позволил установить достоверность факторов генотипа (22), года (63) и их взаимодействия (5 %) (табл. 28).

Таблица 28 – Двухфакторный дисперсионный анализ пчелопосещаемости растений подсолнечника в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Фактор	SS	df	MS	F	F ₀₅	p	Доля влияния
Генотип	4057	4	1014	102,43	2,43	< 0,5	0,22
Год	11425	3	3808	384,65	2,66	< 0,5	0,63
Взаимодействие	983	12	82	8,27	1,81	< 0,5	0,05
Внутригрупповой	1584	160	10	-	-	-	-
Итого	18048	179					

SS – сумма квадратов, df – число степеней свободы, MS – средний квадрат, F – эмпирический критерий Фишера, F₀₅ – стандартный критерий Фишера, p – вероятность Н₀

Изучаемые генотипы относились к разным группам спелости и цвели не одновременно. Для сравнения их разделили на три группы: раннеспелые, среднеранние, среднеспелые. Достоверных отличий в пчелопосещаемости по различным группам спелости не было установлено (табл. 29).

Таблица 29 – Пчелопосещаемость подсолнечника по группам спелости в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, Краснодар, 2017-2018 гг.

Генотип	Группа спелости	Период всходы-цветение, сутки			Пчелопосещаемость, особь/корзинка/час		
		2017 г.	2018 г.	среднее	2017 г.	2018 г.	среднее
Окси-2 Факел	раннеспелые	58,5	49,5	54,0	16,5	30,5	23,4
Тайфун Имидж Фактор	среднеранние	63,6	53,0	58,3	16,3	34,3	25,3
Окси НК Брио Джинн	среднеспелые	67,0	57,0	62,0	14,3	33,0	23,7
НСР ₀₅					4,1	3,3	

Максимальное количество нектара в 2019 г. отмечено у гибрида НК Брио и составило 0,18 мг/цветок при сахаристости 61 %. У гибрида Фактор наблюдали промежуточное значение количества нектара – 0,14 мг/цветок. При этом сахаристость достоверно не отличалась от гибрида НК Брио и оценивалась в 57 %. Минимальное количество нектара было у гибрида Оксис – 0,11 мг/цветок с самой низкой сахаристостью 36 % (табл. 30).

В 2020 г. максимальное количество нектара также отмечено у гибрида НК Брио – 0,30 мг/цветок, что выше этого показателя в 2019 г. Однако, сахаристость нектара была ниже значений, полученных в 2019 г. и составила 33 %. У гибридов Фактор и Тайфун наблюдали промежуточное значение количества нектара – 0,23 и 0,22, мг/цветок.

Сахаристость при этом достоверно не отличалась от гибрида НК Брио и составила 30 и 32 %, что также ниже показателей предыдущего года. Минимальное количество нектара было у гибрида Оксис – 0,14 мг/цветок с сахаристостью 21 % (табл. 30).

Таблица 30 – Характеристика нектара трубчатых цветков у гибридов подсолнечника в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019-2020 гг.

Генотип	Количество нектара, мг/цветок			Сахаристость нектара, %		
	2019 г.	2020 г.	среднее по годам	2019 г.	2020 г.	среднее по годам
Оксис	0,11	0,14	0,13	36	21	29
Фактор	0,14	0,23	0,19	57	30	44
Тайфун	-	0,22	0,22	-	32	32
НК Брио	0,18	0,30	0,24	61	33	47
НСР ₀₅	0,03	0,03		11	5	

Высокие значения количества нектара и сахаристости у гибрида НК Брио соответствовали его высокой пчелопосещаемости на уровне 30 особь/корзинка/час. Минимальные значения количества и сахаристости нектара у гибрида Оксис приводили, очевидно, к низкой пчелопосещаемости 15 особь/корзинка/час (табл. 30; рис. 34).

Кроме того, между пчелопосещаемостью и урожайностью семян для восьми генотипов в конкурсном сортоиспытании в 2017 и 2018 гг. установлена достоверная положительная корреляция рангов Спирмена $r_s = 0,79$ и $r_s = 0,74$, соответственно ($r_{s,05} = 0,72$).

Для расширения изучаемого генофонда были использованы образцы генетической коллекции подсолнечника, выращиваемые рядом с конкурсным сортоиспытанием гибридов.

Пчелопосещаемость растений подсолнечника у 90 инбредных линий генетической коллекции в 2017 г. показала широкую изменчивость от 160 (К2479) до 0 (И7-246) при среднем значении 38 особь/корзинка/час и CV = 71 % (рис. 35, приложение 15).

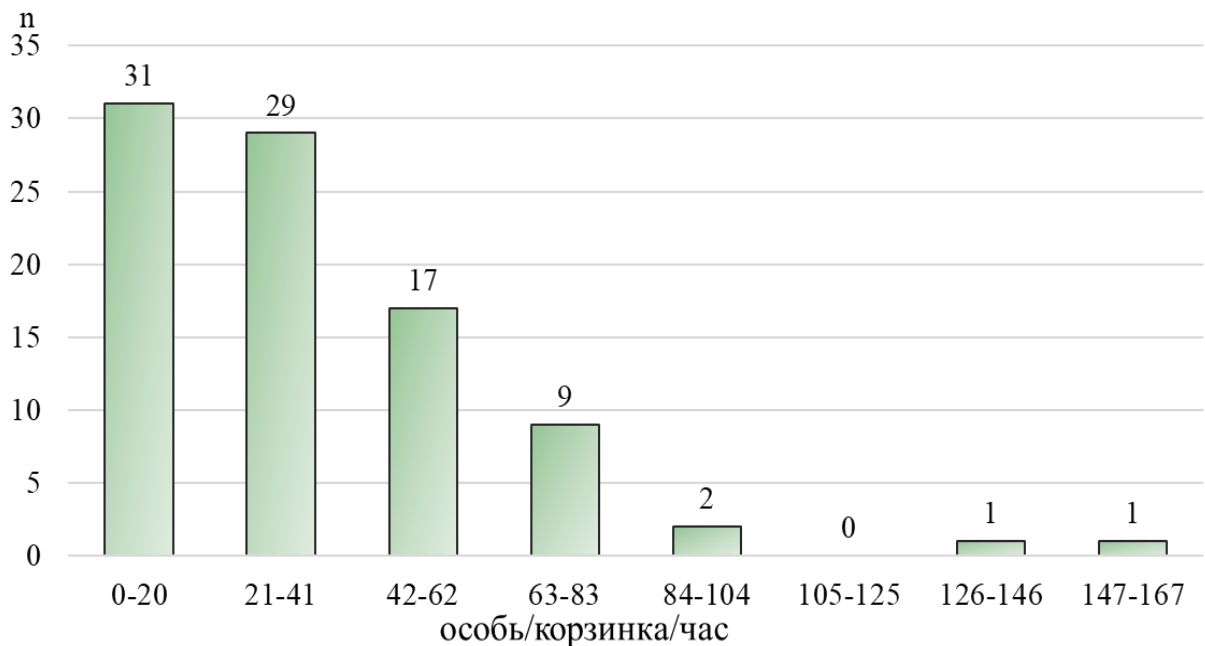


Рисунок 35 – Распределение линий генетической коллекции подсолнечника по пчелопосещаемости растений, ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017 г.

Для дальнейшего изучения наследования признака были отобраны по две линии с контрастными значениями пчелопосещаемости – max (К2479 и МВГ-8) и min (И7-246 и Л7247). Эти линии за четыре года показали высокую фенотипическую стабильность без смены рангов (табл. 31). Различия значений пчелопосещаемости между линиями max и min групп были 10-ти кратными.

Таблица 31 – Пчѐлопосещаемость растений подсолнечника у линий генетической коллекции с контрастными значениями признака

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017-2020 гг.

Линия		Пчѐлопосещаемость, особь/корзинка/час				
		2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	среднее
max	К2479	160	144	148	175	157
	МВГ-8	132	204	136	185	164
min	И7-246	0	28	16	16	15
	Л7247	4	8	16	12	10
НСР ₀₅		30	32	32	30	

Пчѐлопосещаемость растений F_1 в 2018 г., при скрещивании линий с максимальными значениями признака наблюдали сверхдоминирование, со значениями h/d до 5,1 (табл. 32).

При реципрокных скрещиваниях максимум на минимум, наблюдали в основном промежуточное наследование. Растения F_1 при скрещивании минимум на минимум также характеризовались сверхдоминированием с h/d до 3,8 (табл. 32).

Таблица 32 – Наследование в F_1 пчѐлопосещаемости при скрещивании линий подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2018 г.

Тип скрещивания	Комбинация скрещивания	Пчѐлопосещаемость особь/корзинка/час			h/d
		P_1	P_2	F_1	
max × max	МВГ-8 × К2479	204	144	328	5,10
	К2479 × МВГ-8	144	204	288	3,80
max × min	МВГ-8 × И7-246	204	28	136	0,22
	МВГ-8 × Л7247	204	8	132	0,26
	К2479 × Л7247	144	8	128	0,76
	К2479 × И7-246	144	28	92	0,10
min × max	И7-246 × МВГ-8	28	204	176	0,68
	Л7247 × МВГ-8	8	204	148	0,42
	И7-246 × К2479	28	144	124	0,65
	Л7247 × К2479	8	144	156	1,17
min × min	И7-246 × Л7247	28	8	36	1,80
	Л7247 × И7-246	8	28	56	3,80

В целом, в 12 скрещиваниях в F₁ наблюдали в пяти случаях сверхдоминирование, в четырех случаях – промежуточное наследование, а в трех – неполное доминирование.

Пчелопопосещаемость растений F₁ в 2019 г., при скрещивании линий с максимальными значениями признака характеризовалась сверхдоминированием, со значениями h/d до 7,0. При реципрокных скрещиваниях максимум на минимум, наблюдали промежуточное наследование (табл. 33).

Таблица 33 – Наследование в F₁ пчелопопосещаемости при скрещивании линий подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

Тип скрещивания	Комбинация скрещивания	Пчелопопосещаемость особь/корзинка/час			h/d
		P ₁	P ₂	F ₁	
max × max	МВГ-8 × К2479	136	148	174	5,30
	К2479 × МВГ-8	148	136	184	7,00
max × min	МВГ-8 × И7-246	136	16	83	0,40
	МВГ-8 × Л7247	136	16	89	0,22
	К2479 × Л7247	148	16	86	0,10
	К2479 × И7-246	148	16	68	0,21
min × max	И7-246 × МВГ-8	16	136	92	0,27
	Л7247 × МВГ-8	16	136	72	0,10
	И7-246 × К2479	16	148	64	0,27
	Л7247 × К2479	16	148	84	0,03
min × min	И7-246 × Л7247	16	16	28	-
	Л7247 × И7-246	16	16	28	-
НСР ₀₅				19	

В 2020 г. максимальное количество нектара (0,32 мг/цветок) и его сахаристости (53 %) было отмечено для линии генетической коллекции с максимальной пчелопопосещаемостью МВГ-8 (табл. 34). У линии Л7247 с минимальной пчелопопосещаемостью наблюдали также минимальное количество нектара (0,15 мг/цветок) и его сахаристости (40 %).

Таблица 34 – Характеристика нектара в трубчатых цветках линий генетической коллекции подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2020 г.

Генотип	Количество нектара, мг/цветок	Количество сухого вещества, мг/цветок	Сахаристость, %
МВГ-8	0,32	0,17	53
К2479	0,25	0,10	40
И7-246	0,22	0,10	46
Л7247	0,15	0,06	40
НСР ₀₅	0,03	0,02	6

Так в 2017-2020 гг. доля *Apis mellifera* составила 89, 96, 91 и 89 %, а диких насекомых-опылителей – 11, 4, 9 и 11 %, соответственно.

5.2 Насекомые-опылители на семеноводческих участках подсолнечника

В 2017 г. участок размножения линии подсолнечника ВК1-ими А располагался на расстоянии 3 км от села Крымская Роза, республика Крым. Ульи с пчелой медоносной к посеву не подвозили, рядом с участком находилась лесополоса и луга, где обитали дикие виды опылителей. На семеноводческом участке размножения линии ВК1-ими А наблюдали три группы насекомых-опылителей: пчела медоносная, шмели и одиночные пчёлы.

Посещаемость пчёлами линии ВК1-ими А (стерильная форма) и линии ВК1-ими Б (фертильная форма) достоверно не отличалась (8,5 и 9,2, соответственно). Достоверных отличий по числу посещений пчелы медоносной и шмелей на стерильной и фертильной формах, не установлено. Количество особей одиночных пчёл рода *Halictus* sp. достоверно больше было на линии ВК1-ими Б (табл. 35).

Доминирующим видом на семеноводческом участке размножения линии ВК1-ими А была пчела медоносная с долей 84 %, доля рода *Halictus* sp. составила 13 %, на шмелей и ильницу цепкую пришлось 2 и 1 %, соответственно.

Таблица 35 – Пчелопосещаемость растений подсолнечника линии ВК1-ими А

Крым, с. Крымская Роза, 2017 г.

Генотип	Пчелопосещаемость, особь/корзинка/час				
	<i>A. mellifera</i>	<i>Bombus</i> sp.	<i>Halictus</i> sp.	<i>E. tenax</i>	всего
ВК1-ими А	7,9	0,2	0,4	0,0	8,5
ВК1-ими Б	6,9	0,2	1,8	0,3	9,2
НСР ₀₅	3,2	0,8	1,9		4,1

В 2019 г. на участке гибридизации подсолнечника в Вознесенском филиале ВНИИМК посещаемость опылителями ЦМС линии ВК1-сур А была достоверно ниже, чем на отцовской линии ВК21-сур со значениями 9 и 26 особь/корзинка/час, соответственно (табл. 36).

На линии ВК1-сур А основным опылителем был шмель земляной (*Bombus terrestris*), его доминирование находилось на уровне 45 %. На линии ВК21-сур доминирующим видом была пчела медоносная (*A. mellifera*) – 46 % (табл. 36).

Таблица 36 – Пчелопосещаемость и доля опылителей на участке гибридизации линий подсолнечника ВК1-сур А × ВК21-сур

Вознесенский филиал ВНИИМК, 2019 г.

Линия	Вид насекомого-опылителя											
	пчела медоносная		шмель земляной		галикт четырёх-полосый		галикт пятнистый		андрена блестящая		всего	
	П*	Д**	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д
ВК1-сур А	3	33	4	45	1	11	0	0	1	11	9	100
ВК21-сур	12	46	3	12	3	12	7	27	1	3	26	100
НСР ₀₅	3		2		1		2		1		6	

П – пчелопосещаемость, особь/корзинка/час; Д – доля, %

На участке размножения линии ВК1-сур А в 2019 г. посещаемость опылителей на ЦМС-линии ВК1-сур А составила 15 особь/корзинка/час, что в четыре раза ниже, чем на фертильном аналоге ВК1-сур Б – 60

особь/корзинка/час. На линии ВК1-сур А основным опылителем был шмель земляной – 53 %, а на линии ВК1-сур Б – галикт пятнистый с долей 77 % (табл. 37, приложение 16).

Таблица 37 – Пчёлопосещаемость и доля опылителей на участке размножения линии подсолнечника ВК1-сур А × ВК1-сур Б

Вознесенский филиал ВНИИМК, 2019 г.

Линия	Вид насекомого-опылителя											
	пчела медоносная		шмель земляной		шмель садовый		галикт четырёх-полосый		галикт пятнистый		всего	
	П*	Д**	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д
ВК1-сур А	1	7	8	53	1	7	2	13	3	20	15	100
ВК1-сур Б	4	7	5	8	2	3	3	5	46	77	60	100
НСР ₀₅	1		1		1		1		4		8	

П – пчёлопосещаемость, особь/корзинка/час; Д – доля, %

В 2020 г. на участке размножения линии ВК1-кп А пчёлопосещаемость составила 29 особь/корзинка/час, это достоверно ниже, чем на фертильном аналоге ВК1-кп Б – 36 особь/корзинка/час. Основным опылителем на линиях ВК1-кп А и ВК1-кп Б была пчела медоносная, доля которой составила 66 и 42 %, соответственно (табл. 38).

Таблица 38 – Пчёлопосещаемость и доля опылителей на участке размножения линии подсолнечника ВК1-кп А × ВК1-кп Б

Вознесенский филиал ВНИИМК, 2020 г.

Линия	Вид насекомого-опылителя											
	пчела медоносная		шмель земляной		галикт четырёх-полосый		галикт пятнистый		андрена блестящая		всего	
	П*	Д**	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д
ВК1-кп А	19	66	7	24	1	3	2	7	0	0	29	100
ВК1-кп Б	15	42	12	33	2	5	6	17	1	3	36	100
НСР ₀₅	2		2		1		1		1		4	

П – пчёлопосещаемость, особь/корзинка/час; Д – доля, %

В 2020 г. на участках размножения линий ВК21-кλπ и ВК21-сур пчѐлопосещаемость находилась на одном уровне – 15 особь/корзинка/час, преобладающим видом для этих линий была пчела медоносная 60 и 54 %, соответственно (табл. 39).

Таблица 39 – Пчѐлопосещаемость и доля опылителей на участках размножения линий подсолнечника ВК21-кλπ и ВК21-сур

Вознесенский филиал ВНИИМК, 2020 г.

Линия	Вид насекомого-опылителя											
	пчела медоносная		шмель земляной		галикт четырёх-полосый		галикт пятнистый		андрена блестящая		всего	
	П*	Д**	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д
ВК21-кλπ	9	60	4	26	1	7	1,0	7	0	0	15	100
ВК21-сур	8	54	2	13	4	27	0,5	3	0,5	3	15	100
НСР ₀₅	2		1		1		1		1		2	

П – пчѐлопосещаемость, особь/корзинка/час; Д – доля, %

Кроме того, отцовские линии ВК21-кλπ и ВК21-сур обладают необычным рецессивным признаком – частично трубкообразными ложноязычковыми цветками, который является морфологическим маркером генетической чистоты (приложение 17). У обычных генотипов подсолнечника в корзинке присутствуют цветки двух типов: краевые зигоморфные стерильные ложноязычковые и центральные актиноморфные фертильные трубчатые. У линий ВК21-кλπ и ВК21-сур около 25 % краевых цветков представлены третьим типом – зигоморфными укороченными трубкообразными. Наличие этого морфологического признака не влияло на пчѐлопосещаемость линий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Репродуктивный потенциал растений подсолнечника варьировал от 2000 у гибрида Тайфун до 1255 у сорта Джинн при среднем значении 1693 трубчатых цветков на корзинку. Плотность закладки цветков в корзинке соответственно уменьшилась с 6,8 до 3,2 шт./см². Доля влияния генотипа в изменчивости числа трубчатых цветков на корзинку была 62 %.

2. В условиях свободного цветения в конкурном сортоиспытании максимальное число выполненных семян у гибрида НК Брио составило 1714, а минимальное у гибрида Окси – 700 шт. на растение с долей влияния генотипа 80 %. Плотность закладки семян в корзинке соответственно уменьшилась с 5,5 до 2,6 шт./см².

3. Максимальное число семян при самоопылении у гибрида НК Брио составило 1203, а минимальное у сорта Джинн – 53 шт. на растение с долей влияния генотипа 82 %. Плотность закладки семян в корзинке уменьшилась с 3,9 до 0,2 шт./см².

4. В условиях свободного цветения растений в конкурном сортоиспытании максимальную завязываемость семян показали гибрид НК Брио и сорт Джинн 89 и 86 %, гибриды Фактор и Тайфун характеризовались завязываемостью 78 и 76 %, соответственно. Гибрид Окси показал минимальное значение признака 48 %. При этом доля влияния генотипа была 89 %.

5. При самоопылении растений гибрид НК Брио показал автофертильность 63 %. Гибриды Фактор и Тайфун обладали значениями признака 42 и 39 %, соответственно. Гибрид Окси характеризовался автофертильностью 23, а сорт Джинн – 5 %. При этом доля влияния генотипа составила 86 %.

6. Диаметр пыльцевых зёрен у гибридов Фактор, НК Брио, Тайфун, Окси, линии ВК195 и сорта Джинн варьировал от 34 до 31 мкм. Линия ВК876 характеризовалась наименьшим значениям признака – 29 мкм. Для линии

ВК876 и гибрида Оксис наблюдали значительную морфологическую гетерогенность пыльцы с высокой долей дефектных пыльцевых зёрен – 34 и 26 %, соответственно.

7. Морфологическая гетерогенность пыльцевых зёрен гибрида Оксис связана с доминантной передачей этого признака от материнской ЦМС-формы ВК876 А, поскольку отцовская линия ВК195 обладает нормальной характеристикой пыльцы.

8. Линии генетической коллекции с контрастными значениями длины венчика от 6,3 до 9,2 мм показали значительную долю влияния генотипа 96 % в варьировании признака. Наследование в F_1 при разных вариантах скрещиваний этих линий характеризовалось как отрицательное сверхдоминирование, отрицательное доминирование, промежуточное, неполное доминирование и сверхдоминирование.

9. Наследование длины венчика в F_2 при скрещивании линий в группе $\max \times \max$ носило континуальный характер с двусторонней трансгрессией, при скрещивании линий с контрастными проявлениями признака $\max \times \min$ характеризовалось более широкой континуальной изменчивостью без трансгрессии и при скрещивании линий в группе $\min \times \min$ показало континуальный характер с сильной положительной трансгрессией.

10. Линии генетической коллекции с контрастными значениями диаметра венчика от 1,4 до 3,6 мм показали долю влияния генотипа 94 % в варьировании признака. Наследование диаметра венчика в F_1 при разных вариантах скрещиваний линий характеризовалось как промежуточное, неполное доминирование и сверхдоминирование.

11. Наследование диаметра венчика в F_2 при скрещивании линий в группе $\max \times \max$ носило континуальный характер с отрицательной трансгрессией, при скрещивании линий с контрастными проявлениями признака $\max \times \min$ характеризовалось широкой континуальной изменчивостью без трансгрессии и при скрещивании линий в группе $\min \times \min$ показало континуальный характер с сильной положительной трансгрессией.

12. В конкурсном сортоиспытании максимальной пчелопосещаемостью 30 особь/корзинка/час отличался гибрид НК Брио. Гибриды Фактор, Тайфун и сорт Джинн характеризовались промежуточной пчелопосещаемостью. Гибрид Окси показал минимальное значение признака 15 особь/корзинка/час. Доля влияния фактора генотипа составила 22, года – 63 и их взаимодействия – 5 %. Между пчелопосещаемостью и урожайностью семян установлена положительная корреляция $r_s = 0,77$.

13. В конкурсном сортоиспытании максимальное количество нектара отмечено у гибрида НК Брио – 0,24 мг/цветок при сахаристости 47 %. Минимальное количество нектара было у гибрида Окси – 0,13 мг/цветок при сахаристости 29 %.

14. Максимальное количество нектара 0,32 мг/цветок при сахаристости 53 % отмечено у линии генетической коллекции МВГ-8 с максимальной пчелопосещаемостью 164 особь/корзинка/час. У линии Л7247 с минимальной пчелопосещаемостью 10 особь/корзинка/час наблюдали минимальное количество нектара 0,15 мг/цветок при сахаристости 40 %.

15. Наследование пчелопосещаемости в F_1 при скрещивании линий генетической коллекции относилось к промежуточному типу, неполному доминированию и сверхдоминированию.

16. На семеноводческих участках пчелопосещаемость фертильных линий ВК1-сур Б и ВК1-клп Б была выше, чем их ЦМС-аналогов в 4,0 и 1,2 раза, соответственно.

РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ И ПРОИЗВОДСТВЕННОЙ ПРАКТИКИ

1. Учитывать в практической селекции подсолнечника оценку исходного материала по репродуктивным признакам: числу трубчатых цветков в корзинке, числу семян в корзинке, завязываемости семян при свободном цветении, автофертильности, пчелопопосещаемости, количеству нектара, сахаристости нектара, диаметру пыльцевых зёрен, длине и диаметру венчика трубчатого цветка.
2. Определять количество нектара в трубчатых цветках микрокапиллярным методом, а его сахаристость – по сухому остатку весовым методом.
3. Оценивать морфологическую гетерогенность пыльцы по изменчивости диаметра пыльцевых зёрен для характеристики её качества.
4. Использовать в селекции линию МВГ-8 как источник признака высокой пчелопопосещаемости.
5. Учитывать влияние диких насекомых-опылителей в семеноводческих посевах подсолнечника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас. Автономная Республика Крым. – Киев-Симферополь, 2003. – 80 с.
2. Абакарова, М. А. Экологическое содружество медоносных пчёл с цветковыми растениями / М. А. Абакарова // Материалы научно-практической конференции. под общ. ред. М. П. Кирсанова; Е. А. Ижмулкиной, Развитие промышленного пчеловодства в России и мире. Кемерово, 18 ноября 2016. – Кемерово: Издательство: ФГБОУ ВО «Кемеровский технологический институт пищевой промышленности». – 2016. – С. 6-10.
3. Артохин, К. С. Экологические основы защиты люцерны от вредителей: автореф. дис. д-ра с.-х. наук: 06.01.11 / Константин Сергеевич Артохин. – СПб., 2001. – 46 с.
4. Аугуста, Й. По путям развития жизни / Й. Аугуста, З. Буриан; Пер. с чешского О. Г. Келчевской. – Прага: АРТИЯ, 1966. – 48 с.
5. Бабро, А. А. Развитие мужских репродуктивных структур у *Heliantus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae) / А. А. Бабро, О. Н. Воронова // Ботанический журнал. – СПб., 2018. – Вып. 103 (9). – С. 1093-1108.
6. Бажина, Е. В. Мейоз при микроспорогенезе и жизнеспособности пыльцы у пихты сибирской в среднегорье Восточного Саянса / Е. В. Бажина, О. В. Квитко, Е. Н. Муратова // Лесоведение. – 2007. – № 1. – С. 57-64.
7. Батыгина, Т. Б. Размножение растений / Т. Б. Батыгина, В. Е. Васильева. – СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2002. – 232 с.
8. Батыгина, Т. Б. Эмбриология пшеницы / Т. Б. Батыгина. – Л.: Колос, 1974. – 206 с.
9. Борисенко, О. М. Морфологические и биохимические характеристики линий подсолнечника с различным составом жирных аминокислот / О. М. Борисенко, Ю. В. Чебанова // VIII международная конференция молодых ученых и специалистов, ВНИИМК. – 2015. – С. 40-44.

10. Бочковой, А. Д. Роль пчёлоопыления в получении высоких и стабильных урожаев кондитерских сортов подсолнечника / А. Д. Бочковой, Е. А. Перетягин, В. И. Хатнянский, В. А. Камардин // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2017. – Вып. 1 (169). – С. 83-92.

11. Бочковой, А. Д. Роль избирательности оплодотворения и самофертильности в селекции и семеноводстве подсолнечника (обзор) / А. Д. Бочковой, В. И. Хатнянский, В. А. Камардин, Д. А. Назаров // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2018. – Вып. 1 (173). – С. 94-104.

12. Бочковой, А. Д. О перспективах отбора самофертильных биотипов в звеньях первичного семеноводства сортов подсолнечника / А. Д. Бочковой, В. А. Камардин, Д. А. Назаров // Масличные культуры. – 2020. – Вып. 1 (181). – С. 3-11.

13. Бочковой, А. Д. Дополнительные критерии оценки самоопыленных линий подсолнечника в звеньях первичного семеноводства / А. Д. Бочковой, В. А. Камардин // Масличные культуры. – 2020 а. – Вып. 2 (182). – С. 13-23.

14. Бурлов, В. В. Проявление признака самосовместимости у подсолнечника / В. В. Бурлов, В. И. Крутько // НТБ ВСГИ. – 1986. – № 2 (60). – С. 45-50.

15. Буслаев, Л. Б. Повышение урожайности масличного подсолнечника при опылении медоносными пчёлами / Л. Б. Буслаев // Сб. докладов 3-й международной конференции молодых ученых и специалистов «Актуальные вопросы селекции, технологии и переработки масличных культур». – Краснодар. – 2005. – С. 22-23.

16. Буслаев, Л. Б. Экологические аспекты взаимоотношений медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) и энтомофильных растений (на примере

Helianthus annuus L.) в условиях западного Предкавказья: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Лев Борисович Буслаев. – Ставрополь, 2007. – 146 с.

17. Бятец, М. В. Повышение эффективности селекционной работы в ранних инбредных поколениях подсолнечника: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05 / Максим Викторович Бятец. – Краснодар, 2004. – 26 с.

18. Василенко, В. В. Агроклиматические особенности и урожайность основных сельскохозяйственных культур выселковского района: вып. квалиф. работа / Валерия Викторовна Василенко. – Туапсе, 2018. – 50 с.

19. Васин, В. А. Генетична минливисть соняшника при обробци етилметансульфонатом зрілого та незрілого насіння: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Виктор Анатольевич Васин. – Киев, 2008. – 148 с.

20. Волгин, В. В. Характеристика хозяйственнобиологических признаков гибридов подсолнечника различного происхождения и корреляции между ними / В. В. Волгин, А. Д. Обыдало, Б. Н. Бочкарев // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2015. – Вып. 3 (163). – С. 16-23.

21. Воронова, О. Н. Определение фертильности пыльцы у ряда диких многолетних видов и образцов подсолнечника коллекции, произрастающей на Кубанской станции ВИР / О. Н. Воронова, Т. Т. Толстая, В. Т. Рожкова, В. А. Гаврилова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2011. – Т. 167. – С. 145-158.

22. Воронова, О. Н. Количественный и качественный анализ пыльцы подсолнечника (*Helianthus* L.) и его использование в селекционной работе / О. Н. Воронова, В. А. Гаврилова // Труды по прикладной ботанике, генетики и селекции. – 2019. – Вып. 180 (1). – С. 95-104.

23. Гаврилова, В. А. Генетика культурных растений. Подсолнечник / В. А. Гаврилова, И. Н. Анисимова // – Спб.: ВИР, 2003. – 209 с.

24. Гаева, Д. В. Опыление как экосистемная услуга в аграрном природопользовании / Д. В. Гаева // Вестник Балтийского Федерального

университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки. – Калининград, 2015. – №1. – С. 19-34.

25. Голиков, В. И. Экологические особенности опыления подсолнечника пчелиными / В. И. Голиков // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2008. – Вып. 2 (139). – С. 1-3.

26. Горьковая, Е. Г. Влияние автофертильности исходного материала на завязываемость в первых поколениях инбредных линий / Е. Г. Горьковая // Материалы VI международная конференция молодых учёных и специалистов. «Инновационные направления исследований в селекции и технологии возделывания масличных культур» 24-25 февраля 2011 г. – Краснодар, 2011. – С. 61-65.

27. Гриднев, А. К. Возможности улучшения линий подсолнечника отбором биотипов с высокой выраженностью количественных признаков при инбридинге / А. К. Гриднев // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2013. – Вып. 1 (153-154). – С. 31-35.

28. ГОСТ 8.596-2010 Государственная система обеспечения единства измерений. ЯМР-анализаторы масличности и влажности сельскохозяйственных материалов. Методика поверки.

29. Дарвин, Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире: Серия «Классики естествознания» / Ч. Дарвин. – М.: Книга по Требованию, 2016. – 342 с.

30. Деркач, А. В. Состав опылителей подсолнечника на центральной экспериментальной базе ВНИИМК на участке гибридизации линии ВК876 / А. В. Деркач, М. А. Телещук, Н. А. Пикалова // Сборник статей Международной научно-практической конференции 25 января 2016 г. Современные технологии в мировом научном пространстве. – 2016. – С. 41-44.

31. Димчя, Г. Г. Опыление подсолнечника на участках гибридизации / Г. Г. Димчя // Пчеловодство. – 1988. – № 1. – С. 16-17.

32. Дьяков, А. Б. Морфология и анатомия подсолнечника / А. Б. Дьяков, Т. А. Перестова // Подсолнечник. Под общ. ред. ак. Пустовойта В. С. – М.: Колос, 1975. – С. 21-29.
33. Егорашин, В. Г. Эволюция опыления покрытосеменных растений и проблемы развития пчеловодства / В. Г. Егорашин // Вестник Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии. – 2019. – № 2 (22). – С. 32-37.
34. Еськов, Е. К. Этология медоносной пчелы / Е. К. Еськов. – М.: Колос, 1992. – 336 с.
35. Зайцев, А. Н. Автофертильность при свободном цветении линий подсолнечника как дополнительный критерий оценки селекционного материала / А. Н. Зайцев // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2007. – Вып. 2 (137). – С. 23-24.
36. Зайцев, А. Н. Перспективный исходный материал для селекции гибридов подсолнечника на автофертильность и пчелопосещаемость / А. Н. Зайцев // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2009. – Вып. 1 (140). – С. 5-11.
37. Зайцев, А. Н. Исходный материал для селекции гибридного подсолнечника на самофертильность и пчелопосещаемость: дис. ...канд. с.-х. наук: 06.01.05 / Александр Николаевич Зайцев. – Краснодар, 2014. – 120 с.
38. Звягина, А. С. Особенности функционирования репродуктивной системы сельскохозяйственных растений при воздействии гербицидов: дис. ...канд. биол. наук: 06.01.05. / Анастасия Сергеевна Звягина. – Краснодар, 2015. – 129 с.
39. Камелина, О. П. Систематическая эмбриология цветковых растений / О. П. Камелина // Двудольные. – Барнаул: АРТИКА, 2009. – 501 с.
40. Карасек, И. Е. На участках гибридизации подсолнечника / И. Е. Карасек // Пчеловодство. – 1987. – № 10. – С. 14-15.

41. Кириллов, С. С. Результаты самоопыления крупноплодных сортов подсолнечника / С. С. Кириллов, А. С. Полищук // Весник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В. Р. Филлипова. – Улан-Удэ, 2019. – Т. 56, №3. – С. 23-28.

42. Кириллов, С. С. Изменчивость самофертильности крупноплодного подсолнечника при самоопылении / С. С. Кириллов, А. С. Полищук // Достижения науки и техники АПК. – М., 2020. – Т. 34, №7. – С. 72-75.

43. Козин, Р. Б. Использование медоносных пчёл как опылителей кормовых культур / Р. Б. Козин // Пути развития пчеловодства в России через успешный опыт регионов России, стран СНГ и Дальнего Зарубежья: материалы междунар. науч.-практ. конф. Ярославль, 6-11 октября. – М., 2011. – С. 26-28.

44. Комлацкий, В. И. Использование мобильных пчелопавильонов для опыления подсолнечника / В. И. Комлацкий // Инновации в повышении продуктивности сельскохозяйственных животных. Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 95-летию Кубанского ГАУ. – 2017. – С. 77-81.

45. Комлацкий, Г. В. Пчеловодство как необходимый фактор развития АПК / Г. В. Комлацкий, С. С. Сокольский, Т. А. Усенко // Научный журнал КубГАУ. – 2020. – №157 (03). – С. 1-13.

46. Копелькиевский, Г. В. Улучшение кормовой базы пчеловодства / Г. В. Копелькиевский, А. Н. Бурмистров. – М: Россельхозиздат, 1965. – 167 с.

47. Круглова, А. Е. Оценка качества пыльцевых зерен в зрелых пыльниках остролодочника сходного в условиях интродукции / А. Е. Круглова // Вестник Удмуртского университета. – 2011. Вып.1. – С. 67-74.

48. Круглова, Н. Н. Критические фазы развития спорогенной клетки пыльника: к постановке проблемы / Н. Н. Круглова // Цитология. – 2001. – Т. 43. – №3. – С. 86-87.

49. Круглова, Н. Н. качественная оценка пыльцевых зёрен в зрелых пыльниках ежи сборной *Dactylis glomerata* L. / Н. Н. Круглова // Бюлл. Ботан. сада Саратовского гос. ун-та. – 2009. – Вып. 8. – С. 234-240.
50. Круглова, Н. Н. Регенерация пшеницы *in vitro* и *ex vitro*: цитогистологические аспекты / Н. Н. Круглова, О. А. Сельдимирова. – Уфа: Гилем, 2011. – 124 с.
51. Круглова, Н. Н. Оценка качества пыльцевых зёрен цветковых растений (обзор) / Н. Н. Круглова // Бюллетень ГБНС. – 2020. – № 135. – С. 50-56.
52. Крюков, В. И. Генетический мониторинг антропогенного загрязнения окружающей среды: автореферат дис. д-ра биол. наук: 05.13.09 / Владимир Иванович Крюков. – Тула, 1999. – 47 с.
53. Куприянова, Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР / Л. А. Куприянова, Л. А. Алёшина. – Л.: Наука, 1972. – Т. 1. – 171 с.
54. Куприянов, П. Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльца в антморфологическом методе / П. Г. Куприянов, В. Г. Жолобова // Апомиксис и цитоэмбриология растений. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. – 1975. – Вып. 3. – С. 45-52.
55. Куприянов, П. Г. Соотносительная роль факторов, вызывающих появление дефектных пыльцевых зёрен у растений в природе / П. Г. Куприянов // Апомиксис и цитоэмбриология растений. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1983. – Вып. 5. – С. 3-33.
56. Куприянов, П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений / [П. Г. Куприянов]; под ред. Н. А. Шишкинской. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1989. – 160 с.
57. Левина, Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений / Р. Е. Левина. – М.: Наука, 1981. – 96 с.

58. Малькова, С. А. Медовая продуктивность пчелиных семей в зависимости от стартовой силы на Северном Кавказе / С. А. Малькова // Пчеловодство. – 2011. – № 5. – С. 10-14.
59. Матиенко, А. Ф. Влияние цитоплазматической мужской стерильности типа *Heliantus petiolaris* на некоторые селекционно-ценные признаки растения подсолнечника: дис. ...канд. сельхоз. наук: 06.01.05. / Александр Филипович Матиенко. – Краснодар, 1988. – 162 с.
60. Мерк, Л. Б. Оценка исходного материала подсолнечника по основным признакам / Л. Б. Мерк, Н. И. Шевчук // Аграрная наука – сельскому хозяйству: материалы XIV Международной научно-практической конференции (7-8 февраля 2019 г.). – Барнаул: РИО Алтайского ГАУ, 2019. – С. 226-228.
61. Миронов, В. Г. Пчёлоопыление энтомофильных культур / В. Г. Миронов // Пчеловодство. – 1969. – №9. – С. 23-25.
62. Морева, Л. Я. Значение опыления энтомофильных растений медоносными пчёлами в поддержании баланса агро-ландшафтной системы степной зоны Краснодарского края / Л. Я. Морева, И. А. Морев, Л. Б. Буслаев [и др.] // Наука Кубани. – Краснодар, 2007. – №2. – С. 55-60.
63. Морева, Л. Я. Опылительная деятельность медоносной пчелы (*Apis mellifera*) как фактор повышения урожайности энтомофильных растений в агроценозах степной зоны Краснодарского края / Л. Я. Морева, Р. К. Мегес, Д. В. Бескорвайный // Аграрная география в современном мире: Сборник научных трудов. – Краснодар: КубГУ, 2014. – С. 91-93.
64. Морозов, В. К. Селекция подсолнечника в СССР / В. К. Морозов // Ордена Труд. красного знамени ин-т зернового хозяйства Юго-Востока СССР. – М.: Пищепромиздат, 1947. – 272 с.
65. Морозов, В. К. Подсолнечник / В. К. Морозов. – Саратов, 1959. – 228 с.
66. Мудрак, А. А. Анализ факторов и перспективы развития отрасли пчеловодства в Краснодарском крае / А. А. Мудрак, Т. Н. Матюхова, Е. А.

Горпинченко; Электронный научный журнал «Вектор экономики». – 2018. – №12. – С. 1-8. www.vectoreconomy.ru

67. Никитина, В. А. Подсолнечник / В. А. Никитина // Пчеловодство. – 1972. – Вып. 7. – С. 48.

68. Никитчин, Д. И. Подсолнечник / Д. И. Никитчин – К.: Урожай, 1993. – 192 с.

69. Паушева, З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М.: Агропромиздат, 1988. – 208 с.

70. Перестова, Т. А. К изучению семенной продуктивности видов рода *Helianthus* / Т. А. Перестова // Вопросы биологии семенного размножения. – Ульяновск, 1988. – С. 18-30.

71. Перетягина, Т. М. Сорт декоративного подсолнечника Жемчужный / Т. М. Перетягина, О. М. Борисенко, Я. Н. Демуриной // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2018. – Вып. 1 (173). – С. 114-115.

72. Пигорев, И. Я. Влияние альтернативных способов основной обработки почвы на рост, развитие и продуктивность подсолнечника / И. Я. Пигорев // Успехи современного естествознания. – М.: ООО «Издательский Дом Академия Естествознания», 2004. – №10. – С. 110-111.

73. Плотников, А. И. Биология цветения подсолнечника / А. И. Плотников // Подсолнечник. – Краснодар, 1940. – С. 44-87.

74. Поддубная-Арнольди, В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений / В. А. Поддубная-Арнольди. – М.: Наука, 1964. – 482 с.

75. Пономарева, Е. Г. Кормовая база пчеловодства и опыление сельскохозяйственных растений / Е. Г. Пономарева. – М., 1973. – 256 с.

76. Попов, В. Н. Наследование морфологических признаков у межвидовых гибридов подсолнечника / В. Н. Попов, Л. Л. Юшкина, Т. А.

Долгова, В. В. Кириченко // Весник Харьковського національного аграрного університету серія біологія. – 2013. – Вып. 2 (29). – С. 67-71.

77. Прокофьев, А. А. О поступлении ассимиляторов в корзинку подсолнечника / А. А. Прокофьев, В. П. Холодова // Биохимия и физиология масличных растений. – Майкоп, 1967. – С. 120-121.

78. Пустовойт, В. С. Избранные труды / В. С. Пустовойт – М.: Агропромиздат, 1990. – 367 с.

79. Система земледелия Краснодарского края на агроландшафтной основе. – Краснодар, 2015. – 352 с.

80. Слюсарев, В. Н. Характеристика некоторых аспектов плодородия чернозема выщелоченного Западного Предкавказья / В. Н. Слюсарев, Л. М. Онищенко, Т. В. Швец // Научный журнал КубГАУ. – 2013. – №89. – С.916-932.

81. Расницын, А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых / А. П. Расницын // Труды ПИН АН СССР. – М.: Наука, 1980. – Т. 174. – 190 с.

82. Сазоненко, М. М. Влияние опыления пчёл на урожайность подсолнечника гибрида Натали / М. М. Сазоненко, В. С. Баладин, А. Ш. Нагоев, В. В. Казакова // Научные исследования XXI века: Научно-издательский центр «Мир науки». – Нефтекамск, 2019. – №2. – С.143-145.

83. Семихненко, П. Г. Подсолнечник / П. Г. Семихненко, А. И. Ключников, Т. М. Токарев – М.: Колос, 1965. – 295 с.

84. Таранов, Г. Ф. Корма и кормление пчёл. 2-е изд., перераб. и доп. / Г. Ф. Таранов. – М.: Россельхозиздат, 1986. – 160 с.

85. Тахтаджан, А. Л. Происхождение покрытосеменных растений / А. Л. Тахтаджан. – М.: Советская наука, 1954. – 96 с.

86. Тихонов, О. И. Биология подсолнечника, селекция и технология выращивания / О. И. Тихонов, Н. И. Бочкарёв, А. Б. Дьяков. – М.: Агропромиздат, 1991. – 268 с.

87. Тишков, Н. М. Продуктивность сортов и гибридов подсолнечника при разных способах применения удобрений на чернозёме выщелоченном / Н. М. Тишков, А. А. Дряхлов // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2008. – Вып. 2 (139). – С. 37-39.

88. Ткаченко, П. И. Селекция подсолнечника на гетерозис. Методика и техника селекционного процесса / П. И. Ткаченко, В. А. Литвиненко, А. Ф. Матиенко, А. Д. Бочковой // Биология, селекция и возделывание подсолнечника. – М., 1991. – С. 140-162.

89. Толмачёв, В. В. Наследование и взаимодействие генов неантоциановой пигментации язычковых цветков подсолнечника / В. В. Толмачёв // Научно-техн. бюл. Институту олійних культур УААН. – Запоріжжя: ІОК УААН, 1998. – С. 75-81.

90. Толмачёв, В. В. Генетический контроль формы краевых цветков подсолнечника / В. В. Толмачёв // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2006. – Вып. 2 (135). – С. 50-60.

91. Фасулати, К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных / К. К. Фасулати. – М., 1971. – 424 с

92. Фегри, К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Л. Ван дер Пэйл. – М.: Мир, 1982. – 379 с.

93. Френкель, Р. Механизмы опыления, размножения и селекции растений / Р. Френкель, Э. Галун. – М.: Колос, 1982. – 384 с.

94. Цаценко, Л. В. Цитогенетическое воздействие различных систем земледелия на пшеницу / Л. В. Цаценко // Вестник Российской академии с.-х. наук. – 2000. – №3. – С. 51-53.

95. Ченикалова, Е. В. Жизненные циклы и фенология одиночных пчел / Е. В. Ченикалова // Природные ресурсы и экол. образование на Сев. Кавказе: материалы II межрегион. науч.-практ. конф. – Ставрополь, 2002. – С.101-102.

96. Шаповалова, Л. Г. Влияние условий выращивания гибридных семян подсолнечника на их генетическую чистоту, урожайные свойства и посевные качества: дис. ...канд. с.-х. наук 06.01.05 / Любовь Геннадьевна Шаповалова. – Краснодар, 2003. – 113 с.
97. Яковлева, Л. П. Изменчивость состава сахаров в нектаре / Л. П. Яковлева, О. А. Зауралов // Пчеловодство. – 1973. – №9. – С. 20-21.
98. Abrol, D. P. Honey bee and Crop Pollination. / D. P. Abrol // *Pollination Biology: Biodiversity Conservation and Agricultural Production*. – Berlin, Heidelberg, 2012. – P. 85-110.
99. Astiz, V. Self-compatibility in modern hybrids of sunflower (*Helianthus annuus* L.) fruit set in open and self-pollinated (bag isolated) plants grown in two different locations / V. Astiz, L. A. Iriarte, A. Flemmer, L. F. Hernandez // *Helia*. – 2011. – Vol. 34. – №54. – P. 129-138.
100. Bailez, O. E. Distribucion de lag abejas (*Apis mellifera* L.) en an cultivo andro esteriles de girasol / O. E. Bailez, E. Bedascarrasbure, G. Cuenca // In: Proc. 12th Intl. Sunflower Conf. Novi Sad, Yugoslavia, July 25-29. – Paris, France: Intl. Sunflower Assoc. – 1988. – Vol. 1. – P. 436.
101. Bailez, O. E. Evaluacion de la preferencia de las abejas por lineas androesteriles de girasol / O. E. Bailez, E. Bedascarrasbure // In: Proc. 12th Intl. Sunflower Conf. Novi Sad, Yugoslavia, July 25-29. – Paris, France: Intl. Sunflower Assoc. – 1988 a. – Vol. 1. – P. 429-436.
102. Balana, L. Melliferous value of sunflower hybrids (*Helianthus annuus* L.) in Romania / L. Balana, A. V. Vranceany, S. D. Craiciu // Proc. of the 13th Intern. Sunflower conference. 7-11 September. – Pisa, Italy, 1992. – Vol. 1. – P. 52-56.
103. Barcala, M. C. E. Honey bee and native solitary bee foraging behavior in a crop with dimorphic parental lines / M. C. E. Barcala, F. Palottini, W. M. Farina // *Plos one*. – 2019. – P. 1-14.
104. Batygina, T. B. Integrity and Reliability System in Ontogenesis and Evolution / T. B. Batygina // *Intern. J. Plant Reprod. Biol*. – 2012. – Vol. 4 (2). – P. 107-120.

105. Bedascarrasbure, E. Pollen foraging by honeybees pollinating sunflower / E. Bedascarrasbure, O. E. Bailez // In: Proc. 12th Intl. Sunflower Conf. Novi Sad, Yugoslavia, July 25-29. – Paris, France: Intl. Sunflower Assoc. – 1988. – Vol. 1. – P. 438- 439.
106. Bohn, C. W. Insect pollination is necessary for the production of muskmelons (*Cucumis melo v. reticulatus*) / C. W. Bohn, G. N. Davis // Apicultural Research. – 1964. – №3. – P.61-63.
107. Boose, D. L. Sources of variation in floral nectar production rate in *Epilobium canum* (Onagraceae): implications for natural selection / D. L. Boose // Oecologia. – 1997. – Vol. 110 (4). – P. 493-500.
108. Breeze, T. D. Linking farmer and beekeeper preferences with ecological knowledge to improve crop pollination / T. D. Breeze, V. Boreux, L. Cole et al. // People Nat. – 2019. – Vol. 1 (4). – P. 562-572.
109. Cariveau, D. P. The Allometry of Bee Proboscis Length and Its Uses in Ecology / D. P. Cariveau, G. K. Nayak, I. Bartomeus et al. // Plos one. – 2016. – P. 1-13.
110. Carroll, A. B. Drought stress, plant water status, and floral trait expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae) / A. B. Carroll, S. G. Pallardy, C. Galen // American Journal of Botany. – 2001. – Vol. 88 (3). – P. 438-446.
111. Cerrutti, N. Differential attractiveness of sunflower cultivars to the honey bee *Apis mellifera* L. / N. Cerrutti, C. Pontet // Oilseeds and fats, Crops and Lipids. – 2016. – Vol. 23 (2). P. 1-7.
112. Chabert, S. Mesurer la secretion nectarifere: exemple d'une lignee hybride F₁ et de son parent male sterile chez le colza d'hiver (*Brassica napus* L.) / S. Chabert, T. Lemoine, L. Fronteau, B. E. Vaissiere // Oilseeds and fats, Crops and Lipids. – 2017. – Vol. 24 (6). – P. 1-10.
113. Chabert, S. Effect of environmental conditions and genotype on nectar secretion in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / S. Chabert, Ch. Senechal, A. Fougeroux // Oilseeds and fats, Crops and Lipids. – 2020. – Vol. 27. – P. 1-12.

114. Chaudhary, O. P. Bee forage and floral calendar of India / O. P. Chaudhary // In «Recent advances in apiculture» [Eds. Yadav, P.R.] CCS Haryana Agricultural University, Hisar, 2001. – P. 61- 65.
115. Chaudhary, O. P. Nectar production and nectar secretion rhythms in sunflower populations and hybrids / O. P. Chaudhary, R. Poonia // Journal of entomology and zoology studies. – 2017. – Vol. 5. – P. 1259-1266.
116. Chikkadevaiah, S. H. L. Correlation and path analysis in sunflower / S. H. L. Chikkadevaiah, R. Nandini // Helia. – 2002. – Vol. 25. – №37. – P. 109-118.
117. Cilla, G. The foraging preferences of two species of *Melissodes* Latreille (Hymenoptera, Apidae, Eucerini) in farmed sunflower in Argentina / G. Cilla, M. Caccavari, N. J. Bartoloni, A. Roig-Alsina // Grana, 2012. – Vol. 51 (1). – P. 63-75.
118. Corbet, S. A. A Bee's view of nectar / S. A. Corbet // Bee world. – 1978. – Vol. 59. – P. 25-32.
119. Cupina, T. Sunflower morphology, anatomy, biology of flowering and pollination / T. Cupina, Z. Sakac // Sunflower. – Belgrade., 1989. – P. 55-75.
120. Dafni, H. Flower and nectar characteristics of nine species of Labiatae and their influence on honeybee visits / H. Dafni, Y. Lensky, A. Fahn // Apicultural Research. – 1988. – Vol. 27 (2). – P. 103-114.
121. Dahlgren, C. E. Report on commercial sunflower production and processing in Minnesota and North Dakota / C. E. Dahlgren // Proc. 1th Intern. Sunfl. Conf. June 17-18, Texas. – 1964. – P. 11-13.
122. De Grandi-Hoffman, G. The foraging activity of honey bees *Apis mellifera* and non-*Apis* bees on hybrid sunflowers (*Helianthus annuus*) and its influence on cross-pollination and seed set / G. DeGrandi-Hoffman, J. C. Watkins // Journal of Apicultural Research. – 2000. – Vol. 39. – P. 37-45.
123. Descamps, C. Temperature and water stress affect plant-pollinator interactions in *Borago officinalis* (Boraginaceae) / C. Descamps, M. Quinet, A. Baijot, A. L. Jacquemart // Ecology and Evolution. – 2018. – Vol. 8 (6). – P. 3443-3456.

124. Descamps, C. Species-specific responses to combined water stress and increasing temperatures in two bee-pollinated congeners (*Echium*, Boraginaceae) / C. Descamps, S. Maree, S. Hugon et al. // *Ecology and Evolution*. – 2020. – Vol. 10 (13). – P. 6549-6561.

125. Dimitrov, P. Density of honey bees (*Apis mellifera* L.) on rows of the self-pollinated sunflower line 2607 in seed production of Albena hybrid / P. Dimitrov, Z. Dimitrova, A. Piskov // *Helia*. – 1994. – Vol. 17. – № 21. – P. 53-56.

126. Du Toit, A. P. Difference in potential attractiveness to bees of seventeen South African sunflower (*Helianthus annuus*) cultivars / A. P. du Toit, L. A. Coetzer // *Acta Horticulturae: VI International Symposium on Pollination*, Aug. 27, 1990 Tilburg (Netherlands). – 1991. – Vol. 288. – P. 288-293.

127. Ellis, A. M. Do pollinators contribute to nutritional health? / A. M. Ellis, S. S. Myers, T. H. Ricketts // *Plos one*. – 2015. – Vol. 10. – P. 1-10.

128. Fairchild, J. F. Comparative sensitivity of *Selenastrum capricornutum* and *Lemna minor* to Sixteen Herbicides / J. F. Fairchild, D. S. Ruessler, P. S. Heverland, A. R. Carlson // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* – 1997. – № 32. – P. 353-357.

129. Fambrini, M. The unstable tubular ray flower allele of sunflower: inheritance reversion to wildtype / M. Fambrini, V. Michelotti, C. Pugliesi, // *Plant Breeding*. – 2007. – Vol. 126 (5). – P. 548-550.

130. Fernandez-Martinez, J. Inheritance of self-incompatibility in wild sunflower / J. Fernandez-Martinez, P. F. Knowles // In: *Proc. 8th Int. Sunflower Conf.*, 101 Minneapolis, MN, 23-27 July. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 1978. – P. 484- 489.

131. Fick, G. N. RHA 271, RHA 273 and RHA 274-sunflower parental lines for producing downy mildew resistant hybrids / G. N. Fick, D. E. Zimmer // *N. Dak. Farm Res.* – 1974. – Vol. 32 (2). – P. 7-9.

132. Fick, G. N. Genetics of floral color and morphology in sunflowers / G. N. Fick // *The Journal of Heredity*. – 1976. – Vol. 67. – P. 227-230.

133. Fick, G. N. Selection for self-fertility and oil percentage in development of sunflower hybrids / G. N. Fick // Proc. of 8th Intern. Sunfl. Conf., USA, Minneapolis, July 23-27. – 1978. – P. 418-422.
134. Findlay, N. Nectar production in *Abutilon* III. Sugar secretion / N. Findlay, M. L. Reed, F. V. Mercer // Australian Journal of Biological Sciences. – 1971. – Vol. 24 (3). – P. 665-675.
135. Free, J. B. The behaviour of honeybees on sunflowers (*Helianthus annuus* L.) / J. B. Free // Journal of Applied Ecology. – 1964. – Vol. 1 (1). – P. 19-27.
136. Free, J. B. Insect pollination of crops / J. B. Free // Academic Press. – London, 1993. – 684 p.
137. Furgala, B. Observations on the pollination of hybrid sunflower / B. Furgala, D. M. Noetzel, R. G. Robinson // Proc. of sunflower forum, USA, January 23. – 1979. – P. 15-16.
138. Galetto, L. Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators / L. Galetto, G. Bernardello // Annals of Botany. – 2004. – Vol. 94 (2). – P. 269-280.
139. Gallagher, M. K. Shifts in water availability mediate plant-pollinator interactions / M. K. Gallagher, D. R. Campbell // New Phytologist. – 2017. – Vol. 215 (2). – P. 792-802.
140. Gangappa, E. Studies on combinig ability in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / E. Gangappa, K. M. Channakrishnaiah, M. S. Harini, S. Ramesh // Helia. – 1997. – Vol. 20 (27). – P. 73-84.
141. Garratt, M. P. D. Avoiding a bad apple: Insect pollination enhances fruit quality and economic value / M. P. D. Garratt, T. D. Breeze, N. Jenner et al. // Agriculture, Ecosystem and Environment. – 2014. – Vol. 184 (100). – P. 34-40.
142. George, D. L. Compatibility, autogamy and environmental effects on seed set in selected sunflower hybrids and their inbred parents / D. L. George, S. F. Shein, P. F. Knowles // Proc. of 9th Intern. Sunfl. Conf., Spain, Torremolinos, June 8-13. – 1980. – Vol. 1. – P. 140-146.

143. Greenleaf, S. S. Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower / S. S. Greenleaf, C. Kremen // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2006. – Vol. 103. – P. 13890-13895.
144. Habura, E. C. Parasterilitat bei Sonnenblumen / E. C. Habura // Pflanzenzuchtung. – 1957. – Vol. 37. – P. 280-298.
145. Hadisoesilo, S. The effect of cultivar, floral stage and time of day on the quantity and quality of nectar extracted from oilseed sunflower (*Helianthus annuus* L.) in Minnesota / S. Hadisoesilo, B. Furgala // American Bee Journal. – 1986. – Vol. 126 (9). – P. 630-632.
146. Heiser, C. B. Variation and subspeciation in the common sunflower, *Helianthus annuus* / C. B. Heiser // Am. Midl. Nat. – 1954. – № 51. – P. 287-305.
147. Hesse, M. Zur Frage der Anhaftung des Pollens an blütenbesuchenden Insecten mittels PoUenkit und Viscinfaden / M. Hesse // PI. Syst. EcoL. – 1980. – Vol. 133. – P. 135- 148.
148. Hladni, N. Combining abilities and mode of inheritance of yield and yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / N. Hladni // Ph.D. Thesis, Faculty of Agriculture, University of Novi Sad. – 2007. – P. 1-104.
149. Holtom, M. J. The genetic control of maturity and seed characters in sunflower crosses / M. J. Holtom, H. S. Pooni, C. J. Rawlinson, B. W. Barnes // Journal of Agricultural Science. – 1995. – Vol. 125 (1). – P. 69-78.
150. Ion, N. Results concerning the melliferous characteristics of the sunflower hybrids cultivated in Romania / N. Ion, V. Stefan, V. Ion et al. // Sci Pap Anim Sci Biotech. – 2007. – Vol. 40 (2). – P. 80-90.
151. Ivanov, I. G. Study on compatibility and incompatibility display in crossing selfed sunflower lines / I. G. Ivanov // Rastenievud Nauk. – 1975. – №12 (9). – P. 36- 40.
152. Javed, N. Self-incompatibility and autogamy of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars / N. Javed, S. S. Mehdi // Helia. – 1992. – Vol. 15. – №17. – P. 17-24.

153. Joksimovic, J. Evaluation of combining abilities in some inbred sunflower lines / J. Joksimovic // Ph. D. Thesis, Faculty of Agriculture, University of Novi Sad. –1992. – P. 1-157.
154. Joksimovic, J. Genetic control of the number of flowers and percentage of pollination of sunflower (*Helianthus annuus* L.) / J. Joksimovic, R. Marinkovic, M. Mihaljcevic // Selection and seed production. – 1995. – Vol. 2 (1). – P. 71-74.
155. Joksimovic, J. Gene effect and combining ability for plant stature and harvest index in sunflower / J. Joksimovic, M. Mihaljcevic, D. Skoric, J. Atlagic // 15 th Intl. Sunflower Conf. Toulouse, France, June 12-15. – 2000. – Vol. 2. – P. 47-52.
156. Joksimovic, J. Mode of inheritance and heritability of disc flower corolla length and nectar content in sunflower / J. Joksimovic, J. Atlagic, Z. Sakac et al. // Genetika. – 2003 a. – Vol. 35. (1). – P. 59-65.
157. Joksimovic, J. Phenotypic and genotypic variability of disc flower corolla length and nectar content in sunflower / J. Joksimovic, J. Atlagic, Z. Sakac et al. // Genetika. – 2003. – Vol. 35. (2). – P. 131-138.
158. Kamler, F. Sunflower pollination in Czech Republic / F. Kamler // Acta Horticulturae. – 1997. – Vol. 437. – P. 407-411.
159. Kim, Y. S. Effect of an amino acid on feeding preferences and learning behavior in the honey bee, *Apis mellifera* / Y. S. Kim, B. H. Smith // Journal of insect physiology. – 2000. – Vol. 46 (5). – P. 793-801.
160. Klatt, B. K. Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value / B. K. Klatt, A. Holzschuh, C. Westphal et al. // Proceedings of the Royal Society. – 2013. – Vol. 281. – P. 1-8.
161. Klein, A. M. Importance of Pollinators in Changing Landscapes for World Crops / A. M. Klein, B. E. Vaissiere, J. H. Cane et al. // Proceedings of the Royal Society B. – 2007. – Vol. 274. – P. 303-313.
162. Kovacik, A. Current implementation of genetics in plant breeding / A. Kovacik, M. Apltauerova, P. Bartos, V. Skaloud, D. Tomaskova // Statni zemedelske nakladatelstvi. – Praha, 1976. – 182 p.

163. Kovacik, A. Evaluation of self-fertility in sunflower lines / A. Kovacik, V. Skaloud // Genet. a Slecht. – 1996. – Vol. 32. – P. 265-274.
164. Lande, S. S. Heterotic studies in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / S. S. Lande, M. N. Narkhede, D. G. Weginwar et al. // Annual Review of Plant Physiology. – 1998. – Vol. 12 (1). – P. 15-18.
165. Leclercq, P. Inheritance of some qualitative characters in sunflowers / P. Leclercq // Ann. Amelior. – Poland, 1968. – Vol. 18. – P. 307-315.
166. Lilleboe, D. Self-compatibility: another look / D. Lilleboe // The sunflower. – 1993. – P. 14-15.
167. Lokoschus, F. S. Eine weitere Funktion der Mandibeldrüse der Arbeiterinnen / F. S. Lokoschus, J. L. W. Keulart // Produktion eines PoUenkeimungsstoffes. – 1968. – P. 333-334.
168. Mallinger, R. E. Bee visitation rates to cultivated sunflowers increase with the amount and accessibility of nectar sugars / R. E. Mallinger, J. R. Prasifka // Journal of Applied Entomology. – 2017. – Vol. 141 (7). – P. 561-573.
169. Mallinger, R. E. Native Solitary Bees Provide Economically Significant Pollination Services to Confection Sunflowers (*Helianthus annuus* L.) (Asterales: Asteraceae) Grown Across the Northern Great Plains / R. E. Mallinger, J. Bradshaw, A. J. Varenhorst, J. R. Prasifka // Journal of Economic Entomology. – 2018.
170. Marinkovic, R. The mode of inheritance of seed yields and some yield components by cross-breeding different inbred lines of sunflower / R. Marinkovic // Ph.D thesis, University of Novi Sad, Faculty of Agriculture. – Novi Sad, 1984. – P. 17-18.
171. Martin, E. C. Changing trends in insect pollination of commercial crops / E. C. Martin, S. E. McGregor // Annual Review of Entomology. – 1973. – Vol. 18. – P. 207-226.
172. Maurizio, A. Po Uenkeimung hemmende. Stoffe im Körper der Honigbiene / A. Maurizio // XVIIth int. Bienenzucht. Kongr. – Bologna-Roma, 1959. – P. 112- 132.

173. McGregor, S. E. Insect pollination of cultivated crop plants / S. E. McGregor // USDA Agric. Handb. 496. Government Printing Office. Washington, 1976. – P. 345-350.

174. Miklic, V. Effect of various genotypes and climate factors on visiting of honey bees and other pollinizers and sunflower fertilization / V. Miklic // M. Sc. thesis, University of Novi Sad. – 1996. – 94 p.

175. Mueller, A. L. Water availability affects nectar sugar production and insect visitation of the cup plant *Silphium perfoliatum* L. (Asteraceae) / A. L. Mueller, C. A. Berger, S. Schittenhelm et al. // Journal of Agronomy and Crop Science. – 2020. – P. 1-9.

176. Montilla, F. Bee-attractiveness and self-compatibility of some inbred lines and their hybrids / F. Montilla, J. Gomez-Arnau, P. Duhigg // In: Proc. 12th Intl. Sunflower Conf. Novi Sad, Yugoslavia, July 25-29. – Paris, France: Intl. Sunflower Assoc. – 1988. – Vol. 1. – P. 423-428.

177. Nderitu, J. Diversity of sunflower pollinators and their effect on seed yield in Makueni District, Eastern Kenya / J. Nderitu, G. Nyamasyo, M. Kasina, M. L. Oronje // Spanish Journal of Agricultural Research. – 2008. – Vol. 6. – P. 271-278.

178. Nicolson, S. W. Direct demonstration of nectar reabsorption in the flowers of *Grevillea robusta* (Proteaceae) / S. W. Nicolson // Functional Ecology. – 1995. – Vol. 9 (4). – P. 584-588.

179. Pacini, E. Nectar production and presentation / E. Pacini, M. Nepi, S. W. Nicolson // Nectaries and Nectar. – 2007. – P. 167-214.

180. Palmer, J. H. Use of generative area and other inflorescence characters to predict floret and seed numbers in the sunflower / J. H. Palmer, B. T. Steer // In: Proc. of 11th Inter. Sunflower Conf., Mar del Plata. – Argentina, 1985. – P. 1-6.

181. Parker, F. D. Sunflower pollination: abundance, diversity, and seasonality of bees on male-sterile and male-fertile cultivars / F. D. Parker // Environmental Entomology. – 1981. – Vol. 10 (6). – P. 1012-1017.

182. Petanidou, T. Does temperature stress induce nectar secretion in Mediterranean plants? / T. Petanidou, E. Smets // *New Phytologist*. – 1996. – Vol. 133 (3). – P. 513-518.
183. Petanidou, T. Nectary structure of Labiatae in relation to their nectar secretion and characteristics in a Mediterranean shrub community – Does flowering time matter? / T. Petanidou, V. Goethals, E. Smets // *Plant Systematics and Evolution*. – 2000. – Vol. 225 (1-4). – P. 103-118.
184. Pham-Delegue, M. H. Chemicals involved in honeybee-sunflower relationship / M. H. Pham-Delegue, P. Etievan, E. Guichard et al. // *Chemical Ecology*. 1990. – Vol. 16. – P. 3053-3065.
185. Phillips, B. B. Drought reduces floral resources for pollinators / B. B. Phillips, R. F. Shaw, M. J. Holland et al. // *Glob Change Biology*. – 2018. – Vol. 24 (7). – P. 3226-3235.
186. Portlas, Z. M. Variation in floret size explains differences in wild bee visitation to cultivated sunflowers / Z. M. Portlas, J. R. Tetlie, D. Prischmann-Voldseth et al. // *Plant Genetic Resources*. – 2018. – P. 1-6.
187. Putt, E. D. Association of seed yield and oil content with other characters in the sunflower / E. D. Putt // *Scientific Agriculture*. – 1943. – Vol. 23. №7. – P. 377-383.
188. Ribbands, C. R. The foraging method of individual honeybees / C. R. Ribbands // *Journal of Animal Ecology*. – 1949. – Vol. 18. – P. 47-66.
189. Rinku. Relative reference of honeybees to new hybrids or old populations and prospects of honey extraction / Rinku, O. P. Chaudhary // *Journal of Entomology and Zoology Studies*. – 2017. – Vol. 5 (4). – P. 204-213.
190. Rinku. Variations in morphological and phonological traits of selected sunflower populations and hybrids reveal their relative preference to honey bees / Rinku, O. P. Chaudhary, H. D. Kaushik // *Indian Journal of Ecology*. – 2017 a. – Vol. 44 (Special, 5). – P. 536-542.
191. Proctor, M. *Natural History of Pollination* / M. Proctor, P. Yeo, A. Lack // London, Timber Press, Incorporated, 2003. – 487 p.

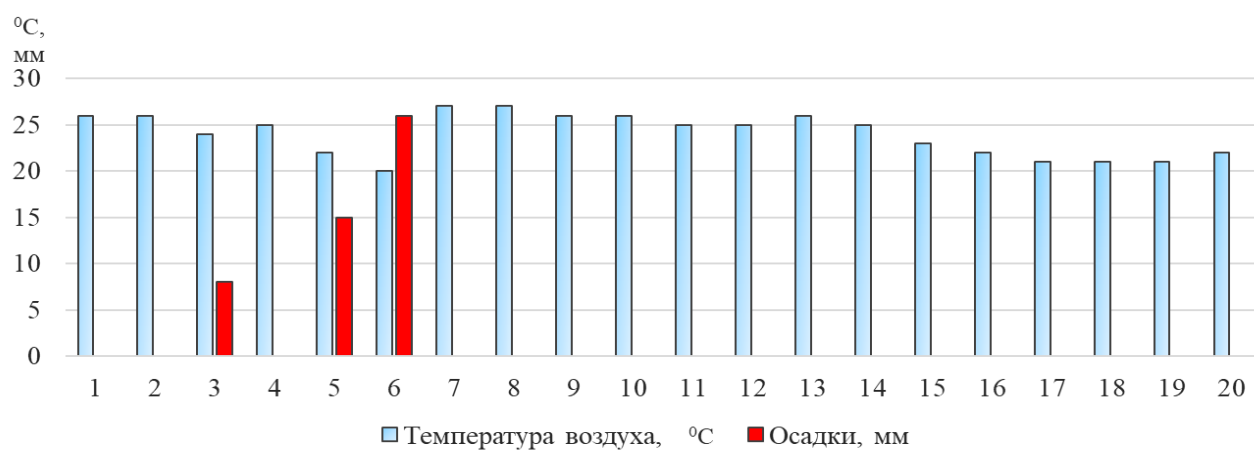
192. Sakac, Z. The appropriate technique for collecting and measuring the amount of floral nectar in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / Z. Sakac, S. Terzic, V. Miklic // 17th International Sunflower Conference. Cordoba. Spain. – 2008. – P. 265-267.
193. Sammataro, D. Intervarietal structural differences of sunflower (*Helianthus annuus* L.) florets their importance to honey bee visitation / D. Sammataro, E. H. Erickson, M. Garment // In Proc. 5th Sunflower Res. Workshop, Minot, ND. 26 Jan 1983. Natl. Sunflower Assoc., Bismarck, ND. – 1983. – p. 4-6.
194. Sammataro, D. Anatomical features of the sunflower floret / D. Sammataro, M. B. Garment, E. N. Erickson // *Helia*. – 1985. – Vol. 8. – P. 25-31.
195. Sammataro, D. Ultrastructure of the Sunflower nectary / D. Sammataro, E. N. Erickson, M. B. Garmend // *Journal of Apicultural Research*. – 1985 a. – Vol. 24 (3). – P. 150-160.
196. Saranga, Y. Effect of source-sink relationship on yield of confection sunflower (*Helianthus annuus* L.) / Y. Saranga, P. Horcicka, S. Wolf // *Helia*. – 1996. – Vol. 19 (24). – P. 29-38.
197. Sardinias, H. S. Pollination services from field-scale agricultural diversification may be contextdependent / H. S. Sardinias, C. Kremen // *Agric Ecosyst Environ*. – 2015. – Vol. 207. – P. 17-25.
198. Serieys, H. Genetic evaluation of *Helianthus* wild species and their use in breeding programs / H. Serieys // *FAO Subnetwork 1984-1986. Progress Report 8*. – 1987.
199. Shein, S. E. An evaluation of differential attractiveness of sunflower genotypes to honey bees / S. E. Shein, S. J. Sargent, J. Miko // In: Proc. 9th Intl. Sunflower Conf. Torremolinos-Malaga, Spain, 8-13 Juny. – 1980. – Vol. 1. – P. 216-221.
200. Skoric, D. Dependence of self-fertility of inbreds on some chemical properties of pollen / D. Skoric, M. Petrovic, M. Latkovski // *Proc. of 9th Intern. Sunfl. Conf.*, Spain, Torremolinos, June 8-13, 1980. – P. 41-42.

201. Skoric, D. Sunflower genetics and breeding / D. Skoric, G. J. Seiler, Z. Liu., C. C. Jan, J. F. Miller, L. D. Charlet. – 2012. – 520 p.
202. Smith, D. L. Planting seed production / D. L. Smith // Sunflower science and technology. – Madison, Wisconsin, USA, 1978. – 505 p.
203. Smith, M. R. Effects of decrease of animal pollinators on human nutrition and global health: a modeling analysis / M. R. Smith, M. S. Gitanjali, M. Dourish, S. S. Myers // The Lancet. – 2015. – P. 386.
204. Soare, G. Inheritance of self-fertility in sunflower / G. Soare, V. A. Vranceanu // In: Proc. of 14th Inter. Sunf. Conf., Beijing / Shenyang, China. Intl. Sunflower Assoc. Paris, France. – 1996. – P. 134-140.
205. Sujatha, M. Ray-floretless sunflower in the interspecific derivatives of the cross *Helianthus annuus* L. × *H. divaricatus* / M. Sujatha // Helia. – 2008. – Vol. 31 (49). – P. 45-50.
206. Suni, S. S. Local adaptation mediates floral responses to water limitation in an annual wildflower / S. S. Suni, B. Ainsworth, R. Hopkins // American Journal of Botany. – 2020. – Vol. 107 (2). – P. 209-218.
207. Takkis, K. Climate change reduces nectar secretion in two common Mediterranean plants / K. Takkis, T. Tscheulin, P. Tsalkatis, T. Petanidou // AoB Plants. – 2015. – Vol. 7. – P. 111.
208. Takkis, K. Differential effects of climate warming on the nectar secretion of early- and lateflowering Mediterranean plants / K. Takkis, T. Tscheulin, T. Petanidou // Front Plant Sci. – 2018. – Vol. 9. – P. 874.
209. Tatintseva, S. S. The development of male gametophyte of *Helianthus tuberosus* L. / S. S. Tatintseva // Seria Biol. – 1971. – Vol. 1. – P. 14-21.
210. Tepedino, V. J. Interspecific differences in the relative importance of pollen and nectar to bee species foraging on sunflowers / V. J. Tepedino, F. D. Parker // Environmental Entomology. – 1982. – Vol. 11 (1). – P. 246-250.
211. Terzic, S. Review of 40 years of research carried out in Serbia on sunflower pollination / S. Terzic, V. Miklic, P. Canak // Oilseeds and fats, Crops and Lipids. – 2017. Vol. 24 (6). – P. 1-7.

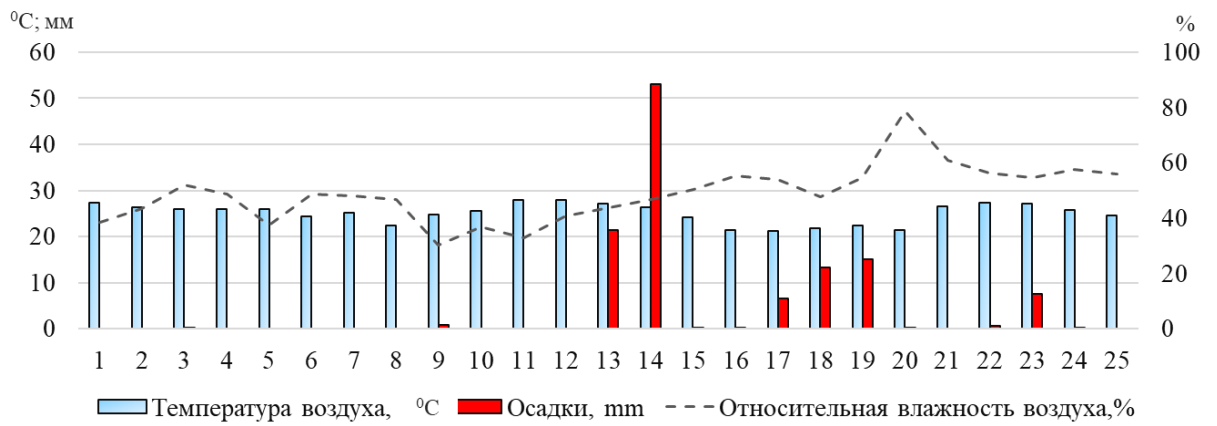
212. Tonin, P. Les productions françaises d'oléagineux de specialite: des demarches en filiere pour creer de la valeur dans nos territoires / P. Tonin // Oilseeds and fats, Crops and Lipids. – 2018. – Vol. 25 (2). P. 1-6.
213. Torres, C. Are nectar sugar composition and corolla tube length related to the diversity of insects that visit Asteraceae flowers? / C. Torres, L. Galetto // Plant Biology. – 2002. – Vol. 4. – P. 360-366.
214. Torretta, J. P. Visitantes florales diurnos del girasol (*Helianthus annuus*, Asterales: Asteraceae) en la Argentina / J. P. Torretta, D. Medan, A. Roig Alsina, N. H. Montaldo // Rev. Soc. Entomol. – Argentina, 2010. – Vol. 69 (1–2). – P. 17-32.
215. Ustinova, E. I. The embryologic analysis of sunflower ovary by pollination with mixed pollen / E. I. Ustinova // Agrobiologie. – 1951. – Vol. 3. – P. – 56-58. (In Bulgarian)
216. Vear, F. Genetical studies of nectar and pollen production in sunflower / F. Vear, M. Pham-Delegue, D. T. Tourvieille de Labrouhe et al. // Agronomie. – 1990. – Vol. 10 (3). – P. 219-231.
217. Vear, F. Classic genetics and breeding / F. Vear // Genetics, genomics and breeding of sunflower / Eds.: Hu J., Seiler G. – USA, 2010. – P. 51-78.
218. Villarreal, A. G. Effects of temperature and water stress on some floral nectar characteristics in *Ipomopsis longiflora* (Polemoniaceae) under controlled conditions / A. G. Villarreal, C. E. Freeman // Bot Gaz. – 1990. – Vol. 151 (1). – P. 5-9.
219. Vranceanu, A. V. The influence of different genetic and environmental factors on pollen selfcompatibility in sunflower / A. V. Vranceanu, F. M. Stoenescu, A. Scarlat // In: Proc. of 8th Int. Sunflower Conf., Minneapolis, MN. 23-27 July, 1978. Int. Sunf. Assoc. Paris, France. – 1978. – P. 453-465.
220. Vranceanu, A. V. A correlation between self-fertility and the melliferous index in sunflower / A. V. Vranceanu, F. M. Stoenescu, M. Iuoras // Proc. of 11th Intern. Sunfl. Conf., Argentina, Mar Del Plata, 10-13 March, 1985. – P. 697-702.

221. Wakhle, D. M. Effect of bee pollination on the oil and protein content in the seeds of sunflower (*Helianthus annuus* L.) / D. M. Wakhle, K. N. Shakuntala, R. P. Phadke // Indian Bee Journal. – 1978. – Vol. 40 (1). – P. 1-2.
222. Waser, N. M. Drought, pollen and nectar availability, and pollination success / N. M. Waser, M. V. Price // Ecology. – 2016. – Vol. 97 (6). – P. 1400-1409.
223. Whelan, E. D. P. Interspecific hybrids between annual and perennial diploid species of *Helianthus* / E. D. P. Whelan // Can. J. Genet. Cytol. – 1978. – P. 523-530.
224. Wyatt, R. Environmental influences on nectar production in milkweeds (*Asclepias syriaca* and *A. exaltata*) / R. Wyatt, S. B. Broyles, G. S. Derda // American Journal of Botany. – 1992. – Vol. 79 (6). – P. 636-642.
225. Zajacz, E. Nectar production of some sunflower hybrids / E. Zajacz, A. Zajack, E. M. Szalai, T. Szalai // Apicultural Science. – 2006. – Vol. 50 (2). – P. 109-113.
226. <https://rp5.ru/>

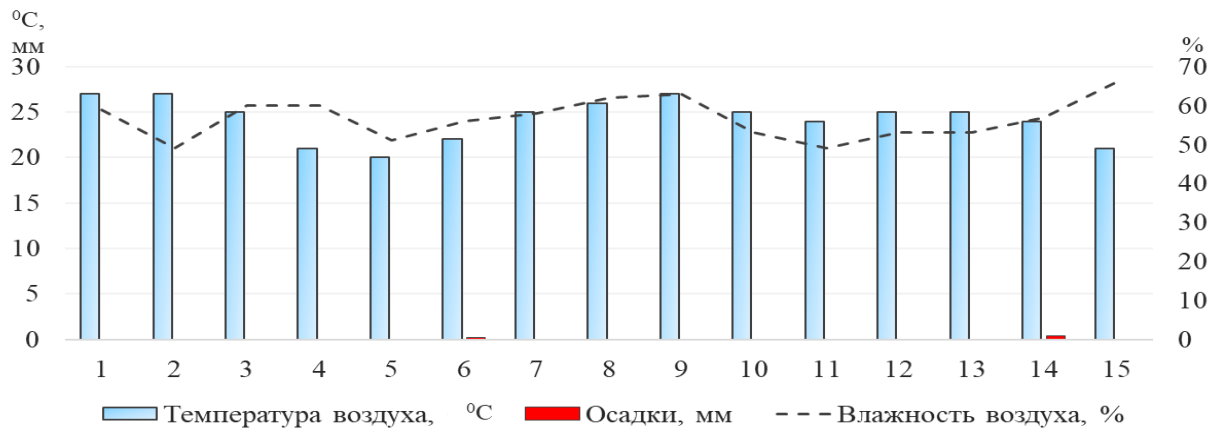
ПРИЛОЖЕНИЯ



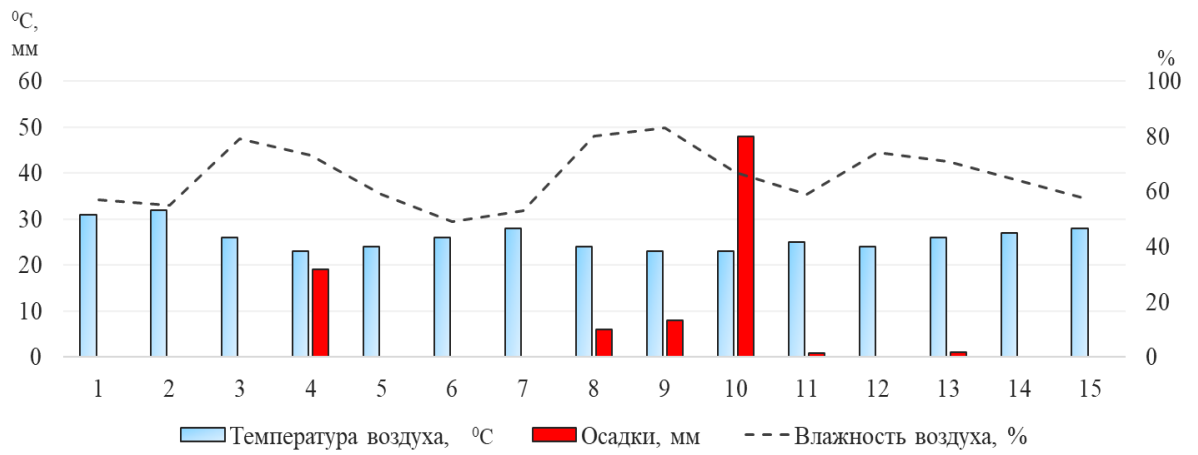
Погодные условия в дни учёта насекомых-опылителей
ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар 2017 г.



Погодные условия в дни учёта насекомых-опылителей
 ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар 2018 г.



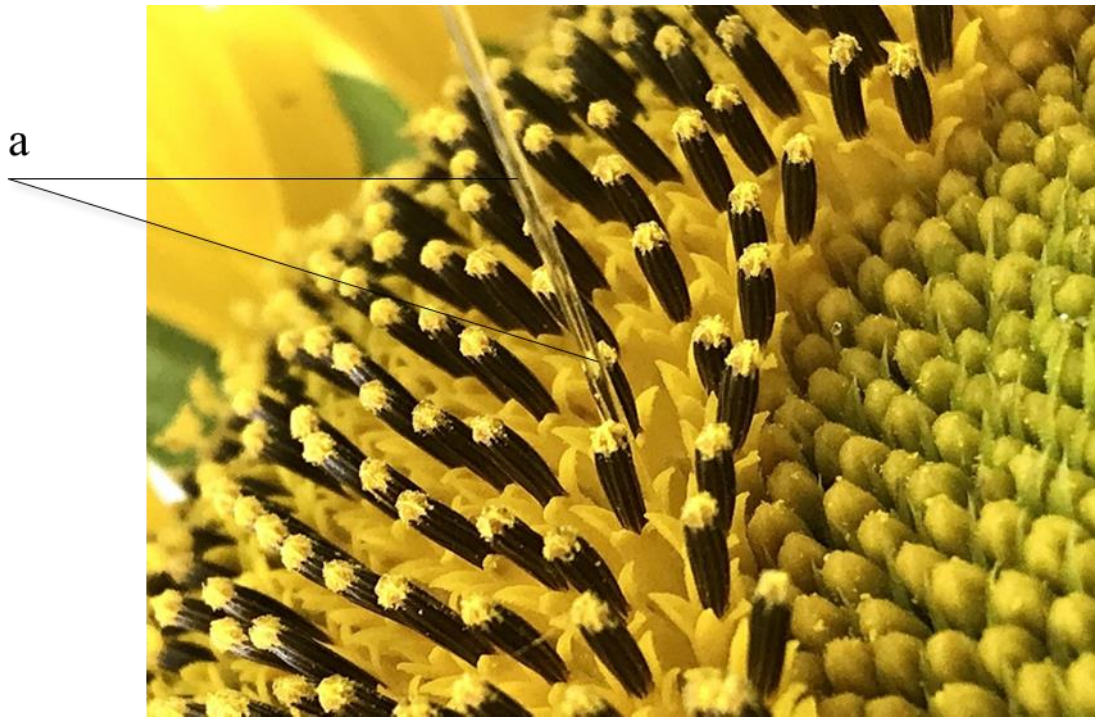
Погодные условия в дни учёта насекомых-опылителей
ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар 2019 г.



Погодные условия в дни учёта насекомых-опылителей
ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2020 г.



Центральные ряды гибрида Тайфун для учёта насекомых-опылителей
ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2018 г.



Корзинка подсолнечника гибрида Фактор (*a* – микрокапиллярная трубка с внутренним 0,25 мм и внешним 0,50 мм диаметром)
ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

ПРИЛОЖЕНИЕ 7

Репродуктивный потенциал растений подсолнечника в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017 г.

Генотип	Количество цветков в корзинке, шт.	Диаметр корзинки, см	Количество цветков, шт./см ²
Тайфун	1885	20	6,0
НК Брио	1749	21	5,1
Фактор	1718	20	5,5
Окси	1577	19	5,6
Джинн	1192	25	2,4

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2018 г.

Генотип	Количество цветков в корзинке, шт.	Диаметр корзинки, см	Количество цветков, шт./см ²
Тайфун	2168	19	7,7
НК Брио	2102	19	7,4
Фактор	1898	20	6,1
Окси	1460	20	4,7
Джинн	1352	20	4,3

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

Генотип	Количество цветков в корзинке, шт.	Диаметр корзинки, см	Количество цветков, шт./см ²
Тайфун	1911	20	6,1
НК Брио	1932	20	6,2
Фактор	1885	20	6,0
Окси	1439	18	5,7
Джинн	1305	24	2,9

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2020 г.

Генотип	Количество цветков в корзинке, шт.	Диаметр корзинки, см	Количество цветков, шт./см ²
Тайфун	2035	19	7,2
НК Брио	1888	20	6,0
Фактор	1850	20	5,9
Окси	1339	17	5,9
Джинн	1172	22	3,1

ПРИЛОЖЕНИЕ 8

Реализованный репродуктивный потенциал растений подсолнечника при разных способах опыления в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017 г.

Генотип	Количество выполненных семянков при свободном цветении		Количество выполненных семянков при самоопылении	
	в корзинке, шт.	шт. /см ²	в корзинке, шт.	шт. /см ²
НК Брио	1583	4,6	1001	2,9
Тайфун	1409	4,5	604	1,9
Фактор	1307	4,2	746	2,4
Джинн	980	2,0	23	0,1
Окси	691	2,4	303	1,1

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2018 г.

Генотип	Количество выполненных семянков при свободном цветении		Количество выполненных семянков при самоопылении	
	в корзинке, шт.	шт. /см ²	в корзинке, шт.	шт. /см ²
НК Брио	1850	6,5	1190	4,2
Тайфун	1631	5,8	586	2,1
Фактор	1501	4,8	650	2,1
Джинн	1195	3,8	46	0,2
Окси	672	2,1	256	0,8

ПРИЛОЖЕНИЕ 8 (продолжение)

Реализованный репродуктивный потенциал растений подсолнечника при разных способах опыления в конкурсном сортоиспытании

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

Генотип	Количество выполненных семянков при свободном цветении		Количество выполненных семянков при самоопылении	
	в корзинке, шт.	шт. /см ²	в корзинке, шт.	шт. /см ²
НК Брио	1750	5,6	1332	4,2
Тайфун	1489	4,7	928	3,0
Фактор	1442	4,6	905	2,9
Джинн	1123	2,5	86	0,2
Окси	743	2,9	390	1,5

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2020 г.

Генотип	Количество выполненных семянков при свободном цветении		Количество выполненных семянков при самоопылении	
	в корзинке, шт.	шт. /см ²	в корзинке, шт.	шт. /см ²
НК Брио	1671	5,3	1288	4,1
Тайфун	1516	5,4	932	3,3
Фактор	1484	4,7	957	3,1
Джинн	1018	2,7	58	0,2
Окси	695	3,1	423	1,9

Результаты конкурсного сортоиспытания гибридов подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017 г.

Генотип	Урожайность, т/га	Продуктивность семянков с растения, г	Вегетационный период, сутки	Масса 1000 семянков, г	Масличность, %
НК Брио	4,58	82	102	51	49,5
Тайфун	4,06	66	97	47	48,7
Фактор	4,07	71	100	54	48,6
Джинн	3,62	104	108	106	44,5
Окси	2,69	42	99	62	46,4

Примечание: гибриды НК Брио, Тайфун, Фактор и Окси выращивали на густоте 60,
сорт Джинн – 40 тыс. растений/га

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2018 г.

Генотип	Урожайность, т/га	Продуктивность семянков с растения, г	Вегетационный период, сутки	Масса 1000 семянков, г	Масличность, %
НК Брио	4,52	89	91	48	52,2
Тайфун	3,74	77	87	47	51,9
Фактор	3,90	80	89	53	50,7
Джинн	3,24	115	99	96	47,3
Окси	1,15	44	89	65	45,8

Примечание: гибриды НК Брио, Тайфун, Фактор и Окси выращивали на густоте 60,
сорт Джинн – 40 тыс. растений/га

ПРИЛОЖЕНИЕ 9 (продолжение)

Результаты конкурсного сортоиспытания гибридов подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

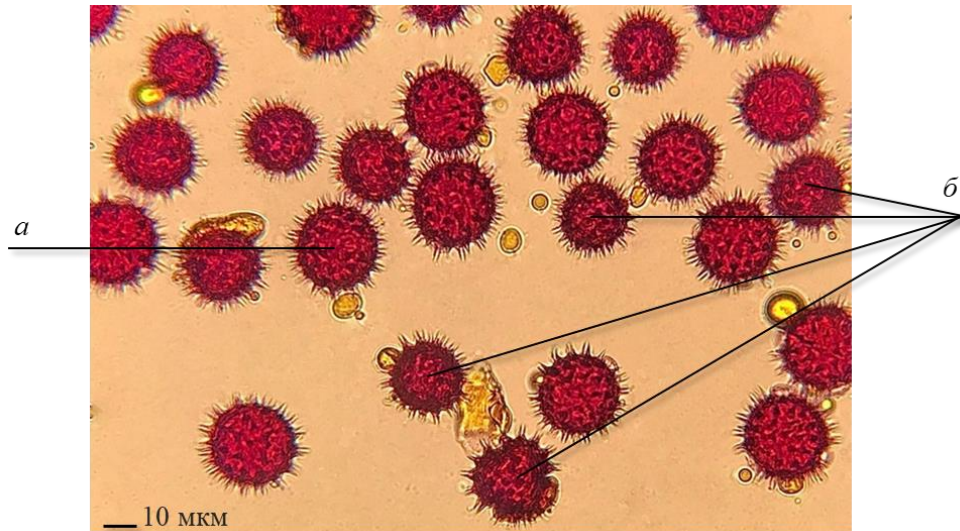
Генотип	Урожайность, т/га	Продуктивность семянков с растения, г	Вегетационный период, сутки	Масса 1000 семянков, г	Масличность, %
НК Брио	4,10	103	93	59	51,6
Тайфун	3,26	86	89	58	51,4
Фактор	3,12	85	90	59	50,4
Джинн	3,17	134	96	119	47,1
Окси	1,14	55	90	74	43,4

Примечание: гибриды НК Брио, Тайфун, Фактор и Окси выращивали на густоте 60,
сорт Джинн – 40 тыс. растений/га

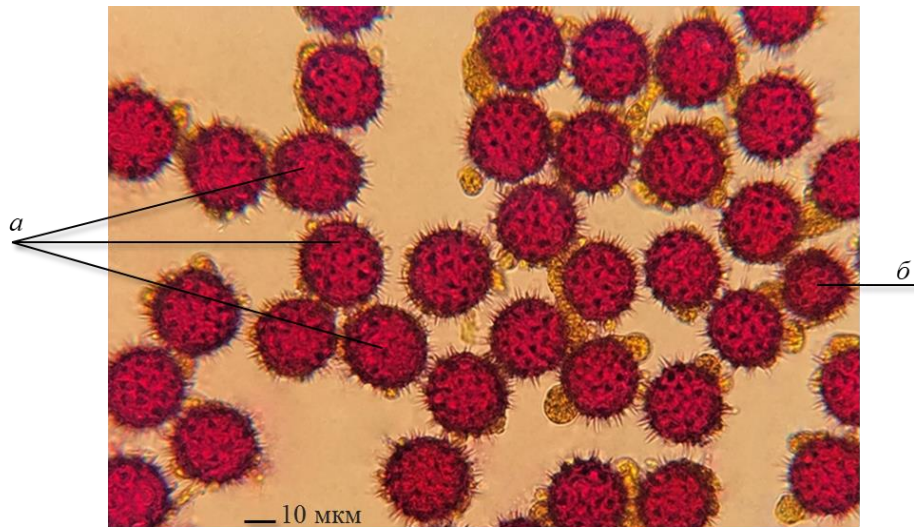
ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2020 г.

Генотип	Урожайность, т/га	Продуктивность семянков с растения, г	Вегетационный период, сутки	Масса 1000 семянков, г	Масличность, %
НК Брио	3,78	84	99	50	54
Тайфун	3,72	73	96	48	52
Фактор	3,49	73	97	49	51
Джинн	2,19	115	103	113	48
Окси	1,21	43	101	62	47

Примечание: гибриды НК Брио, Тайфун, Фактор и Окси выращивали на густоте 60,
сорт Джинн – 40 тыс. растений/га

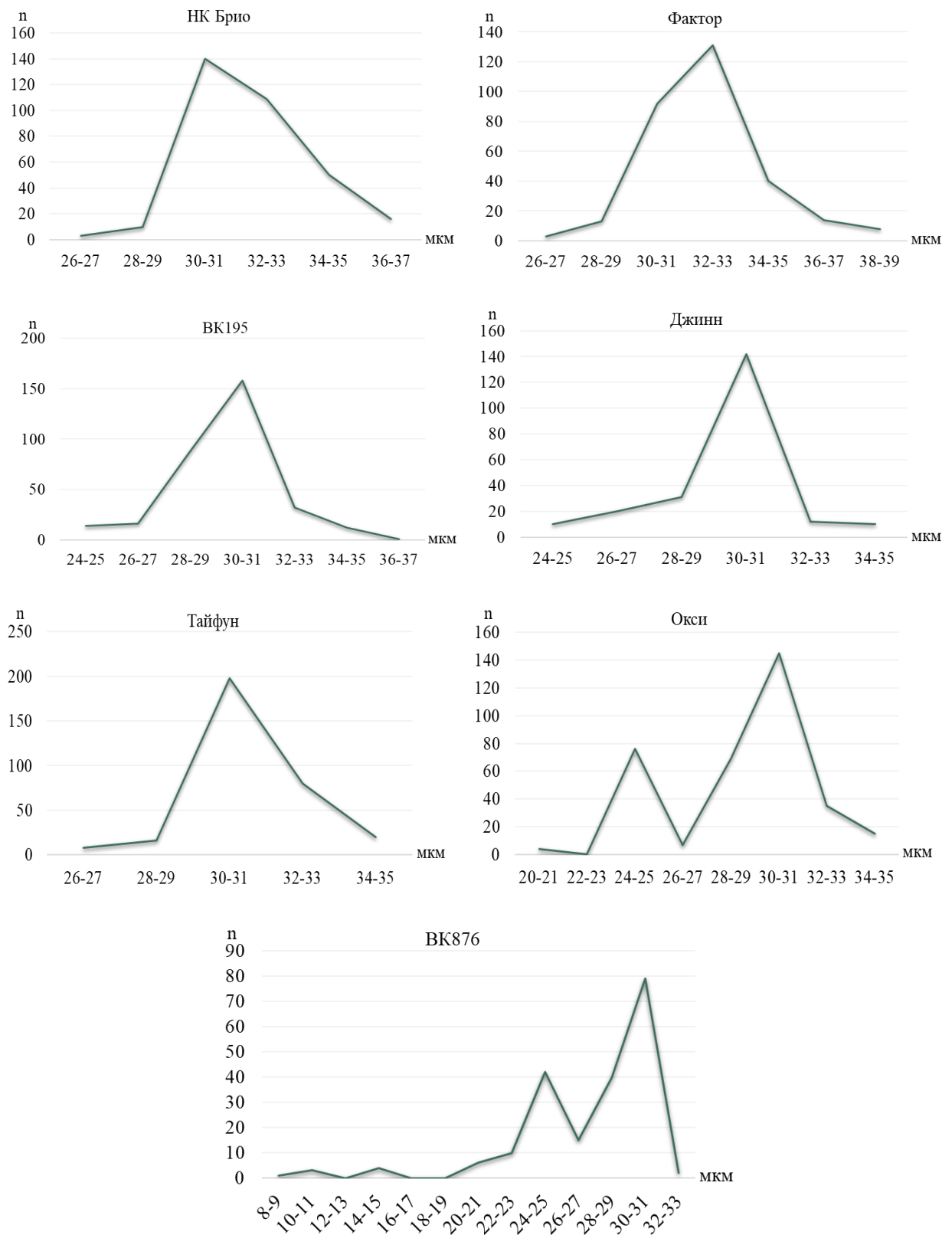


Пыльцевые зёрна подсолнечника гибрида Окси (*a* – нормальное пыльцевое зерно; *б* – микропыльцевое зерно-1), ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2020 г.



Пыльцевые зёрна подсолнечника гибрида Фактор (*a* – нормальное пыльцевое зерно; *б* – микропыльцевое зерно-1), ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2020 г.

ПРИЛОЖЕНИЕ 12



Вариационная кривая по диаметру пылевых зёрен у подсолнечника,
ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2020 г.

Изменчивость длины венчика трубчатых цветков у линий генетической коллекции подсолнечника. Среднее – 7,5 мм, CV=7 %. ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017 г.

Линия	Длина венчика, мм	Линия	Длина венчика, мм	Линия	Длина венчика, мм
Л2138	9,2	КГ32	7,7	Сл1813	7,3
К581	8,8	КГ48	7,7	ВИР130-1	7,2
Л2543	8,7	ЛГ10	7,7	ВК428	7,2
Л7247	8,7	ВК30	7,6	ВК464	7,2
КГ16	8,5	К1506	7,6	К2645	7,2
Л2544	8,3	К2125	7,6	К3350	7,2
Л2586	8,3	К225	7,6	КГ19	7,2
Сл1790	8,2	ЛГ26	7,6	Л2595	7,2
ВК416	8,1	ЛГ28	7,6	ВИР130-3	7,1
К3159	8,1	Сл1721	7,6	ВК475	7,1
К651-3	8,1	К1594	7,5	ВК15	7,1
КГ7	8,1	К1459	7,5	И7-246	7,1
№577432	8,0	К752	7,5	К1687	7,1
ВК98-2	8,0	КГ115	7,5	Л2090	7,1
ВК310	8,0	Л3376	7,5	Л2563	7,1
КГ104	8,0	Сл2099	7,5	ЛГ3	7,1
ЛГ27	8,0	ВК474	7,4	ЛГ8-2	7,1
Сл2950	8,0	К2257	7,4	Сл2039	7,1
ВИР172	7,9	К3035	7,4	№424924	7,0
ВК206	7,9	КГ113	7,4	ВК102	7,0
КГ111	7,9	КГ15	7,4	ВК268	7,0
Л2582	7,9	ВА4	7,3	К2238	7,0
МВГ-3	7,9	ВИР391	7,3	К2479	7,0
Сл1787	7,9	И7-235	7,3	К254	7,0
К3376	7,8	К2462	7,3	№577083	6,9
К370	7,8	К3059	7,3	ВА1	6,9
КГ21	7,8	К562	7,3	ВИР369	6,9
К2068	7,7	К223	7,3	ВК519	6,9
К2086	7,7	Л2532	7,3	ЛД102	6,7
К2235	7,7	МВГ-8	7,3	КГ49	6,3

Изменчивость диаметра венчика трубчатых цветков у линий генетической коллекции подсолнечника. Среднее – 2,4 мм, CV = 14 %. ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017 г.

Линия	Диаметр нектарника, мм	Линия	Диаметр нектарника, мм	Линия	Диаметр нектарника, мм
КГ19	3,6	КГ15	2,5	К3159	2,2
ВИР130-3	3,0	Сл1787	2,5	К370	2,2
ВК102	3,0	Сл1790	2,5	К225	2,2
К2068	2,9	Сл2099	2,5	КГ115	2,2
Л2138	2,9	К2125	2,4	КГ49	2,2
Сл2039	2,9	К2479	2,4	Л2563	2,2
ВИР130-1	2,8	К223	2,4	Л2582	2,2
ВК206	2,8	КГ16	2,4	ЛГ3	2,2
ВК416	2,8	Л2586	2,4	ЛГ8-2	2,2
К1594	2,8	Л3376	2,4	ВА4	2,1
Сл1813	2,8	ЛГ10	2,4	ВК475	2,1
ВК30	2,7	ЛГ26	2,4	ВК15	2,1
ВК464	2,7	Сл2950	2,4	К2235	2,1
КГ113	2,7	ВК474	2,3	К651-3	2,1
КГ7	2,7	К1687	2,3	К254	2,1
ЛГ27	2,7	К2086	2,3	КГ104	2,1
МВГ-3	2,7	К2462	2,3	Л2090	2,1
МВГ-8	2,7	К2645	2,3	№577083	2,0
№577432	2,6	К3059	2,3	К3035	2,0
ВИР369	2,6	К562	2,3	КГ111	2,0
ВК98-2	2,6	К581	2,3	Л2543	2,0
ВК310	2,6	К1459	2,3	Л2595	2,0
К2257	2,6	Л2532	2,3	ЛД102	2,0
Л2544	2,6	Л7247	2,3	ВА1	1,9
КГ21	2,6	ЛГ28	2,3	ВИР172	1,9
ВК428	2,5	Сл1721	2,3	ВК268	1,9
К3350	2,5	ВК519	2,2	К2238	1,9
К3376	2,5	И7-235	2,2	КГ32	1,9
К752	2,5	И7-246	2,2	ВИР391	1,7
КГ48	2,5	К1506	2,2	№424924	1,4

Изменчивость пчёлопосещаемости у линий генетической коллекции подсолнечника. Среднее – 38 особь/корзинка/час; CV = 71 %. ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017 г.

Линия	ПП* особь/ корзинка/час	Линия	ПП* особь/ корзинка/час	Линия	ПП* особь/ корзинка/час
К2479	160	ВИР369	40	ВИР391	20
МВГ-8	132	ВК428	40	ВК102	20
К1459	104	К2462	40	ВК416	20
ВК474	88	К562	40	К2645	20
К752	80	Л2090	40	К3159	20
КГ115	80	Сл1721	40	КГ15	20
ВК475	76	К1687	36	Л2543	20
К3035	76	К651-3	36	ЛГ3	20
ВК15	72	Л2138	36	ЛГ28	20
К2125	64	Сл2950	36	ЛД102	20
К3376	64	К223	35	№577083	16
КГ111	64	№424924	32	ВА4	16
ЛГ8-2	64	КГ113	32	ВИР172	16
К2086	60	Л2563	32	И7-235	16
К370	60	ВК30	30	К254	16
К2068	56	ВИР130-3	28	КГ19	16
К3059	56	ВК268	28	КГ7	16
К3350	56	К2235	28	Л2595	16
МВГ-3	56	КГ16	28	ВИР130-1	12
Сл1787	56	Л2532	28	ВК464	12
КГ21	52	Л2586	28	ВК98-2	12
КГ32	52	ВК519	24	К1506	12
КГ48	52	К1594	24	К225	12
Л3376	52	К2238	24	ЛГ10	12
Сл2039	52	К2257	24	ЛГ26	12
ВК206	48	Л2544	24	Сл2099	12
ВК310	48	КГ49	24	К581	8
ЛГ27	48	Л2582	24	КГ104	4
ВА1	44	Сл1813	24	Л7247	4
Сл1790	44	№577432	20	И7-246	0



Семеноводческий участок размножения линии ВК1-сур А (ВК1-сур А
(*слева*), ВК1-сур Б (*справа*))

Вознесенский филиал ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2019 г.



Корзинка и венчики цветков линии подсолнечника ВК21-кп,
1 – краевой ложноязычковый; 2 – краевой трубкообразный; 3 – трубчатый.
ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.