

УДК 633.854.78:575

ОКРАСКА КРАЕВЫХ ЦВЕТКОВ В КОЛЛЕКЦИИ ЛИНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА

К.В. Ведмедева,
кандидат биологических наук

Институт масличных культур НААН Украины
Украина, г. Запорожье, пос. Солнечное,
ул. Институтская, 1
E-mail: Vedmedeva_k@mail.ru

Для цитирования: Ведмедева К.В. Окраска краевых цветков в коллекции линий подсолнечника // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2017. – Вып. 4 (172). – С. 31–38.

Ключевые слова: подсолнечник, линия, окраска краевых цветков, коллекция, двухцветность, одноцветность.

Целью работы было установление равномерности окрашивания краевых цветков подсолнечника в желтой гамме, оценка разнообразия коллекций по признаку двухцветности. Использован метод прямого сканирования. Проведенная работа дала возможность реально оценить поддерживаемый в коллекции материал по изучаемому признаку. Установлено наличие достоверной разницы в окрашивании всех краевых цветков подсолнечника по каналу G. Полученные данные свидетельствуют о наличии не менее двух групп по распределению окрашивания краевых цветков подсолнечника: одноцветные с разницей окраски дистальной части и основания краевого цветка до 10–12 пунктов G и двухцветные с окраской более 18–20 пунктов G. Установлено, что линии с желтыми краевыми цветками характеризуются двухцветностью окрашивания, за редким исключением: ЗЛ809, LG3, Б2073. Линии со светлыми окрасками краевых цветков: лимонными и светло-желтыми, характеризуются одноцветностью менее 10 пунктов G, за исключением ЗЛ678/327 и SLM5. Линии с оранжевым окрашиванием краевых цветков содержат в своей группе как одноцветные, так и двухцветные с разницей в окраске до 56 пунктов G. Показаны возможности оценки окраски цветка краевой его части и основания как количественного показателя. Метод прямого сканирования помогает очень существенно в работе с коллекциями, поскольку обнаруживает изменения линий, их идентичность. Такая информация, по-

лученная в течение короткого времени и без специального оборудования и реактивов, может стать большим подспорьем генетикам и селекционерам, а возможно и семеноводам. Дальнейшее изучение признака равномерности окрашивания необходимо вести по результатам скрещивания и расщепления с генетической точки зрения.

UDC 633.854.78:575

Coloring of ray flowers in the collection of sunflower lines.

Vedmedeva K.V., PhD in biology

Institute of oil crops NAAS of Ukraine
1, Institutskaya Str., Solnechnoe settl., Zaporozhye,
Ukraine
E-mail: vedmedeva_k@mail.ru

Key words: sunflower, line, color of ray flowers, collection, double-coloring, homochromatism.

The aim of the work was to determine the uniformity of coloring of sunflower ray flowers in the yellow range, and to assess the diversity of collections on a double-coloring trait. A method of direct scanning was used. This work allows having a correct evaluation of the collection on a studied trait. The presence of significant difference in the coloring of all ray flowers of sunflower on the channel G was stated. The obtained data certified there are at least two groups of the distribution the ray flower coloring: monochromatic with color difference between a distal part and a base of the ray flower up to 10–12 G-points and double-coloring more than 18–20 G-points. It was found the lines with yellow ray flowers are characterized with double-coloring, except lines ZL809, LG3, and B2073. Lines with a light colors: lemon and light-yellow, are characterized with homochromatism less than 10 G-points, except ZL678/327 and SLM5. Lines with orange coloring of the ray flowers include both double-coloring and monochromic with a difference in color up to 56 G-points. The possibilities to evaluate the flower color on the distal part and the base as a quantitative trait is presented. The direct scanning method significantly helps to work with collections, as detects the change of lines, their identity. Such information, obtained within a short time and without special equipment and reagents, can be a great help to geneticists and breeders, and possibly to seed growers. The further study of the trait of coloring uniformity must be conducted using results of crosses and segregation from the genetic point of view.

Введение. Наиболее ярким признаком цветковых растений чаще всего является окраска цветков. У подсолнечника соцветие само по себе крупное и содержит иногда более 1000 цветков. Среди них

наблюдаются мелкие и невзрачные, которые называют дисковыми и обычно язычковой формы – краевые. Венчик последних и создает основную окраску и привлекает внимание не только пчел, но и людей.

Первые ссылки в научных трудах на окраску краевых цветков подсолнечника относятся к началу XIX века. Fick G.N. [1] ссылается на работу Cockerell T.D. 1912 г., в которой сказано о наличии изменчивости окраски краевых цветков от красной до почти белой. В дальнейшем было много исследователей, каждый из которых добавлял свои описания и типы окраски краевых цветков подсолнечника.

Первооткрыватель цитоплазматической мужской стерильности у подсолнечника Leclercq P. [2] впервые установил ген оранжевой окраски краевых (язычковых) цветков (ген *o*). Чешские исследователи Kovacik A., Skaloud V. [3] впервые опубликовали результаты изучения наследования лимонной окраски (синоним сернисто-желтая, бело-желтая окраска) краевых цветков, контролируемой одним рецессивным геном, который Fick G.N. [4] в одновременно проведенном генанализе этого признака обозначил как ген *l* (синоним ген *la*). Fick G.N. [1] сообщил о рецессивном эпистазе лимонной окраски по отношению к оранжевой, что повлекло дискуссию о моно- или дигенном контроле признака лимонной окраски в работах Machacek C. [5], Kovacik A., Skaloud V. [6].

Толмачевым В.В. был установлен моногенный рецессивный контроль светло-желтой окраски лепестков у краевых цветков (ген *ly*) [7]. Позже нами был обнаружен новый тип их пигментации – сернистая (лимонно-желтая). Признак контролируется одним рецессивным геном, обозначенным как *su* (от английского sulphur – сера). Существующие разновидности окраски, как качественные признаки, были изучены и идентифицированы на материале ИМК [8]. В итоге было установлено комплементарное взаимодействие генов сернистой (ген *su*)

и оранжевой окрасок (аллели *o* и *o_{ap}*), сернистой (ген *su*) и лимонной (ген *l*), лимонной (ген *l*) и оранжевой окрасок (аллели *o* и *o_{ap}*), светло-желтой (ген *ly*) и оранжевой окрасок (аллели *o* и *o_{ap}*) и рецессивный эпистаз гена лимонной (ген *l*) над светло-желтой (ген *ly*). Установлено моногенное наследование признака белого кончика лепестков краевых цветков подсолнечника – ген *fwf* [9].

Обнаружение гена, влияющего на равномерность окраски, привело к мысли о более детальном изучении распределения окраски по частям лепестка цветка. В 2012 г. погодные условия были очень засушливыми и жаркими, что увеличило контрастность окрашивания у некоторых краевых цветков подсолнечника и вплотную поставило вопрос о выяснении типов окраски и доказательствах наличия двухцветности. В нашей коллекции было много образцов, обладавших темным основанием лепестков и более светлым их краем (дистальной частью).

Проведение подобных исследований требовало новых подходов. Современные технологии и офисная техника позволила провести изучение окраски лепестков независимым от человеческого зрения образом в рамках четких технических характеристик [10]. Суть предложенного нами метода состоит в прямом сканировании краевых цветков подсолнечника на офисном сканере, усреднении окраски цветка в программе Photoshop и анализе результата цифрового обозначения по шкале RGB.

Материалы и методы. Для исследования были взяты краевые цветки девяти линий подсолнечника с разной окраской. Линии ЗЛ678/1992 и М19 характеризуются как лимонноокрашенные. Лимонный тип окрашивания контролируется геном *l* и идентифицирован с имеющимися в нашей коллекции аналогичными образцами. Линия MV4, полученная Ляхом В.А. путем мутагенеза, имеет светло-желтую окраску, линия SL2966 – оранжевую, а Б2073 – желтую. Остальные в 2012 г. показали

двухцветное окрашивание, которое можно назвать желто-оранжевым.

Для измерений использовались цветки с нескольких растений, не менее шести повторностей, а в некоторых случаях до 10 повторностей ежегодно. Изучение проводилось на протяжении 2012–2015 гг. Лепестки сканировались, и полученные фотографии анализировались с помощью программы Photoshop. Цветок разделялся условно на две половины: основание и край (дистальная часть). Каждую половину цветка, за исключением возможных загибов и повреждений, выделяли с помощью инструмента выделения в графической программе Photoshop, окраску усредняли путем команды сплошного размытия. Полученная окраска измерялась по цветовой шкале в показателях, составляющих цвет: R, G, B. Согласно проведенным ранее исследованиям вся желто-оранжевая гамма окраски цветков подсолнечника в основном была обусловлена изменчивостью цифрового показателя по каналу G [10]. Поэтому в качестве основного для изучения в дальнейшем был выбран именно этот канал. В эту схему не укладывается антоциановая окраска цветка подсолнечника, поскольку она обусловлена другой группой пигментов, которую отражают каналы R и B. Кроме того антоциановые пигменты распределены неравномерно на цветках даже одного растения. В виду всего вышесказанного, антоциановая окраска не была включена в исследования.

В ходе статистической обработки были вычислены по всем годам и повторностям исследования: средняя, ошибка, вариация, разность цифрового выражения G канала между основанием и дистальной частью лепестка цветка. Статистическую оценку двухцветности проводили методом расчета критерия Фишера, который подтверждал или опровергал гипотезу об одноцветности обеих частей цветка. Статистическая обработка результатов осуществлялась с использованием методики Лакина Г.Ф. [11].

Результаты и обсуждение. Изучение окраски краевых цветков у девяти линий показало достаточно стабильные результаты на протяжении четырех лет. Несмотря на разнообразие погодных условий в разные годы, а именно чрезвычайно жаркое и засушливое лето 2012 г. и умеренное с осадками 2015, полученные данные свидетельствуют о незначительных отклонениях. На рисунке 1 представлено количественное отображение канала G в образцах за годы исследования. Данные показывают достаточно высокую повторяемость окраски и уровень – цвет отдельных образцов.

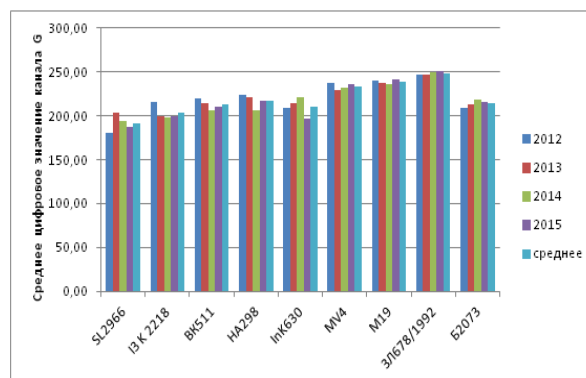


Рисунок 1 – Окраска дистальной части краевых цветков подсолнечника по каналу G цветовой шкалы

На рисунке 2 представлена разность цифрового выражения G канала между основанием и дистальной частью лепестка цветка у изученных образцов. Здесь очень хорошо прослеживается разделение всех линий на две группы. Условную границу можно было бы провести на уровне 10–20 пунктов. Критерий Фишера показывает существенную достоверную разницу в окраске частей лепестка цветка при разности свыше 10 во всех случаях изучения. Но в этой системе немного выбивается образец SL2966, который имеет средний показатель 17,6, а в 2015 г. самый низкий – 14,5. Этот образец оказался практически уникальным с такими показателями во всей коллекции из 74 линий. Значительно чаще встречались результа-

ты наблюдений образцов, отличающихся на 12–13 пунктов. Критерий Фишера в некоторых случаях изучения не подтверждал достоверность различий. Поэтому условную границу между группами провели на уровне до 15–20 пунктов. У образцов с такой условной границей подтверждение различий в окраске было 100 %. В таблице 1 представлены значения с указанием ошибок и критерия Фишера при вероятности ошибки менее 1 %.

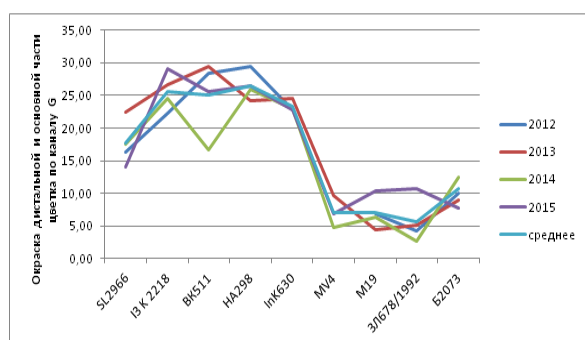


Рисунок 2 – Разность окрасок дистальной части и основания краевого цветка подсолнечника по цветовому каналу G

Это усредненные данные наблюдений 2012–2015 гг. Из полученных данных видно, что все разности по окраскам достоверны согласно критерию Фишера, но сами разности существенно отличаются у отдельных образцов. В результате наблюдений линии были разделены на двухцветные и одноцветные согласно полученных данных рисунка 2 на уровне 15–20 пунктов различий окрашивания по каналу G.

Согласно выбранной градации одноцветными следует считать линии с лимонной и светло-желтой окраской (3Л678/1992, M23 и MV4). Разница в окрашивании частей краевого цветка была меньше 10 во все годы исследования. Линия SL2966 с оранжевым окрашиванием имеет разницу по каналу G достаточно высокую – 17,65 – и приближается к условной границе двухцветности.

Основная группа, состоящая из четырех линий: InK630, BK511, HA298 и

I3 K 2218, имеет разницу в окраске частей цветка более 20 пунктов, что позволяет однозначно отнести их к двухцветным. Причем у всех дистальная часть краевого цветка имеет более светлое окрашивание, попадающее в желтую гамму, а внутренняя относится к оранжевой. После многолетних исследований цифровой диапазон G цвета для оранжевой окраски определен до 194, для желтой – в диапазоне от 195 до 218, от 219 до 235 – для светло-желтой окраски, свыше 236 – для лимонной окраски (таблица).

Таблица

Изменчивость окраски у краевых цветков линий подсолнечника

ИМК НААН, 2012–2015 гг.

Номер регистрации	Линия	Окраска дистальной половины краевого цветка	Окраска основания краевого цветка	Разница окраски частей цветка	Критерий Фишера F	F крит. при P < 0,01
UE0101256	3Л678/1992	248,50 ± 5,51	242,85 ± 1,79	5,69 ± 2,06	28,48	4,09
UE0101255	M19	238,69 ± 1,51	230,98 ± 1,08	7,94 ± 1,46	50,60	4,17
UE0101005	MV4	233,63 ± 2,14	226,88 ± 3,79	6,37 ± 2,63	14,89	4,09
UE0100563	InK630	214,48 ± 5,73	192,61 ± 6,55	21,88 ± 0,47	13,70	4,30
UE0100922	HA298	217,99 ± 4,34	190,94 ± 4,12	27,04 ± 1,26	30,52	4,41
UE0100545	BK511	215,00 ± 3,40	189,98 ± 2,26	25,03 ± 3,38	23,27	4,41
UE0100583	I ₃ K2218	203,78 ± 4,75	178,13 ± 5,80	25,66 ± 1,71	74,79	4,09
UE0100541	SL2966	191,43 ± 5,51	173,78 ± 3,99	17,65 ± 2,04	41,34	4,19
UE0100513	B2073	214,33 ± 2,36	204,56 ± 2,32	9,77 ± 1,33	41,95	4,19

Образец B2073 визуально оценивается как линия с желтой однотонной окраской краевых цветков. Полученные цифровые данные свидетельствуют, что усредненная окраска цветка находится в диапазоне желтого цвета. Причем обе части цветка оцениваются как желтые, и разница составляет менее 10 пунктов. Эта линия стоит особняком и отнесена к одноцветным. Такие случаи в коллекции единичны.

Критерий Фишера, показатели ошибки средней и многолетние наблюдения доказали существование неравномерности окраски у краевых цветков подсолнечника. Изученные линии разделили по показателю неравномерности окраски на образцы

с небольшой разницей: ЗЛ678/1992, М23 и МV4, и образцы с более существенной разницей, заметной визуально: InK630, BK511, HA298 и I3 K 2218. Два из изученных образцов: Б2073 (желтые краевые цветки) и SL2966 (оранжевые краевые цветки) по показателю разности находятся близко, но выходят за рамки групп. Б2073 находится на границе одноцветности, а SL2966 – на границе двухцветности.

С помощью критерия Фишера также были сравнены группы одноцветных и двухцветных образцов по параметру разности канала G. Получен критерий 239,92 при F критическом 4,20 для вероятности менее 0,01 %, что свидетельствует о правильном выделении двухцветных образцов. Парное сравнение образцов дает такие же результаты. Для полноты картины наличия двухцветности в светло- и темноокрашенных образцах были проверены показатели двух других каналов R и В. По этим каналам средняя разность в окраске частей цветка составляла менее 10 пунктов у всех изученных образцов и не имела достоверности.

Дальнейшие исследования были направлены на описание всей имеющейся коллекции подсолнечника, подтверждения границ групп двухцветных и одноцветных образцов в коллекции.

В 2011–2016 гг. отбирали и оценивали окраску краевых цветков линейного материала подсолнечника. За весь период была оценена большая часть образцов коллекции. Обобщив усредненные данные линий, получили коллекцию из 74 образцов, материал по которым был собран не менее чем по двум годам наблюдений. В нее попали все известные типы окраски, кроме антоциановой.

В группу оранжевых цветков отнесено 11 линий. Две из них имели высокий показатель разности окраски: LD72/2 и природный Мутант Т. Эти образцы характеризовались очень темной окра-

ской основания лепестка краевого цветка, хотя и их дистальную часть можно было отнести к оранжевой окраске. Только одна линия SL2966 из 11 оранжевых приближалась к границе двухцветности. Две линии – LD835 и М10 – имели показатели, приближенные к одноцветным, с разницей в 13–14 пунктов. Оставшиеся пять линий подходили по параметрам в группу одноцветных оранжевых. В общем складывается картина преобладания одноцветности в группе оранжевоокрашенных линий.

В группу лимонных были отнесены четыре линии: ЗЛ678Rf, ЗЛ678/1992, МV5, М19, все с генетически идентифицированной окраской, детерминированной геном *l*. Среди них нет двухцветных, разность в окрашивании стремится к нулю.

Группа светло-желтых линий включала восемь, в которых часть была идентифицирована генетически как имеющая ген светло-желтого окрашивания *ly*, а часть как сернистого – ген *si*. Шесть из них были однозначно одноцветными. Линия SLM5 была однозначно двухцветной, причем основание цветка окрашено в оранжевой гамме. Также линия ЗЛ678/327 была отнесена к этой группе. Линия получена путем беккроссирования образца с желтыми цветками на линию с лимонным окрашиванием. Линия выделена как стабильная по визуальной оценке, но с заметной двухцветностью окраски. Разность окрашивания частей ее цветка по каналу G достаточно велика и приближается к 20 пунктам. К тому же она имела отличие и по окраске канала В. Двухлетние данные показывают наличие интересного сочетания окрасок и требуют дальнейшего изучения этой линии.

Среди линий, близких к светлоокрашенным, но попавшим в группу с желтыми краевыми цветками, своей однородностью отличается линия ЗЛ169/332. Исходно эта беккроссирован-

ная линия была создана на основе линии с сернистым окрашиванием краевых цветков. Соединение светло-желтых, сернистых и лимонных окрасок с желтыми двухцветными в генотипе образует новые типы окраски. Появляются желтые одноцветные и светло-желтые двухцветные.

Вся остальная группа изученных линий в количестве 50 образцов относится к желтоокрашенной. В этой практически полностью двухцветной группе окраска основания краевых цветков относится к оранжевой гамме, а дистальной части – к желтой. Интересно, что среди этой группы есть три исключения: линии с однозначной одноцветностью в желтой гамме – ЗЛ809, LG3, Б2073. Можно выделить также еще три линии с показателем двухцветности более 15 пунктов: InK404, НА300Б, Сл2639.

Обобщая полученные данные, можно сказать, что двухцветность существует у большинства линий с желтой окраской краевых цветков, но встречается в отдельных образцах с оранжевой и светло-желтой окраской. В то же время одноцветность среди желтых образцов обнаружена всего в нескольких случаях: ЗЛ809, LG3, Б2073.

Все количественное разнообразие по окраске краевых цветков у изученного коллекционного материала представлено на рисунке 3.



Рисунок 3 – Частота встречаемости разности окраски дистальной части и основания краевого цветка подсолнечника по цветному каналу G в коллекционных линиях

По оси абсцисс располагаются цифры, характеризующие различия в окраске дистальной и базальной частей цветка, а по оси ординат процент встречаемости образцов. По имеющемуся распределению видно, что в целом коллекция включает как минимум два пика, указанных нами как одноцветные и двухцветные. Для внесения ясности все линии по окраске разделены на желтые, оранжевые и лимонные со светло-желтыми. Полученные три группы по частотам встречаемости представлены на рисунке 4.

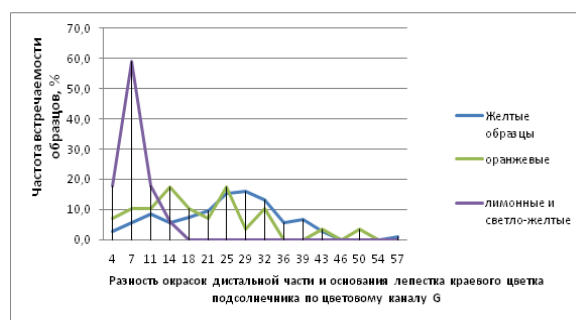


Рисунок 4 – Частота встречаемости разности окраски дистальной части и основания лепестка краевого цветка подсолнечника по цветному каналу G в группах линий, сформированных по типу окраски

Из этих данных видно, что, как и говорилось ранее, вся группа лимонных и светло-желтых линий является одноцветной и не имеет большой разности между окраской частей цветка. Группа линий с желтыми краевыми цветками (большинство из которых двухцветные желто-оранжевые) включает в себя все параметры разности в окрашивании частей соцветия. При более внимательном рассмотрении можно заметить три пика: на границе однотонных до 10 пунктов G канала, основной пологий 25–32 и крайний правый на 39. Возможно, это обусловлено наличием трех аллелей или генов. Наиболее сложный и многопиковый график наблюдается у оранжево-

окрашенных линий. Изменение цены деления и количества классов может сгладить пики и их будет уже не шесть, но все равно наблюдается как минимум три пика. Все выше представленные графики свидетельствуют о нахождении двухцветной окраски и однотонной одновременно в линиях с желтыми и оранжевыми краевыми цветками. А наличие нескольких пиков указывает на возможное существование нескольких типов оранжевой окраски, зачастую плохо отличимых человеком визуально.

Проведенная работа дала возможность реально оценить поддерживаемый материал коллекции линий. Показала возможность в увеличении разрешающей способности исследований окраски лепестка краевых цветков при изучении признака как количественного показателя при использовании сканера. Метод прямого сканирования помогает очень существенно в работе с коллекциями, поскольку обнаруживает изменения линий или их идентичность. Такая информация, полученная в течение короткого времени и без специального оборудования и реактивов, может стать большим подспорьем генетикам и селекционерам, а возможно и семеноводам.

Дальнейшее изучение признака равномерности окрашивания необходимо вести по результатам скрещивания и расщепления с генетической точки зрения.

Выводы. Использование метода прямого сканирования позволило оценить разнообразие оттенков окраски краевых цветков подсолнечника в количественном аспекте.

Установлено наличие достоверной разности в окрашивании всех краевых цветков подсолнечника по каналу G. Полученные данные свидетельствуют о наличии не менее двух групп по распределению окрашивания краевых

цветков подсолнечника. Одноцветные – с разницей окраски дистальной части и основания цветка до 10–12 пунктов G и двухцветные – более 18–20 пунктов G.

Установлено, что линии с желтыми краевыми цветками являются двухцветными, за редким исключением: ЗЛ809, LG3, Б2073. Линии со светлыми оттенками окраски: лимонными и светло-желтыми – характеризуются одноцветностью менее 10 пунктов G, за исключением: ЗЛ678/327 и SLM5. Линии с оранжевым окрашиванием краевых цветков содержат в своей группе как одноцветные, так и двухцветные с разницей в окраске до 56 пунктов G.

Список литературы

1. Fick G N. Breeding and genetics // Sunflower science and technology. – Madison, Wisconsin, USA, 1978. – P. 279–339.
2. Leclercq P. Heredite de quelques caracteres qualitatifs chez le tournesol // Ann. Amelior. Plant. – 1968. – 18. – P. 307–315.
3. Skaloud V., Kovacik A. Inheritance of some weakly known phenotypic manifestations of morphological traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Scientia Agriculturae Bohemoslovaca. – 1975. – 7 (XXIV). – P. 11–17.
4. Fick G.N. Genetics of floral color and morphology in sunflowers // The Journal of Heredity. – 1976. – Vol. 67. – P. 227–230.
5. Machacek C. Study of the Inheritance of the Colour of Ligulate Flowers in *Helianthus annuus* L. // Sbor. UVTIZ – Genetika a slechteni. – 1980. – 16 (1). – P. 15–19.
6. Kovacik A., Skaloud V. Collection of sunflower maker genes available for genetic studies // Helia. – 1980. – No. 3. – P. 296–299.
7. Толмачёв В.В. Наследование и взаимодействие генов неантациановой пиг-

ментации язычковых цветков подсолнечника // Научно-тех. бюл. Института олійних культур УААН. – 1998. – Вип. 3. – С. 75–81.

8. Ведмедева К.В., Кирпичева Н.М. Результаты изучения коллекции линий подсолнечника по признаку окраски краевых цветков // Научно-тех. бюл. Института олійних культур НААН. – 2014. – Вип. 21. – С. 22–27.

9. Ведмедева К.В. Результаты изучения наследования нескольких источников осветления неантоциановой окраски краевых цветков подсолнечника // Збірник наукових праць СГІ-НЦНС. – Одеса, 2011. – Вип. 17 (57). – С. 120–125.

10. Патент 87462 Україна, МПК А01G 7/00. Спосіб визначення забарвлення крайових квітів соняшнику / К.В. Ведмедева; заявник и патентов ласник: Інститут олійних культур НААН – № u2013 09730; заявл. 05.08.2013; опубл. 10.02.2014. Бюл. № 3.

11. Лакін Г.Ф. Биометрия. – М: Высшая школа, 1980. – 294 с.

References

1. Fick G N. Breeding and genetics // Sunflower science and technology. – Madison, Wisconsin, USA, 1978. – P. 279–339.

2. Leclercq P. Heredite de quelques caracteres qualitatifs chez le tournesol // Ann. Amelior. Plant. – 1968. – 18. – P. 307–315.

3. Skaloud V., Kovacik A. Inheritance of some weakly known phenotypic manifestations of morphological traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Scientia Agriculturae Bohemoslovaca. – 1975. – 7 (XXIV). – P. 11–17.

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

5. Machacek C. Study of the Inheritance of the Colour of Ligulate Flowers in *Helianthus annuus* L. // Sbor. UVTIZ – Genetika a slechteni. – 1980. – 16 (1). – P. 15–19.

6. Kovacik A., Skaloud V. Collection of sunflower maker genes available for genetic studies // Helia. – 1980. – No. 3. – P. 296–299.

7. Tolmachev V.V. Nasledovanie i vzaimodeystvie genov neantatsianovoy pigmentatsii yazychkovykh tsvetkov podsolnechnika // Nauchno-tekh. byul. Institutu oliynikh kul'tur UAAN. – 1998. – Vip. 3. – S. 75–81.

8. Vedmedeva K.V., Kirpicheva N.M. Rezul'taty izucheniya kollektсии liniy podsolnechnika po priznaku okraski kraevykh tsvetkov // Nauchno-tekh. byul. Institutu oliynikh kul'tur NAAN. – 2014. – Vip. 21. – S. 22–27.

9. Vedmedeva K.V. Rezul'taty izucheniya nasledovaniya neskol'kikh istochnikov osvetleniya neantotsianovoy okraski kraevykh tsvetkov podsolnechnika // Zbirnik naukovikh prats' SGI-NTsNS. – Odesa, 2011. – Vip. 17 (57). – С. 120–125.

10. Patent 87462 Україна, МПК А01G 7/00. Sposib viznachennya zabarvlennya krayovikh kvitiv sonyashniku / K.V. Vedmedeva; zayavnik i patentov lasnik: Institut oliynikh kul'tur NAAN – № u2013 09730; zayavl. 05.08.2013; opubl. 10.02.2014. Byul. № 3.

11. Lakin G.F. Biometriya. – М: Vysshaya shkola, 1980. – 294 s.