

# ИССЛЕДОВАНИЕ РОЛИ ПЛАСТИДНЫХ ГЕНОВ В ЭФФЕКТЕ ГЕТЕРОЗИСА И ФОРМИРОВАНИИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-113-120

УДК 575.133

Поступление/Received: 20.09.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

А. В. УСАТОВ, М. С. МАКАРЕНКО,  
А. А. КОВАЛЕВИЧ, А. М. ГУБАЙДУЛЛИНА

Академия биологии и биотехнологии  
им. Д. И. Ивановского Южного федерального  
университета,  
344090 Россия, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1;  
 [usatova@mail.ru](mailto:usatova@mail.ru)

**THE ROLE OF PLASTID GENES IN A HETEROSIS EFFECT  
AND THE FORMATION OF MORPHOPHYSIOLOGICAL  
TRAITS IN SUNFLOWER PLANTS**A. V. USATOV, M. S. MAKARENKO,  
A. A. KOVALEVICH, A. M. GUBAIDULLINA

D.I. Ivanovsky Academy of Biology and Biotechnology,  
Southern Federal University,  
194/1 Prospekt Stachki, Rostov-on-Don 344090, Russia;  
 [usatova@mail.ru](mailto:usatova@mail.ru)

**Актуальность.** Несмотря на очевидную теоретическую и практическую значимость проблемы ядерно-пластидных взаимоотношений, ее многие стороны до сих пор требуют более глубокого изучения. В большей степени это связано с довольно трудной задачей вычленения из общей генотипической изменчивости вклада пластома в формирование сложных морфофизиологических признаков. **Материалы и методы.** Используемая в настоящей работе коллекция хлорофилл-дефицитных мутантов подсолнечника с внеядерным типом наследования мутации, созданная на генетической основе одной инбредной линии, является удобной моделью для исследования фундаментальной проблемы взаимодействия геномов ядра и пластид. **В результате** скрещивания ряда внеядерных хлорофильных мутантов с растениями дикорастущей формы подсолнечника, независимо от мутантного пластома и содержания хлорофиллов, у гибридов  $F_1$  наблюдается эффект гетерозиса по признакам, характеризующим габитус растений, таких как высота растений и размер листовой пластинки. По признаку скорость роста были получены неоднозначные результаты: от 86% превышения у гибрида, с участием мутанта *en:chlorina-7* до полного отсутствия гетерозиса с родительской формой *en:chlorina-6*. Эти результаты свидетельствуют о весомом вкладе пластидных генов в контроль признака. По признакам «диаметр корзинки» и «вес 1000 семян» все гибридные комбинации (за исключением *en:chlorina-3*) продемонстрировали схожесть количественного выражения этих признаков с соответствующими показателями мутантных родительских культурных форм, значительно превышая дикорастущий подсолнечник. Следовательно, в формировании этих признаков наряду с ядерными генами принимает участие и пластом. По признаку «масличность семян» эффект гетерозиса у всех изученных гибридов не выявлен.

**Ключевые слова:** хлорофильные мутанты, ядерно-пластидные взаимоотношения.

**Background.** The problem of nucleus-plastid interactions is obviously of theoretical and practical importance. However, the lack of knowledge in this area of plant research is, for the most part, caused by difficulties in isolating the contribution of the plastome to the formation of complex morphophysiological traits from the total genotypic variability. The current study employed a convenient model for studying the fundamental problem of interaction between the nucleus and plastid genomes. **Materials and methods.** The genetic model incorporated chlorophyll-deficient sunflower mutant lines with extranuclear inheritance, developed on the genetic basis of a single inbred line. Various traits were measured in hybrids and parents, such as growth rate, plant height, inflorescence width, 1000 seed weight, chlorophyll content, seed oil content, etc. **Results and conclusion.** While crossing extranuclear mutant lines with wild sunflower, a heterosis effect was observed for such traits as plant height and leaf size, regardless of the low chlorophyll content in  $F_1$  hybrids. The growth rates of hybrids depended on the crossing combination: from an 86% excess (*en:chlorina-7* maternal line) to complete absence of the heterosis effect (*en:chlorina-6* maternal line). The results obtained witness to a significant contribution of cytogenes to the control over the trait. The inflorescence width and 1000 seed weight in all hybrid combinations (except *en:chlorina-3*) had similar quantitative characteristics as in the maternal mutant lines, and significantly exceeded the paternal form (wild sunflower). Consequently, plastid genes, along with nuclear ones, participate in the expression of these phenotypic traits. As for the oil content in seeds, no heterosis effect was observed in the hybrids.

**Key words:** chlorophyll mutants, plastid-to-nucleus communication.

## Введение

Феномен пластидной наследственности был открыт при изучении наследования спонтанно возникшей пестролистности у *Pelargonium zonale* L. Э. Бауром (Baur, 1909) и у *Mirabilis jalapa* L. К. Корренсом (Correns, 1909). Впервые же пластиды как самостоятельная наследственная система были выделены О. Реннером в 1934 г. (Renner, 1934) и обозначены им термином «пластом». С тех пор эта наследственная система исследуется с помощью самых разнообразных приемов и методов.

Открытие ДНК в хлоропластах в начале 1960-х годов (Ris, Plaut, 1962), явилось мощным стимулом к экспериментальным исследованиям пластид как относительно автономных генетических систем растительной клетки и поставило вопрос о роли пластома в процессах регуляции развития и жизнедеятельности растительных организмов (Odintsova, Yurina, 2003). ДНК пластид, на долю которой приходится всего несколько процентов всей клеточной ДНК, участвует в реализации жизненно важных функций растений (Bock, Hagemann, 2000). Геном пластид кодирует около половины белков, участвующих в фотосинтезе, а также ряд компонентов органелльной белок-синтезирующей системы (Odintsova, Yurina, 2003). С ним связаны многие хозяйственно ценные признаки растений, такие как общая продуктивность, устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды, некоторым антибиотикам, гербицидам, грибным патогенам.

Мутанты для генетиков всегда представляли прекрасную модель для изучения проблемы «ген – признак». В этом плане не составляют исключения и пластидные хлорофильные мутации. Однако их ценность возрастает в связи с тем, что биогенез и функционирование хлоропластов, их фотосинтетическая активность находятся под двойным ядерно-органелльным контролем (Greiner, 2012). Поэтому генетический анализ таких наследственных изменений дает возможность выявлять не только структурные компоненты органелл, детерминированные пластомом, но и закономерности пластидно-ядерных взаимоотношений.

Однако, несмотря на очевидную теоретическую и практическую значимость проблемы ядерно-пластидных взаимоотношений, ее многие стороны до сих пор требуют более глубокого изучения. В большей степени это связано с довольно трудной задачей вычленения из общей генотипической изменчивости вклада пластома в формирование сложных морфофизиологических признаков (Daniell et al., 2016). Созданная на основе одной инбредной линии (3629) коллекция внеядерных хлорофильных мутантов подсолнечника, которой мы располагаем, является удобной моделью для исследования фундаментальной проблемы взаимодействия геномов ядра и пластид (Usatov et al., 2004).

Следует отметить и практическую значимость объекта исследования. Известно, что культурный подсолнечник является в нашей стране основным источником пищевого растительного масла и высокобелковых кормов. В настоящее время возделываются в основном гетерозисные гибриды этой культуры, которые наряду с высокой урожайностью и масличностью должны обладать комплексной устойчивостью к действию внешней среды. Получение такого селекционного материала возможно с привлечением потенциала дикорастущих форм подсолнечника (Anisimova et al., 2009, Markin et al., 2017). В связи с этим целью работы является оцен-

ка влияния ядерных генов дикорастущей формы на фенотипическое выражение внеядерных хлорофильных мутаций и влияние мутантного пластома на формирование морфофизиологических признаков растений и эффект гетерозиса у гибридов между растениями культурных и дикорастущей форм подсолнечника.

## Материалы и методы

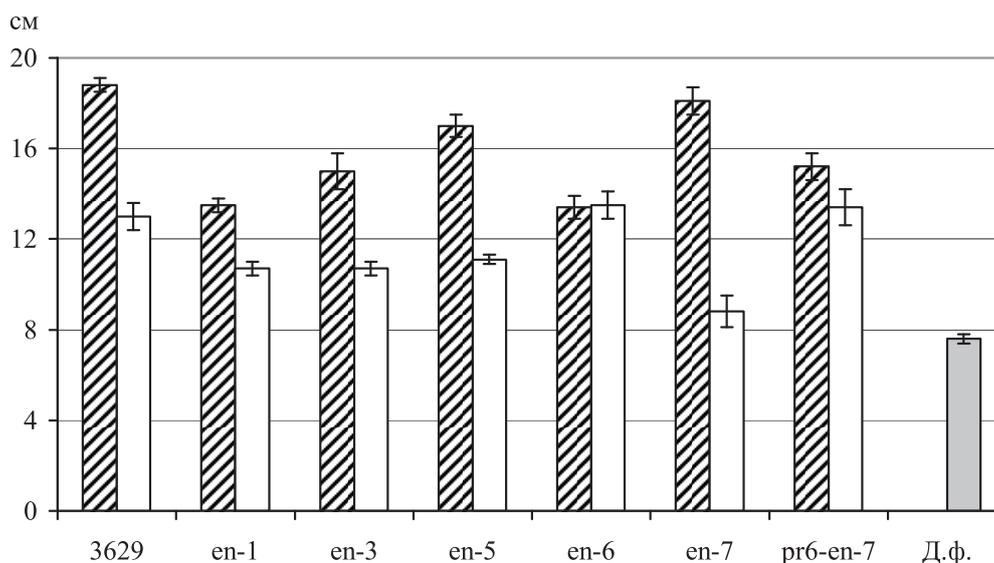
Объектом исследования служили растения инбредной линии культурного подсолнечника 3629, хлорофилл-дефицитные пластомные мутанты *en:chlorina-1*, 3, 5, 6, 7, полученные из исходной линии 3629, частичный ревертант *pr6-en:chlorina-7*, с измененной структурой как хлоропластной, так и митохондриальной ДНК (Triboush et al., 1999), растения линии, созданной на основе дикорастущей формы подсолнечника *Helianthus annuus* L., а также гибриды F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> и F<sub>3</sub> от скрещиваний культурных и дикорастущей форм. Способ получения и природа хлорофильных мутантов из генетической коллекции НИИ биологии ЮФУ описаны ранее (Usatov et al., 2004). Семена дикорастущей формы подсолнечника из мировой коллекции ВИР (г. Санкт-Петербург), любезно предоставленные нам В. А. Гавриловой, были получены от одного растения (и-398941), и в течение нескольких лет его потомство культивируется в условиях строгого инцухта.

Гибридизацию растений проводили с предварительной кастрацией цветков и искусственным опылением с последующей изоляцией соцветий. В качестве материнской формы использовали линии культурного подсолнечника, отцовской – дикорастущую. Семена родительских линий и гибридов высевали в полевых условиях по типу селекционного питомника на десятиметровых делянках с площадью питания 60 × 60 см. Повторность опыта трехкратная.

У растений изучаемых форм в фазу появления 3–4-й пары листьев определяли высоту проростков, в фазу полного созревания – высоту, диаметр корзинки или диаметр корзинок на ветвях первого порядка у ветвистых форм, площадь листовой пластинки, массу 1000 семян. В фазу бутонизации в листьях среднего яруса определяли содержание хлорофиллов a+b (Sumanta et al., 2014). Масличность семян определяли на анализаторе масличности АМВ – 1006 М (ВНИИМК, г. Краснодар). Статистическую значимость результатов оценивали с использованием критерия Стьюдента.

## Результаты и обсуждение

На рисунке 1 приведены результаты измерения высоты проростков на стадии формирования 3–4-й пары листьев. Видно, что дикорастущий подсолнечник по скорости роста значительно ( $p < 0,05$ ) отстает от культурных растений, причем не только от исходной линии 3629, но и от всех изучаемых хлорофильных мутантов. Данные результаты наглядно демонстрируют и влияние внеядерных мутаций на скорость роста растений. Так, мутантные линии можно разбить на три группы: первая включает растения (*en:chlorina-6* и *pr6-en:chlorina-7*), которые по скорости роста не уступают исходной зеленой линии 3629, вторая (*en:chlorina-1*, 3, 5) несколько отстает от контроля и, наконец, мутант *en:chlorina-7* по скорости роста имеет наименьший показатель, превышая дикорастущую форму всего на 16%.



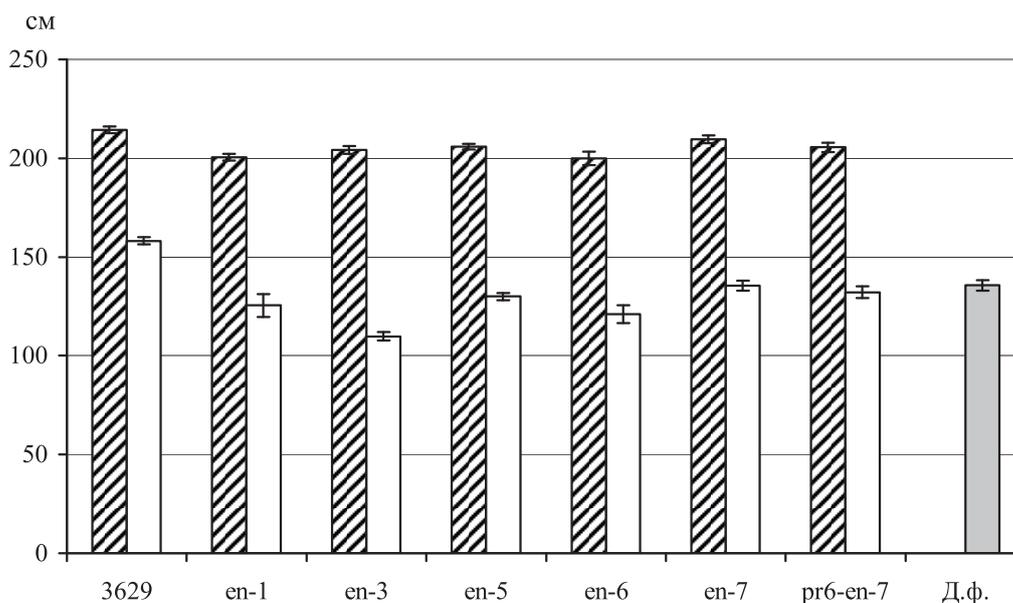
**Рис. 1. Высота проростков (фаза 34-й пары листьев) гибридов F<sub>1</sub> подсолнечника и их родительских форм:**  
 ▨ гибрид F<sub>1</sub>; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

**Fig. 1. Plantlet height (the phase of the 34<sup>th</sup> pair of leaves) of F<sub>1</sub> sunflower hybrids and their parents:**  
 ▨ F<sub>1</sub> hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

Эффекты гетерозиса в F<sub>1</sub> от скрещиваний мутантов с дикорастущей формой подсолнечника оказались различными (см. рис. 1). Наибольший эффект был получен у мутанта *en:chlorina-7* (86% превышения над материнской формой), а наименьший – у мутанта *en:chlorina-6* (полное отсутствие гетерозиса).

На рисунке 2 приведены значения высоты изучаемых форм. Несмотря на то что дикорастущая форма на уровне проростков имела наименьший показатель, значительно ( $p < 0,05$ ) отставая в развитии от культурных растений подсолнечника, к концу вегетации (см. рис. 2) ее высота достигла уровня соответствующих показателей хлорофильных мутантов или даже незначительно превышала их (*en:chlorina-1*, 3, 6). Анализируя

результаты, полученные у гибридов F<sub>1</sub> (см. рис. 2), интересно отметить, что независимо от гибридных комбинаций и от уровня хлорофиллов в листьях (рис. 7) все гибриды по высоте растений находятся на одном уровне, тем самым наглядно демонстрируя, что эффект гетерозиса по данному признаку полностью контролируется ядерными генами. Более того, все гибриды являются ветвистыми формами, содинаковым уровнем ветвления: от 40 до 45 ветвей 1–2-го порядка на одном растении, в отличие от материнских одностебельных растений и отцовской дикорастущей формы (55–60 ветвей 1–4-го порядка). Можно заключить, что генетический контроль признаков, характеризующих габитус растений, осуществляется в основном ядром.

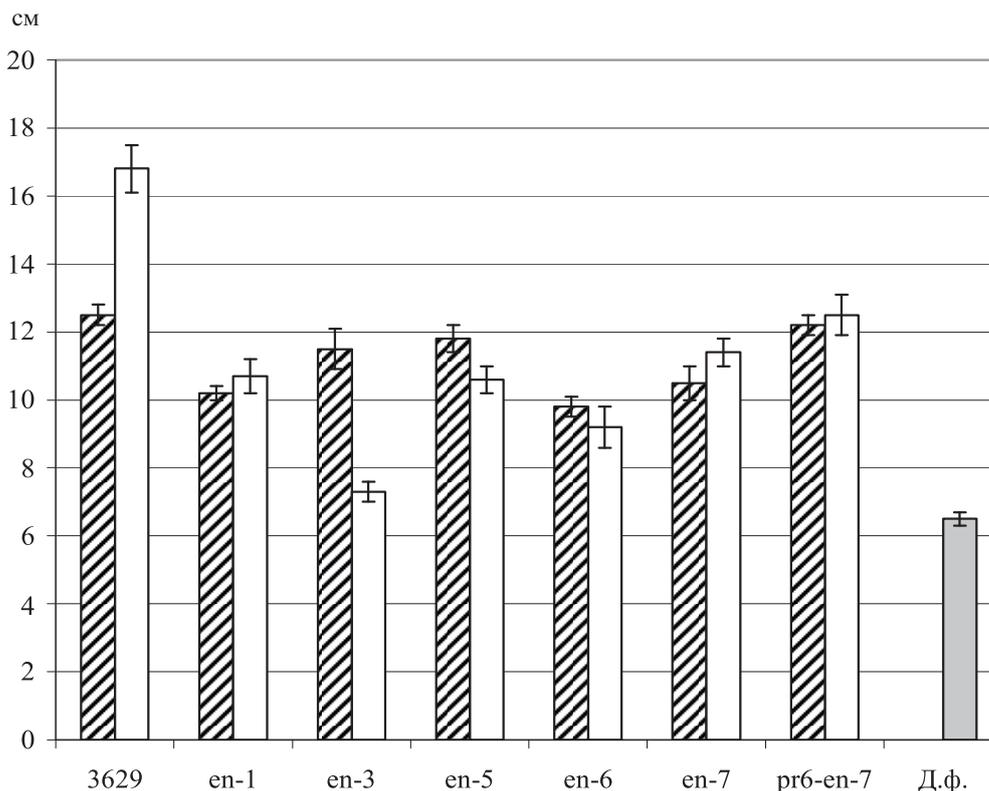


**Рис. 2. Высота гибридов F<sub>1</sub> подсолнечника и их родительских форм:**  
 ▨ гибрид F<sub>1</sub>; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

**Fig. 2. Plant height of F<sub>1</sub> sunflower hybrids and their parents:**  
 ▨ F<sub>1</sub> hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

Выражение признака «диаметр корзинки» у родительских линий и гибридов  $F_1$  отражено на **рисунке 3**. Установлено, что растения исходной линии 3629 характеризуются наибольшим размером корзинок. Все хлорофильные мутанты по данному показателю, за исключением частичного ревертанта *pr6-en:chlorina-7*, в различной степени уступают контрольному значению, особенно *en:chlorina-3*. Можно отметить, что во всех вариантах скрещиваний между культурными формами и дикорастущим подсолнечником относительно отцовской ветвистой формы наблюдается четко выраженный эффект гетерозиса, однако относи-

тельно материнских однокорзиночных родителей, за исключением мутантов *en:chlorina-3* и 5, гетерозис не выявлен (см. рис. 3). В последнем случае гибридизация привела к соответствующему достоверному увеличению показателей на 62% и 14% по сравнению с мутантными родителями. Следовательно, можно сделать заключение о доминантности ядерных генов, контролирующих размер корзинки у культурной формы подсолнечника. Кроме того, можно предположить, что гетерозис по этому признаку, как и по скорости роста растений, наряду с ядерными генами контролируется пластомом.



**Рис. 3.** Диаметр корзинки\* у гибридов  $F_1$  подсолнечника и их родительских форм:

▨ гибрид  $F_1$ ; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

\* У гибридов и дикорастущей формы измеряли диаметр центральной корзинки

**Fig. 3.** Head diameter\* in  $F_1$  sunflower hybrids and their parents:

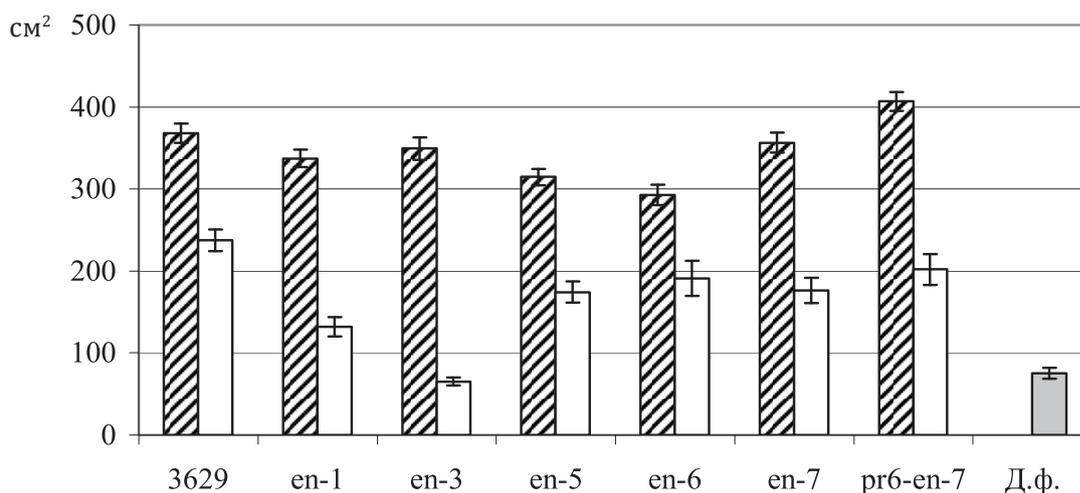
▨  $F_1$  hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

\* The diameter of the central antheridium was measured in the hybrids and the wild form

Сходная закономерность прослеживается и при анализе средней площади листа (рис. 4). Хлорофильные мутанты в различной степени уступают по этому показателю растениям линии 3629; наименьшее значение также продемонстрировала дикорастущая форма. Во всех исследованных комбинациях скрещиваний у гибридов  $F_1$  четко выражен эффект гетерозиса, особенно когда материнским родителем служил мутант *en:chlorina-3*. Хотя средние значения площади листовой пластинки у некоторых гибридов немного ниже, чем у контроля (3629 × дикорастущая форма), однако эти различия статистически недостоверны, в связи с чем мы сделали вывод, что гетерозис по данному признаку, как и по высоте растений, контролируют в основном ядерные гены. Более того, форма листовых пластинок (отношение длины к ширине листа) у всех изученных гибридов, независимо от материнского родителя, была

близка к соотношению 1,2 : 1 и имела промежуточное значение между культурной (1,0 : 1,0) и дикорастущей (1,4 : 1,0) формами подсолнечника.

На рисунке 5 приведены средние значения массы 1000 семян, отражающие их размер. Как и следовало ожидать, наиболее мелкосемянной формой являются дикорастущие растения, уступая по этому показателю культурным формам в несколько раз. У гибридов во всех комбинациях скрещиваний масса 1000 семян имеет сходные значения и, за исключением (*en:chlorina-3* × дикорастущая форма), не отличается от соответствующих показателей материнского. Показатели гибридов  $F_1$  превышают показатели мутанта *en:chlorina-3* на 37%. Следовательно, выражение признака «размер семян» у гибридов подсолнечника практически не зависит от мутаций в пластоме и определяется доминантными ядерными генами культурной формы.

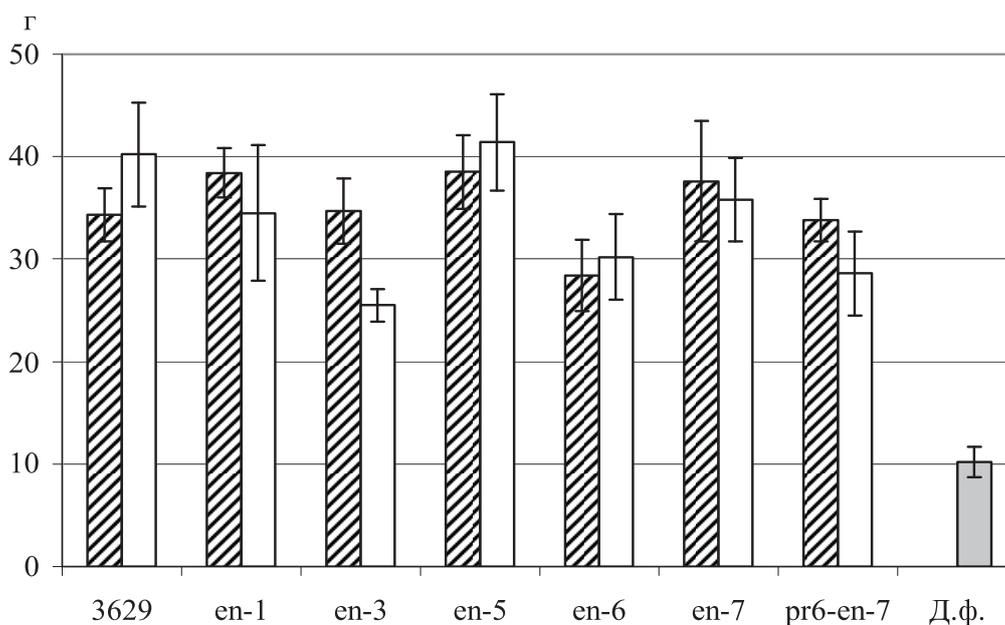


**Рис. 4.** Площадь (см<sup>2</sup>) листовой пластинки средних ярусов растений гибридов F<sub>1</sub> подсолнечника и их родительских форм:

▨ гибрид F<sub>1</sub>; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

**Fig. 4.** The area (cm<sup>2</sup>) of the lamina in the middle layers of F<sub>1</sub> sunflower hybrids and their parents:

▨ F<sub>1</sub> hybrid; □ cultivated form; ■ wild form



**Рис. 5.** Масса семян гибридов F<sub>1</sub> подсолнечника и их родительских форм:

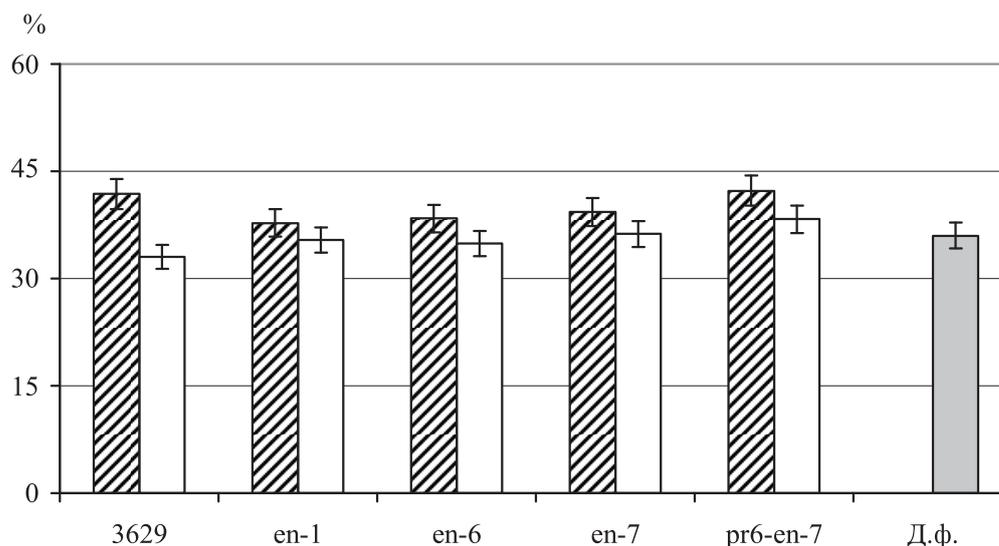
▨ гибрид F<sub>1</sub>; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

**Fig. 5.** Seed weight in F<sub>1</sub> sunflower hybrids and their parents:

▨ F<sub>1</sub> hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

Показатели масличности семян, приведенные на рисунке 6, наглядно демонстрируют, что этот признак также контролируется ядерными генами. Все культурные исследуемые формы, включая исходную линию 3629 и внеядерные хлорофильные мутанты, полученные на ее генетической основе, соответственно имеют сходные значения. Интересно отметить, что и растения дикорастущей формы по данному показателю не отличаются от культурного подсолнечника. Небольшое увеличение масличности у гибридов, полученных во всех гибридных комбинациях, не достоверно. Таким образом, по признаку масличности семян гетерозис не выявлен.

Результаты анализа содержания зеленых пигментов у гибридов от скрещиваний оказались неоднозначными. В одних случаях (мутанты *en:chlorina*-3, 5) гибридизация приводила к устранению в F<sub>1</sub> хлорофильных дефектов. Гибридные комбинации с участием этих мутантов по содержанию хлорофиллов а+в достигли уровня исходной линии 3629 (рис. 7). В других случаях (мутанты *en:chlorina*-1, 6, 7; *pr6-en:chlorina*-7) ядерные гены дикорастущей формы подсолнечника не оказали значительного влияния на окраску гибридных растений, и по содержанию хлорофиллов эти гибриды достоверно не отличались от соответствующего мутантного родителя.

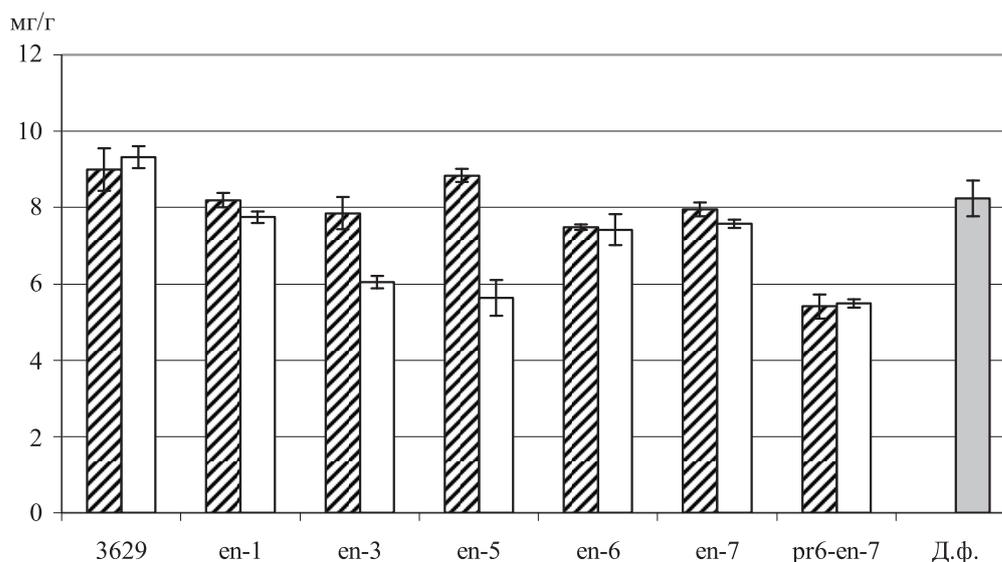


**Рис. 6.** Масличность семян гибридов F<sub>1</sub> подсолнечника и их родительских форм:

▨ гибрид F<sub>1</sub>; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

**Fig.6.** Seed oil content levels in F<sub>1</sub> sunflower hybrids and their parents:

▨ F<sub>1</sub> hybrid; □ cultivated form; ■ wild form



**Рис. 7.** Содержание хлорофиллов a+b в листьях гибридов F<sub>1</sub> подсолнечника и их родительских форм:

▨ гибрид F<sub>1</sub>; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

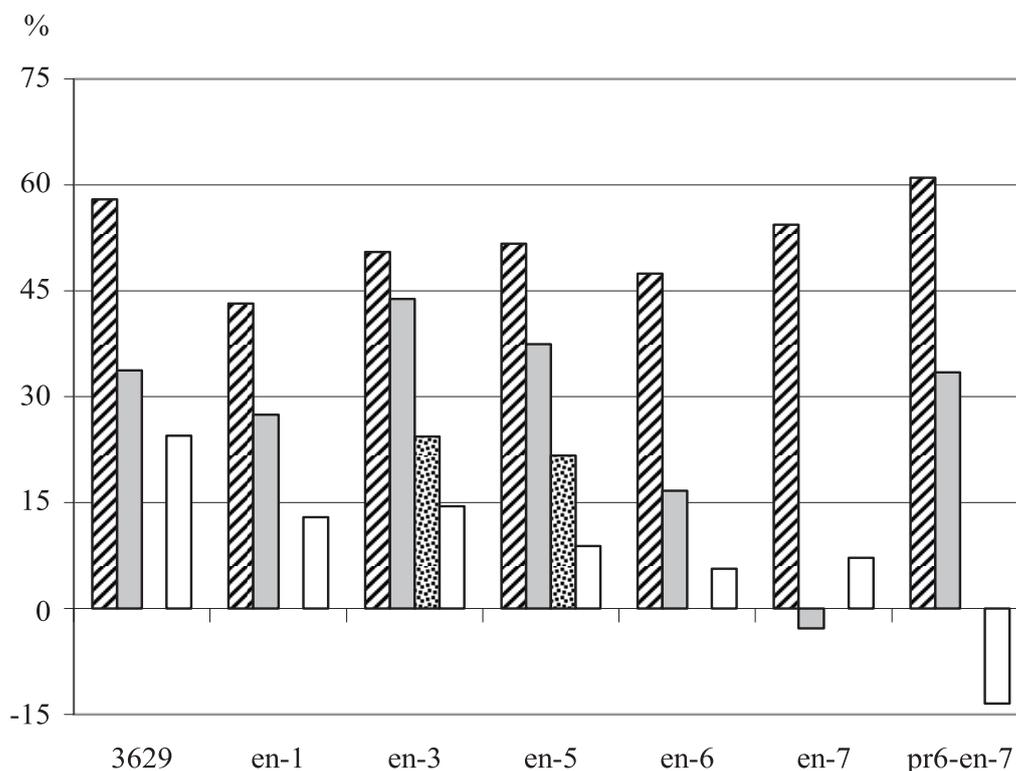
**Fig.6.** Fig. 7. Leaf chlorophyll content (a+b) in F<sub>1</sub> sunflower hybrids and their parents:

▨ F<sub>1</sub> hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

При дальнейшем генетическом анализе гибридов после самоопыления F<sub>1</sub> было выявлено, что гибридные формы, у которых произошло восстановление окраски, – полустерильны (1–5 семян на корзинку). Тем не менее, при анализе F<sub>2</sub> были получены следующие числовые соотношения – 87 зеленых растений: 29 мутанта *en:chlorina-3*, и 101 зеленых растений: 36 мутанта *en:chlorina-5*. На основании полученных результатов выдвинуто предположение о ядерной доминантной природе гена(ов)-супрессора(ов), подавляющего(их) выражение данных хлорофильных мутаций. Возможность супрессирования ядром пластидной мутации была доказана экспериментально Эдварсоном, кото-

рый наблюдал устранение пестролистности пластидного типа у табака при гибридизации (Edwarson, 1966).

На рисунке 8 приведены результаты оценки высоты гибридных форм трех поколений: F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, и F<sub>3</sub>, в сравнении с растениями отцовской дикорастущей формы. Можно отметить общую тенденцию, полностью соответствующую классической схеме снижения эффекта гетерозиса по признаку «высота растений» в последующих гибридных поколениях. Однако инбредная депрессия по этому признаку у всех гибридов с участием внеядерных хлорофильных мутантов наступает быстрее, чем у гибридов с исходной линией 3629, что особенно наглядно продемонстрировано в поколении F<sub>3</sub>.



**Рис. 8.** Высота гибридов F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> и F<sub>3</sub> подсолнечника по сравнению с дикорастущей формой (%):

▨ гибрид F<sub>1</sub>; ■ гибрид F<sub>2</sub> (зеленые); ▩ гибрид F<sub>2</sub> (хлорины); □ гибрид F<sub>3</sub>

**Fig. 8.** Plant height of F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> and F<sub>3</sub> sunflower hybrids compared with the wild form (%):

▨ F<sub>1</sub> hybrid; ■ F<sub>2</sub> hybrid (green); ▩ F<sub>2</sub> hybrid (chlorins); □ F<sub>3</sub> hybrid

### Заключение

Представленные в настоящей работе данные свидетельствуют, что при скрещивании ряда внеядерных хлорофильных мутантов с растениями дикорастущей формы подсолнечника, независимо от мутантного пластома и соответственно содержания хлорофиллов а+b, у гибридов F<sub>1</sub> наблюдается эффект гетерозиса по признакам, характеризующим габитус растений, таким как «высота растений» и «размер листовой пластинки». По признаку «скорость роста» были получены неоднозначные результаты: от 86% превышения у гибрида с участием мутанта *en:chlorina-7* до полного отсутствия гетерозиса у гибрида с участием родительской формы *en:chlorina-6*. Эти результаты свидетельствуют о весомом вкладе пластидных генов в контроль признака. По признакам «диаметр корзинки» и «масса 1000 семян», за исключением гибрида с участием мутанта *en:chlorina-3*, который имел наименьшие показатели, все гибридные комбинации оказались сходными с мутантными формами и значительно ( $p < 0,05$ ) превосходили по этим показателям дикорастущий подсолнечник. Следовательно, в формировании этих признаков наряду ядерными генами принимает участие и пластом. По признаку «масличность семян» эффект гетерозиса у всех изученных гибридов не выявлен.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00659.

### References/Литература

- Anisimova N.I., Tumanova L.G., Gavrilova V.A., Dyagileva A.V., Pasha L.I., Mitin V.A., Timofeyeva G.I. Genomic instability in sunflower interspecific hybrids. *Russian Journal of Genetics*. 2009;45(8):934–943. DOI: 10.1134/S1022795409080079
- Baur E. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der "Varietates albomarginatae hort" von *Pelargonium zonale*. *Z. Indukt. Abstamm. Vererbungsl.* 1909;1:330-351. [in German]
- Bock R., Hageman R. Extranuclear Inheritance: Plastid Genetics: Manipulation of Plastid Genomes and Biotechnological Applications. In: K. Esser, J.W. Kadereit, U. Lüttge, M. Runge (eds). *Progress in Botany. Vol. 61*. Berlin: Springer, Berlin, Heidelberg; 2000. p.76-90. DOI: 10.1007/978-3-642-57203-6\_4
- Correns C. Vererbungsversuche mit blaßs(gelb), grünen und buntblättrigen sippem bei *Mirabilis jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. *Z. Indukt. Abstamm. Vererbungsl.* 1909;1:291-329. [in German]
- Daniell H., Lin C.S., Yu M., Chang W.J. Chloroplast genomes: diversity, evolution, and applications in genetic engineering. *Genome Biol.* 2016;17:134. DOI: 10.1186/s13059-016-1004-2
- Edwarson J. Gene control of non-Mendelian variegation in *Nicotiana tabacum* L. *Genetics*. 1966;52:365-371.
- Greiner S. Plastome mutants of higher plants. In: R. Bock, V. Knoop (eds). *Genomics of Chloroplasts and Mitochondria. Advances in Photosynthesis and Respiration*.

Springer Science; 2012. p.237–266. DOI: 10.1007/978-94-007-2920-9\_11

Markin N., Usatov A., Makarenko M., Azarin K., Gorbachenko O., Kolokolova N., Usatenko T., Markina O., Gavrilova V. Study of informative DNA markers of the *Rfl* gene in sunflower for breeding practice. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2017;53(2):69-75. DOI: 10.17221/108/2016-CJGPB

Odintsova M.S., Yurina N.P. Plastid genomes of higher plants and algae: structure and functions. *Molecular Biology.* 2003;37(5):649-662. DOI: 10.1023/A:1026020623631

Renner O. Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. *Ber. Verh. Sachsisch. Acad. Wiss. Leipzig.* 1934;86:241-266. [in German]

Ris H., Plaut W. The ultrastructure of DNA-containing areas in the chloroplasts of *Chlamydomonas*. *J. Cell Biol.*

1962;13(3):383-391. DOI: 10.1083/jcb.13.3.383

Sumanta N., Haque C.I., Nishika J., Suprakash R. Spectrophotometric analysis of chlorophylls and carotenoids from commonly grown fern species by using various extracting solvents. *Res. J. Chem. Sci.* 2014;4(9):63-69. DOI: 10.1055/s-0033-1340072

Triboush S.O., Danilenko N.G., Ulitcheva I.I., Davydenko O.G. Location of induced mutations and reversions in the chloroplast genome of *Helianthus annuus*. *Plant Growth Regulation.* 1999;27(2):75-81. DOI: 10.1023/A:1006117114857

Usatov A.V., Razoriteleva E.K., Mashkina E.V., Ulitcheva I.I. Spontaneous and nitrosomethylurea-induced reversions in plastome chlorophyll mutants of sunflower *Helianthus annuus* L. *Russian Journal of Genetics.* 2004;40(2):186-192. DOI: 10.1023/B:RUGE.0000016993.37051.ef

#### Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

#### Для цитирования/How to cite this article

Усатов А.В., Макаренко М.С., Ковалевич А.А., Губайдуллина А.М. Исследование роли пластидных генов в эффекте гетерозиса и формировании морфофизиологических признаков растений подсолнечника. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):113-120. DOI:10.30901/2227-8834-2019-4-113-120

Usatov A.V., Makarenko M.S., Kovalevich A.A., Gubaidullina A.M. The role of plastid genes in a heterosis effect and the formation of morphophysiological traits in sunflower plants. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding.* 2019;180(4):113-120. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-113-120

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

#### Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-113-120>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest