IBG UFRC RAS

BIOMICS

ISSN 2221-6197 https://biomicsj.ru

Запасные белки семян подсолнечника: теоретические и прикладные аспекты

И.Н. Анисимова*, В.В. Васипов, В.А. Гаврилова

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44.
*E-mail: irina_anisimova@inbox.ru

Резюме

В 1960-е годы во Всесоюзном институте растениеводства имени Н.И. Вавилова (ВИР, ныне Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова) под руководством Василия Григорьевича Конарева были развернуты исследования биохимического состава, гетерогенности и полиморфизма запасных белков семян основных сельскохозяйственных культур, возделываемых в стране. Разработки лаборатории белка и нуклеиновых кислот (позднее – отдел молекулярной биологии) легли в основу принципа молекулярных маркеров и были продолжены учениками В.Г. Конарева во многих странах мира. В настоящей обзорной статье обобщена информация о составе и свойствах белковой фракции семян подсолнечника, проблемах их практического использования. Обсуждаются основные результаты теоретических и прикладных исследований 11S глобулина (гелиантинина) и 2S альбуминов. Приведена информация о гетерогенности, полиморфизме и генетическом контроле запасных белков, обсуждаются проблемы и перспективы исследований. В числе актуальных направлений исследований – выяснение генетических механизмов, контролирующих накопление белков в семенах, роли средовых и генотипических факторов, особенно в связи с проблемой гетерозиса. Для понимания функционирования генома подсолнечника важна информация о молекулярных основах гетерогенности и полиморфизма отдельных компонентов белковой фракции. На современном этапе решение этих задач возможно с применением методов структурной и функциональной геномики, транскриптомного, протеомного и метаболомного анализов.

Ключевые слова: *Helianthus annuus*, подсолнечник, 11S глобулин (гелиантинин), 2S альбумины, генетический контроль, функциональные свойства, пищевая ценность

Цитирование: Анисимова И.Н., Васипов В.В., Гаврилова В.А. Запасные белки семян подсолнечника: теоретические и прикладные аспекты. *Biomics*. 2026. Т.18(1). С.46-64. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2026-4

© Авторы, И.Н. Анисимова, В.В. Васипов, В.А. Гаврилова, 2026

Sunflower seed storage proteins: theoretical and applied aspects

I.N. Anisimova*, V.V. Vasipov, V.A. Gavrilova

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia
*E-mail: irina_anisimova@inbox.ru

In the 1960s, at the Vavilov All-Union Institute of Plant Industry (VIR, currently the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources), under the leadership of Vasily Grigorievich Konarev, the studies on the biochemical composition, heterogeneity, and polymorphism of seed storage proteins of main agricultural crops have been initiated. The researches of the Laboratory of Protein and Nucleic Acids (later the Department of Molecular Biology) formed the basis for the development of molecular markers and were continued by V.G. Konarev's disciples in many countries. The review article summarizes information on the composition and properties of sunflower seed protein fraction and the

problems for their practical use. The main results of theoretical and applied studies on 11S globulin (helianthinin) and 2S albumins are discussed. Information on the heterogeneity, polymorphism, and genetic control of sunflower seed storage proteins is presented, and prospects for investigations are discussed. The current research areas include elucidating the genetic mechanisms controlling protein accumulation in seeds and the role of environmental and genotypic factors, particularly in relation to the issue of heterosis. Information on the molecular basis of heterogeneity and polymorphism of individual components of the protein fraction is important for understanding the functioning of the sunflower genome. Currently, these problems can be addressed using structural and functional genomics, transcriptomic, proteomic, and metabolomic analyses.

Keywords: *Helianthus annuus*, sunflower, 11S globulin (helianthinin), 2S albumins, genetic control, functional properties, nutritional value

Citation: Anisimova I.N., Vasipov V.V., Gavrilova V.A. Sunflower seed storage proteins: theoretical and applied aspects. *Biomics*. 2026. V.18(1). P.46-64. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2026-4 (In Russian)

© **The Authors**, I.N. Anisimova, V.V. Vasipov, V.A. Gavrilova, 2026

Введение

Академик ВАСХНИЛ (с 1990 г. – РАСХН) Василий Григорьевич Конарев – основатель одной из ведущих научных в нашей стране школ в области молекулярной биологии растений. Под его руководством во Всесоюзном институте растениеводства имени Н.И. Вавилова (ВИР, ныне Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова) – крупнейшем банке генетических ресурсов растений – получили развитие приоритетные исследования запасных белков семян культурных растений и их диких сородичей. В отделе молекулярной биологии ВИР (исходное название – лаборатория белка и нуклеиновых кислот), которым В.Г. Конарев руководил в 1967-1997 гг., были выполнены приоритетные исследования биохимического состава, молекулярной гетерогенности, внутривидовой и внутриродовой изменчивости главных запасных белков злаков (пшеницы, ржи, тритикале, ячменя, кукурузы), зернобобовых, масличных, технических, овощных, плодовых культур. Разработанный В.Г. Конаревым и его учениками принцип белковых маркеров послужил теоретической основой для дальнейшего развития методов молекулярного (включая ДНК) маркирования культурных растений и их диких сородичей в целях геномного анализа, филогенетических исследований, сортовой идентификации и сортового контроля, паспортизации и регистрации образцов коллекций, решения актуальных задач селекции и семеноводства [Конарев (Konarev), 1983; 2000; Конарев и др. (Konarev et al.), 2000; Конарев (Konarev), 2006; Губарева и др. (Gubareva et al.), 2015; Konarev et al., 1996]. В настоящее время методы белковых маркеров нашли широкое применение при анализе генетического разнообразия кукурузы, пшеницы, бобовых растений для решения проблем филогении и систематики растений, селекции и семеноводства, а также в работах с коллекциями генетических ресурсов растений [Перчук и др. (Perchuk et al.), 2016; Семенова и др. (Semenova et al.), 2022; Сидорова и др. (Sidorova et al.), 2023; Егги и др. (Eggi et al.), 2025]. Отдел молекулярной биологии ВИР не только вел собственные исследования, но регулярно осуществлял стажировки иногородних, а также иностранных молодых ученых, помогал наладить работу в других исследовательских институтах.

Начиная с 1970- х гг в ВИРе проводятся исследования белков семян культурного подсолнечника *Helianthus annuus* L. и диких видов рода *Helianthus* L. продемонстрировано разнообразие генофонда по содержанию белка и составу аминокислот, изучены гетерогенность и полиморфизм главных компонентов белковой фракции, показаны возможности метода белковых маркеров для решения проблем геномного и филогенетического анализов, сортовой идентификации, оценки генетической чистоты и однородности линий и межлинейных гибридов. В настоящей обзорной статье обобщена информация о составе и свойствах белков семян подсолнечника, их изменчивости и генетическом контроле, обсуждаются актуальные проблемы фундаментальных и прикладных исследований.

Характеристика белковой фракции семян подсолнечника

Подсолнечник однолетний *Helianthus annuus* L. (2n=34), представитель семейства Asteraceae Bercht. & J.Presl, – одна из основных масличных культур в мире. По данным ботанических, археологических, палеогенетических исследований одомашнивание подсолнечника земледельцами Северной Америки произошло не ранее чем 4-3 тысяч лет до н.э., в районе водосборного бассейна реки Миссисипи (Восточная Северная Америка) [Smith, 2014, Wales et al., 2018]. В ходе одомашнивания подсолнечник претерпел значительные морфологические преобразования, включая редукцию боковых ветвей, уменьшение числа соцветий с 10-100 у диких видов до одной у современных сортов, увеличение диаметра корзинки, размера семянок и их количества. В период

доместикации подсолнечник прошел через «бутылочное горлышко» отбора, в результате которого произошло сокращение генетического разнообразия, приведшее к уменьшению уровня изменчивости его генома по сравнению с дикими видами.

Первые сорта подсолнечника в качестве масличной культуры созданы в XIX веке в России благодаря народной селекции, а затем в прошлом столетии исследованиями В.С. Пустовойта и его соратников содержание масла в семенах подсолнечника увеличено с 27-33% по 55%. Существует мнение, что начавшаяся в середине 20 века эпоха гибридной селекции подсолнечника привела к еще более существенному сужению генетического разнообразия данной культуры [Smith, 2014, Wales et al., 2018].

Крупнейшими мировыми производителями семян подсолнечника являются страны Восточной Европы, Россия, Китай, Франция, США и Аргентина, в основном производство сосредоточено в регионах с умеренным климатом [Гаврилова, Анисимова (Gavrilova, Anisimova), 2003, Laaraj et al., 2025].

Образцы коллекции ВИР и высокомасличные сорта, созданные В.С. Пустовойтом и его учениками, легли в основу мировой гибридной селекции подсолнечника с использованием эффекта гетерозиса, так как именно из этого материала были получены линии, необходимые для создания гибридов [Fick, Miller, 1997; Skoric, 2002, Seiler et al., 2010; Gavrilova, Anisimova, 2017].

Белки семян подсолнечника считаются ценными источниками растительного белка. Они обладают высокой биологической ценностью и хорошими функциональными свойствами, перспективны для использования в пищевой промышленности и кормопроизводстве [González-Pérez, 2007, 2015; Доморощенкова и др. (Domoroshchenkova et al.), 2020; Laaraj et al., 2025]. Белки подсолнечника характеризуются относительно сбалансированным аминокислотным составом, высоким содержанием серосодержащих аминокислот метионина и цистеина [Li et al., 2024].

Опубликованные в литературных источниках данные об изменчивости содержания белка в семенах подсолнечника в основном получены для ограниченных выборок образцов (сортов, гибридов и линий). В лаборатории белка и нуклеиновых кислот ВИР (затем – отдел молекулярной биологии ВИР) под руководством В.Г. Конарева впервые проведена биохимическая оценка 537 отечественных и 482 зарубежных образцов коллекции культурного подсолнечника *H. annuus* по следующим признакам: масличность, массовая доля сырого протеина, содержание метионина и лизина в семенах. Все образцы были репродуцированы на Кубанской опытной станции ВИР в 1975 г., что предполагало минимизацию влияния внешних факторов на изменчивость изучаемых признаков. Масличность семян подсолнечника определяли по массе сухого остатка экстракционным методом в модификации Рушковского в аппарате Сокслета, массовую долю сырого протеина определяли колориметрическим методом с реактивов Несслера (коэф. пересчета азота на белок ×6,25). Определение лизина и метионина в гидролизатах белка проводили методом тонкослойной ионообменной хроматографии на пластинках с тонким слоем смолы Успех 25 SANa типа Dowex, которые проявляли кадмий-нингидриновым реактивом и последующей видеоденситометрической обработкой на приборе Telechrom OE-976 по методу Т.Дэвени [Чмелева и др. (Chmeleva et al.), 1981]. Диапазон изменчивости образцов по признакам «масличность» и «массовая доля белка» оказался довольно широким: от 34,9% масла и 37,7% белка у сорта ‘Александровский’ (к-1896) до 60% масла и 23,6% белка у сорта ‘Армавирский 3497’ (к-1960) В каталоге отдельным массивом представлены образцы коллекции и сорта с содержанием масла выше 55%. Если для отечественных сортов содержание масла было установлено ранее, и в этом исследовании подтверждено при анализе семян, полученных на Кубанской станции в 1975 г., то для большинства образцов коллекции ВИР установлено впервые. Благодаря биохимическим исследованиям, проведенным под руководством В.Г. Конарева, в коллекции подсолнечника ВИР выявлены образцы с содержанием белка выше 40%. До настоящего времени образцы с содержанием белка выше 40% не были востребованы селекционерами и исследователями, ввиду того, что высокое содержание белка даже у крупноплодных сортов подсолнечника лузгового и кондитерского направления не должно превышать 22% в ядре. Более высокие значения приводят к появлению нежелательного «горохового» привкуса (послевкусия), что существенно снижает органолептические качества и потребительскую привлекательность семян для пищевого использования (в частности, для потребления в жареном виде и кондитерских изделиях) [Саакян, Бородин (Saakyan, Borodin), 2019]. Этот порог обоснован результатами дегустационных и биохимических исследований: повышенное содержание белка изменяет вкусовой профиль, делая его менее приятным и более «травянистым» или бобовым.

К настоящему времени показано, что высокобелковые формы подсолнечника можно использовать при получении белковых концентратов и изолятов, которые служат сырьем для производства белковых форм продуктов для лечебно-профилактического, спортивного и детского питания (Гапонова и др. (Gaponova et al.), 2021). Также

впервые среди 1019 изученных образцов коллекции ВИР выявлены 48 образцов с содержанием метионина в обезжиренном ядре свыше 1,5% (% к белку) и 76 образцов с содержанием лизина более 3% (% к белку), тогда как минимальное содержание метионина составляет 0,92% к белку, а лизина – 2.00% [Чмелева и др. (Chmeleva et al.), 1981].

Использование белков подсолнечника

Основными побочными продуктами масложировой промышленности являются жмых, получаемый при механическом прессовании семян подсолнечника, и шрот – продукт, получаемый после экстракции масла. Эти продукты являются ценными источниками белка, содержание которого достигает 30-50% (в зависимости от степени обрушивания и обезжиривания) [González-Pérez, 2007; 2015; Zhang et al., 2023].

Главными компонентами фракции запасных белков семян подсолнечника являются солерастворимый 11S глобулин (гелиантинин, 55-80%) и водорастворимые 2S альбумины (10-30%, до 60% у отдельных линий) [Joubert, 1955; Rahma, Rao, 1981; Li et al., 2024]. Некоторые исследователи также выделяют в составе белкового комплекса семян подсолнечника спирторастворимые проламины и щелочерастворимые глютелины [Shabani, 2014]. Гелиантинин и 2S альбумины определяют питательную ценность белков семени, их аминокислотный профиль и функционально-технологические свойства. Благодаря высокому содержанию серосодержащих аминокислот (метионина и цистеина) при относительно низком уровне лизина, жмых и шрот подсолнечника используются преимущественно в составе комбикормов в качестве белкового компонента рациона сельскохозяйственных животных и птицы [Nagalakshmi et al., 2011; Agy et al., 2012; Berwanger et al., 2014; Agawany et al., 2015; de Morais Oliveira et al., 2016, da Silva Oliveira, et al., 2022]. Используемые в пищевой промышленности белковые изоляты и концентраты подсолнечника обогащены белками и обладают выраженными пенообразующими, эмульгирующими и водоудерживающими свойствами, что позволяет применять их при изготовлении: хлебобулочных и кондитерских изделий, безглютенового хлеба, в текстурированных белках для мясных аналогов и сухих снеков и других продуктов питания [de Oliveira Filho et al., 2021; Giarola et al., 2021; Morejón Caraballo et al., 2024; Hadidi et al., 2024]. С помощью различных методов обогащения шрота получают изоляты, сравнимые по содержанию белка с соевыми изолятами с повышенным содержанием белка и улучшенным аминокислотным составом [Banjac et al., 2013; Ivanova et al., 2013; Murru, Calvo, 2020].

Белки семян подсолнечника характеризуются рядом интересных функциональных и физико-химических свойств, таких как хорошая растворимость, высокая эмульгирующая, пенообразующая и желирующая способность [Petraru et al., 2021]. В современной литературе обсуждаются подходы к использованию семян подсолнечника как источников веществ с многогранной биологической активностью, обладающих антиоксидантными, противовоспалительными, антидиабетическими и антигипертензивными свойствами [Niu et al., 2025]. Показаны перспективы использования белков подсолнечника в качестве инкапсулирующих агентов: создания на их основе микрокапсул [Nesterenko et al., 2013; Islam et al., 2023]. Белки муки подсолнечника, обработанные ультразвуком, приобретают уникальные свойства и могут быть использованы для создания наночастиц для доставки в клетки антиоксидантных агентов – полифенолов [Qi et al., 2026].

Продукты гидролиза гелиантинина пищеварительными ферментами также обладают гипертензивными свойствами благодаря способности ингибировать ангиотензин-превращающий фермент [Megias et al., 2009].

Генетический контроль содержания белка у подсолнечника

Информация о генетическом контроле содержания белка в семенах подсолнечника крайне ограничена, однако в литературе неоднократно подчеркивалась роль наследственных факторов в изменчивости этого признака [Дьяков (D'yakov), 1984; Bedov, 1985; González-Pérez, 2007, 2015].

Между содержанием масла и белка в семенах подсолнечника отмечается отрицательная корреляция, однако, повышение масличности осуществляется за счет снижения лузжистости, а не за счет процентной доли белка [Дьяков (D'yakov), 1975]. Сильная отрицательная корреляция между содержанием белка и масла в семенах ($r = –0,72$) недавно была подтверждена при изучении кондитерских сортов селекции ВНИИМК [Поморова и др. (Pomorova et al.), 2020].

У масличных культур отмечалась разная реакция накопления белка в семенах в зависимости от влагообеспеченности: при засухе у арахиса наблюдали увеличение [Musingo et al., 1989], а у сои – снижение содержания белка в семенах (Specht et al., 2001). Установлено, что у подсолнечника содержание белка (в процентах на обезжиренное сухое вещество) в значительной степени определяется генотипом сорта, а зависимость от условий выращивания подтверждена лишь для скороспелых сортов [Dauguet et al., 2016]. В исследовании, проведенном на 72 рекомбинантных инбредных линиях (RILs) – производных скрещивания PAC2×RHA266, выращенных в условиях нормального увлажнения и при дефиците влаги, определены специфические и неспецифические QTLs, связанные с накоплением белка при различной влагообеспеченности

(нормальной и в условиях водного стресса). Идентифицированы SSR-маркеры, сцепленные с признаком содержания белка в семенах [Ebrahimi et al., 2009]. QTLs, влияющие на содержание белка в условиях нормального увлажнения, картированы в группах сцепления 10 и 13, а в условиях частичного увлажнения – на хромосомах 8, 9 и 11 [Haddadi et al., 2010].

Для повышения содержания белка в семени подсолнечника перспективно использование высокобелковой зародышевой плазмы и применение биотехнологических подходов [Žilić et al., 2010]. Источниками повышенного содержания белка и улучшенного аминокислотного состава могут служить дикие виды рода *Helianthus* L. Так, ученые Добруджанского сельскохозяйственного института (Генерал Тошево, Болгария) обнаружили превышение над родительскими формами показателей содержания белка (до 10,6%) и незаменимых аминокислот у 10 линий – производных межвидовых гибридов от скрещиваний линии №2607 культурного подсолнечника с многолетними видами – гексаплоидным (2n=102) *H. resinosus* Small и диплоидным (2n=34) *H. salicifolius* A.Dietr. [Nenova, Drumeva, 2012]. В этой связи важное значение имеет фенотипирование образцов коллекции по биохимическим признакам семян.

Биохимическая характеристика белковой фракции семян подсолнечника

Главными компонентами фракции запасных белков семян подсолнечника являются солерастворимый 11S глобулин (гелиантинин) и водорастворимые 2S альбумины [Li et al., 2024]. Некоторые исследователи также выделяют в составе белкового комплекса семян подсолнечника спирторастворимые проламины и щелочерастворимые глютелины [Shabani, 2014]. По оценкам разных авторов, доля гелиантинина в суммарной фракции белков семени подсолнечника варьирует от 55 до 80% [Joubert, 1955; Boudet, Mosse, 1977, Schwenke et al., 1979; Rahma, Rao, 1981; Поморова и др. (Pomorova et al.), 2019]. Содержание 2S-альбуминов составляет 10–30%, в отдельных линиях этот показатель достигает 60% [Prakash et al., 1986]. Количественное соотношение и состав глобулиновой и альбуминовой фракций определяют питательную ценность и функциональные свойства белка семян подсолнечника [Burnett et al., 2002; Li et al., 2024]. С. Жилич с соавторами [Žilić et al., 2010] показали, что в ядре семени в целых семенах у высокомасличных гибридов доля альбуминовой и глобулиновой фракций в суммарном белке существенно различаются: содержание гелиантинина выше в ядре, чем в целом семени (61,75-67,70% и 57,36-61,51% соответственно, тогда как для 2S альбуминов авторы наблюдали обратную картину.

Гелиантинин – олигомерный белок с молекулярной массой 300–350 кДа (гексамер), состоящий из шести субъединиц и содержащий 12 дисульфидных связей. По структуре и свойствам он сходен с 11S глобулином (легумином) гороха и легуминоподобными белками других двудольных растений (соя, рапс, салат и др.) Каждая субъединица состоит из кислой (α-цепь, 32–44 кДа) и основной (β-цепь, 21–27 кДа) полипептидных цепей, связанных дисульфидной связью. Гелиантинин богат глутаминовой и аспарагиновой кислотами, а также аргинином, но беден серосодержащими аминокислотами: цистеином и метионином. Изоэлектрическая точка гелиантинина находится в интервале pH 4,5–5,5, что определяет минимум его растворимости в нейтральной и слабокислой среде. При сдвиге pH в кислую или щелочную область растворимость возрастает.

2S альбумины подсолнечника низкомолекулярные (10–18 кДа) белки (pI 8,5–9,5), богатые метионином и цистеином (например, SFA8 содержит 15-16 остатков метионина). Они представляют собой мономерные полипептиды с молекулярной массой 10–18 кДа, содержащие 4–5 внутрицепочечных дисульфидных связей. 2S альбумины подсолнечника структурно сходны с 2S альбуминами других двудольных растений (бразильский орех, рапс, горчица и др.), но в отличие от многих гомологов существуют преимущественно в виде единичных цепей без протеолитического расщепления на большую и малую субъединицы [Kortt, Caldwell, 1990; Anisimova et al., 1995; Franke et al., 2016]. Каждая молекула формирует компактный глобулярный домен с преобладанием α-спиралей (до 50–60% вторичной структуры), что обеспечивает высокую стабильность. 2S альбумины богаты серосодержащими аминокислотами: метионином (до 16 моль % метионина в SFA 8) и цистеином (до 15 моль%), а также аргинином и глутаминовой кислотой, но относительно бедны лизином и триптофаном. Изоэлектрическая точка большинства компонентов фракции 2S альбуминов подсолнечника находится в щелочном интервале pH 8,5–9,5, но богатого метионином SFA8 она значительно ниже и составляет 6,0-6,5 [Anisimova et al., 2003]. что определяет их высокую растворимость (>85–95%) в широком диапазоне pH (2–11) и ионной силы. При сдвиге pH растворимость практически не меняется, что отличает их от глобулинов. После удаления фенольных соединений (хлорогеновой и кофейной кислот) 2S альбумины проявляют выраженные функционально-технологические свойства: высокую пенообразующую и эмульгирующую способность, термостабильность [Guéguen et al., 1996; González-Pérez, Vereijken, 2007].

Гетерогенность, полиморфизм и генетический контроль гелиантинина

С помощью методов электрофореза гелиантинина в полиакриламидном геле в присутствии диссоциирующего агента додецилсульфата натрия (SDS-ПААГ) [Laemmli, 1970], высокоразрешающей хроматографии с обращенной фазой (RP-HPLC), а также двумерного электрофореза, сочетающего изоэлектрическое фокусирование с SDS-ПААГ, идентифицированы три гетерогенных, различающиеся по молекулярной массе группы субъединиц: A (M_r ~ 56000), B (M_r ~ 55000) и C (M_r ~ 52000). Электрофоретические спектры полипептидов, полученные при обработке гелиантинина β-меркаптоэтанолом, восстанавливающим в белке дисульфидные связи, включают 3 группы компонентов – два класса кислых, с молекулярными массами M_r ~ 37500–38500 (α) и 31000–31500 (α′), и группу основных полипептидов (β–β′) с M_r ~ 21000–24000 [Анисимова, Гаврилюк (Anisimova, Gavrilyuk), 1989; Kortt, Caldwell, 1990; Raymond et al., 1990]. В результате этих экспериментов определены входящие в состав каждой из субъединиц гелиантинина пары кислых и основных полипептидов.

Полиморфизм гелиантинина детально изучен нами на материале большой выборки линий генетической коллекции, сортов-популяций, отечественных и зарубежных коммерческих гибридов, однолетних и многолетних видов *Helianthus*, а также межвидовых гибридов [Анисимова, Гаврилюк (Anisimova, Gavrilyuk), 1989; Anisimova et al., 1993] В целом, уровень полиморфизма электрофоретических спектров гелиантинина оказался низким, что согласуется и с данными других авторов [Žilić et al., 2010; Shabani, Fazilati, 2014].

У линий генетической коллекции подсолнечника ВИР выявлены пары альтернативных (отличающихся по подвижности) вариантов компонентов электрофоретического спектра гелиантинина и изучено их наследование при скрещиваниях. В результате гибридологического анализа определены кодоминантно наследуемые пары полипептидов, предположительно контролируемые аллельными вариантами генов. Уникальными вариантами полипептидов характеризуются линии генетической коллекции подсолнечника ВИР, связанные происхождением с дикорастущими видами и межвидовыми гибридами. В частности, ветвистые линии – восстановители фертильности пыльцы RHA273 и RHA274 с генетическим материалом, интрогрессированным от дикорастущего подсолнечника [Baute et al., 2015], имеют характерный аллель *Hel*C_c (кодирует компонент 9 в зоне основных полипептидов) [Anisimova et al., 2004; Анисимова (Anisimova), 2015].

Впервые последовательность структурного гена гелиантинина – *HaG*3, кодирующая предшественник из 493 аминокислотных остатков, определена Vonder Haar et al. [1988] (таблица). Авторами был клонирован и секвенирован ряд других генов гелиантинина. Анализ этих данных свидетельствовал о том, что гелиантинин подсолнечника кодируется небольшой мультигенной семьей, представленной, по меньшей мере, двумя дивергентными подсемействами. Каждый ген гелиантинина кодирует предшественник, содержащий последовательности для кислого и основного полипептидов [Vonder Haar et al., 1988]. После посттрансляционного расщепления α- и β-полипептиды остаются связанными дисульфидной связью. Синтез гелиантинина в развивающихся семенах подсолнечника начинается через 7 дней после опыления и продолжается интенсивно до 19-го дня, а затем медленно снижается к 30-му дню [Allen et al., 1987]. Показано, что полипептиды гелиантинина посттрансляционно фосфорилируются, а при прорастании состояние фосфорилирования изменяется [Quiroga et al., 2013].

Гипотеза о наличии дивергентного семейства генов гелиантинина подтверждена и данными классического гибридологического анализа. Согласно результатам анализа расщепления в поколениях F_2 и F_a от скрещиваний линий, различающихся по электрофоретическим вариантам полипептидов (кислых или основных), в геноме подсолнечника присутствуют не менее трех кластеров генов гелиантинина – *Hel*A, *Hel*B и *Hel*C, соответствующих субъединицам A, B и C. Две из этих групп субъединиц (B и C) наследовались сцеплено (с коэффициентом рекомбинации около 21%), а третья показала независимое наследование [Anisimova et al., 2004].

После публикации референсного генома подсолнечника (инбредной линии XRQ) [Badouin et al., 2017] появилась возможность поиска гомологов генов гелиантинина. Наиболее многочисленная группа генов, в том числе последовательность ранее секвенированного гена *HaG-3*, оказалась локализована в шести геномных локусах на хромосоме 10. По одному локусу идентифицировано на хромосомах 7, 9, 11 и 12; две последовательности идентифицированы на хромосоме 4, три – на хромосоме 3. Гены гелиантинина содержат по три экзона и два коротких интрона. Сайт расщепления на кислый и основной полипептиды (NGVEETICS) консервативен у *H. annuu*s и однолетних диких видов *H. debilis* Nutt. и *H. petiolaris* Nutt.

Пока еще нет прямых экспериментальных данных о предшественниках 11S глобулина подсолнечника, кодируемых конкретными членами мультигенной семьи. Однако характер распределения полиморфных вариантов полипептидов у образцов

коллекции подсолнечника дает основания предполагать, что гены, локализованные на хромосоме 10, кодируют субъединицы группы С и В. Так, вариант основного полипептида 9 (кодируется аллелем *HelC$_c$*) характерен для дикорастущего подсолнечника, а также для линий культурного подсолнечника с признаками интрогрессий от диких видов (например, у ветвистых линий RHA273, RHA274). Некоторые авторы рассматривают гелиантинин как ассоциированный с доместикацией признак, подвергавшийся действию позитивного отбора («бутылочное горлышко доместикации») [Blackman et al., 2011; Chapman et al., 2013]. Следует отметить, что на ранних этапах селекции происходило сужение генетического разнообразия популяций подсолнечника, источниками которого служили сорта народной селекции. Однако с открытием цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) и переходом к гибридной селекции в 1970-х годах наблюдается увеличение генетического разнообразия культурного подсолнечника, прежде всего, за счет интрогрессии генов восстановления фертильности пыльцы (*Rf*) и генов ветвления от диких видов в генотипы отцовских линий. Так, оказалось, что около 10% генов, находящихся в группе сцепления 10 линии RHA274, интрогрессированы и ре-интрогрессированы из генома дикого техасского подсолнечника *H. annuus* ssp. *texanus*. Среди генов хромосомы 10, полученных от диких видов – ассоциированный с признаком ветвления ген гистонацетилтрансферазы *HaGNAT* (гомолог AT3G54610), а также аллели гена запасного белка гелиантинина *HelC* [Baute et al., 2015].

По данным Chapman и соавт. уровень изменчивости последовательностей генов гелиантинина и ряда важных для селекции генов низок у культурных форм по сравнению с дикими видами [Chapman et al., 2013]. Генетическая вариация (θ Уоттерсона) по генам гелиантинина, локализованным на хромосомах 4 и 10, в популяции культурного подсолнечника, включавшей три линии и три сорта, была равна нулю, у диких видов этот показатель составил 0,0107 и 0,047, а в ландрасах был ниже – 0,0066 и 0,0025 соответственно.

Как видно из рисунка, последовательности генов гелиантинина, локализованные на хромосоме 10, распределились по трем группам. Минимальными различиями характеризуются гены: LOC110884606, LOC110885662, LOC110885604. Скорее всего, гены являются недавними паралогами (дубликатами одного предкового гена), они почти идентичны в кодирующих частях, а отличия могут быть сосредоточены в UTR или интронах. Во вторую группу объединились LOC110885663 и LOC110881169 (с бутстреп поддержкой 47%): они ближе друг к другу, чем к остальным генам, но связь не такая сильная. Уровень сходства нуклеотидной последовательности LOC110884000 с последовательностями других генов хромосомы составляет 90-93%. Это может быть либо самый древний паралог в кластере, либо ген с наибольшим количеством накопленных мутаций (возможно, частично псевдогенизирован или имеет функциональные отличия).

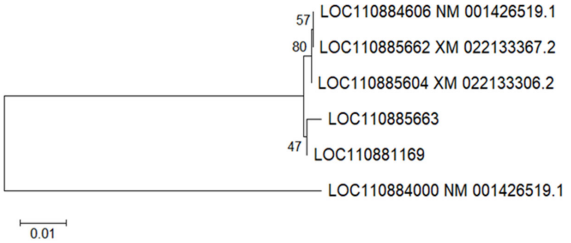

Рисунок. Филогенетическое дерево, построенное методом Neighbor-Joining в программе MEGA 12 на основе шести последовательностей генов гелиантинина, локализованных на хромосоме 10
Figure. A phylogenetic tree constructed using the Neighbor-Joining method in MEGA 12 based on six helianthinin gene sequences located on chromosome 10.

Большинство последовательностей гелиантинина, аннотированных в референсном геноме подсолнечника, получены на основе мРНК, т.е. соответствуют экспрессирующимся генам. Однако выяснение вклада каждой из последовательностей в формирование пула запасных белков семени требует специальных исследований. Пока еще неизвестно, чем обусловлена наблюдаемая в электрофоретических спектрах вариабельность в подвижности полипептидов: изменчивостью нуклеотидных последовательностей (заменами аминокислот, инсерциями-делециями), альтернативным сплайсингом или посттрансляционными модификациями. Материалом для таких исследований могут служить линии генетической коллекции подсолнечника с маркерными вариантами полипептидов гелиантинина.

Гетерогенность, полиморфизм и генетический контроль 2S альбуминов

Как показано с помощью RP-HPLC, с привлечением методов электрофореза и изоэлектрического фокусирования, фракция 2S альбуминов подсолнечника высоко гетерогенна [Kortt, Caldwell, 1990; Anisimova et al., 1995], однако к настоящему времени изменчивость этого белка у культурного подсолнечника и диких видов рода *Helianthus* описана лишь для богатого метионином альбумина SFA8 [Anisimova et al., 2003; Анисимова и др. (Anisimova et al.), 2018]. Белок SFA8 отличается структурно от всех других известных 2S альбуминов семян растений, состоящих из большой и малой

субъединиц. В процессе синтеза предшественник SFA8 не подвергается пост-трансляционному процессингу с образованием большой и малой субъединиц, а существует в виде одной полипептидной цепи, третичная структура которой поддерживаетсяя за счет внутримолекулярных дисульфидных связей [Kortt et al., 1991; Anisimova et al., 1995] В ранних исследованиях было идентифицировано шесть генов, контролирующих синтез компонентов водорастворимой фракции белков семян подсолнечника: *HaG5* [Allen et al., 1985], *HaB1B2* (GenBank AJ275962), *pHAO* (Thoyts et al., 1996), SFA8 (Kortt et al. 1991), *PawS1* и *PawS2* (Mylne et al. 2011). С использованием методов RP-HPLC и масс-спектрометрического анализа показано, что белки альбуминовой фракции семян подсолнечника являются продуктами трех генов*:* *SESA2* и *SESA20* (каждый кодирует по два белка) и *SESA3* (кодирует SFA8) [Franke et al., 2016]. В результате комплексного исследования генов 2S альбуминов на основе анализа биоинформатических геномных данных, транскриптома и протеома в геноме подсолнечника выявлено по меньшей мере 26 генов 2S альбуминов, 15 генов экспрессируются и для 11 идентифицированы белковые продукты, т.е. лишь небольшая часть альбуминовых генов вносит вклад в суммарный белок семени [Jayasena et al., 2016]. Три гена, кодирующие большую часть альбуминовой фракции семени подсолнечника, являются потенциальными кандидатами для будущих манипуляций с помощью генетики и селекции.

Таблица.

Идентифицированные гены запасных белков семян подсолнечника *Helianthus annuus*
Table. Identified genes for *Helianthus annuus* seed storage proteins

Название гена (другие названия)	Хромосома, координаты в геноме NC_035442.2	GenBank ID: (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov [accessed March10, 2026)	Длина последовательности, пн (число экзонов)	Длина и молекулярная масса зрелого белка	Название белка	Источник
Предшественник субъединицы 11S глобулина, Helianthinin - G3 (HAG3; G3-D1)	Chr10 134988026 … 134989871	LOC110884606	2826 (3)	498 аа, 53951 Да	RmlC-подобный белок суперсемейства купинов	Vonder Haar et al., 1988
HaG5 (*SESA1*)	Chr11 31365685 … 31366988	LOC110889962	2299 (2)	299 аа, 32632 Да	Запасной 2S альбумин семян	Allen et al., 1987
SESA2	Chr11 50482147 … 50483691	LOC110890334	1417 (2)	285 аа, 33096 Да	Предшественник запасного 2S альбумина семян	Jayasena et al., 2016
SESA3 (*2SS8, SFA8*)	Chr11 50026916 … 50027837	LOC110892047	627 (2)	141 аа, 12225 Да	Предшественник альбумина 8	Achour et al., 2021
SESA4 (*PawS1-T1, SFTI-1, sfti1*)	Chr3 133526321 … 133526941	LOC110928012	621 (1)	151 аа, 16857 Да	Препроальбумин PawS1-T1, Ингибитор трипсина 1	Mylne et al., 2011; Jayasena et al., 2016
PawS2	Chr3 133535987 … 133536553	LOC110928013	1088 (1)	138 аа, 15247 Да	Предшественник 2S альбумина (PawS2	Elliott et al., 2014

Гены *SESA1* (также известный как *HaG5*), *SESA3* (*SFA8*) и *SESA2* локализованы на хромосоме 11 генома подсолнечника. Ген *PawS2* находится на хромосоме 3. Там же находится и ген препроальбумина *SESA4* (*PawS1-T1*), идентифицированный в работе [Jayasena et al., 2016] (Таблица).

Полиморфизм SFA8

Данные об изменчивости 2S альбуминов подсолнечника немногочисленны. В литературе имеются сведения о варьировании (по данным RP-HPLC) соотношения индивидуальных компонентов альбуминовой фракции среди линий генетической коллекции (Anisimova et al., 1995), о генотип-специфичных различиях функциональных свойств фракций 2S альбуминов (расслоению при флокуляции, устойчивости к коалесценции, пенообразующей способности) [Gueguen et al., 1996].

При анализе аргентинских популяций подсолнечника и выделенных из них линий Serre и соавт. обнаружили полиморфизм SDS-ПААГ-спектров 2S альбуминов по наличию/отсутствию компонентов с M_r 14.5 и 15.5 кДа. С помощью гибридологического анализа установлено, что варианты кодируются аллелями одного гена, локализованного в группе сцепления 11 RFLP-карты подсолнечника [Serre et al., 2001].

У линий генетической коллекции подсолнечника ВИР выявлено два кодоминантно наследуемых аллеля структурного гена богатого метионином белка SFA8. «Дикий» тип белка имеет изоэлектрическую точку (pI) 6,0, pI «вариантного» – 6,5 [Anisimova et al., 2003]. При изоэлектрическом фокусировании (ИЭФ) у линий с «вариантным» SFA8 в спектрах присутствует также и «нормальный» полипептид, а последовательности ДНК представлены двумя вариантами последовательностей, причем у генотипов с «вариантным» SFA8 в спектрах после ИЭФ присутствуют следовые количества белка «дикого типа». В кодирующей последовательности для «вариантного» белка выявлена замена единичного нуклеотида 108C→G, которая приводит к изменению заряда белка и его изоэлектрической точки в результате замены полярной незаряженной аминокислоты серина на положительно заряженный аргинин [Анисимова и др. (Anisimova et al.), 2018].

Белки семян подсолнечника как генетические маркеры

С использованием методов иммунохимического анализа при изучении образцов коллекции подсолнечника ВИР впервые были получены данные о видовой специфичности белков семян и показана возможность их использования как маркеров для изучения филогенетических взаимосвязей между видами и геномного анализа рода *Helianthus* [Анащенко, Гаврилюк (Anashchenko, Gavrilyuk), 1979; Анащенко (Anashchenko), 1979; Анисимова (Anisimova), 1984]. Полученные в этих исследованиях выводы о характере родственных взаимосвязей между видами подсолнечника, природе геномов видов однолетних и многолетних видов подсолнечника в дальнейшем были подтверждены данными электрофоретического анализа белков и изучения полиморфизма амплифицированных фрагментов ДНК [Raymond et al., 1994; Sossey-Alaoui et al., 1998], а затем и результатами анализа секвенированных и аннотированных геномов [Wang et al., 2024].

В последние десятилетия при производстве семян подсолнечника широко используются промышленные гетерозисные гибриды. Для эффективного семеноводства гибридов необходим контроль генетической чистоты родительских линий и гибридности партий семян F_1. Надежными генетическими маркерами для решения подобных задач служат полиморфные белки семян, показавшие свою высокую эффективность у многих культур.

Гетерогенный и полиморфный электрофоретический спектр суммарных белков семян подсолнечника может быть эффективно использован при определении генетической однородности гибридов и их родительских линий. Разрешающая способность методов электрофореза суммарной белковой фракции и шести ферментных систем семян для определения генетической однородности гибридов подсолнечника примерно одинакова [Nikolić et al., 2008; Shabani, Fazilati, 2014]. Для повышения эффективности идентификации гибридов F_1 у растений предлагается сочетание разных маркерных систем (например, белковых и изоферментных или белковых и ПЦР-маркеров у сои) [Мазкират и др. (Mazkirat et al.), 2023].

Показатели эффекта гетерозиса гибридов первого поколения подсолнечника определяются генетической однородностью родительских линий. Однако отбор растений только по морфологическим признакам не всегда гарантирует однородность получаемых линий. Для определения генетической чистоты инбредных линий подсолнечника предложен метод электрофореза в кислом ПААГ в присутствии мочевины [Zheng et al., 2017]. Применение комплексного подхода – сочетания фенотипирования растений по морфологическим признакам и отбора по электрофоретическим спектрам суммарной белковой фракции семян (использовался электрофорез в кислом ПААГ) – позволило значительно повысить уровень генетической чистоты родительских компонентов гибрида [Aksoynov, 2025].

Использование полиморфных электрофоретических спектров суммарных белков семян перспективно для идентификации гетерозисных групп среди

селекционных линий. Анализ девяти морфологических признаков и спектров SDS-PAGE белков семян позволил эффективно сгруппировать 97 инбредных линий подсолнечника и затем выделить в селекционном материале 12 гетерозисных групп, четко различающих материнские и отцовские родительские формы [Ibrar et al., 2023].

С привлечением современных геномных ресурсов возможна разработка молекулярных маркеров, специфичных для генов запасных белков подсолнечника. Так, Kutateladze et al. [2023] использовали праймеры, фланкирующие один из участков кодирующей последовательности гена гелиантинина, для разработки надежного, быстрого и недорогого метода для детекции следовых количеств подсолнечника в составе различных очищенных растительных масел. Предложенный авторами протокол, включающий выделение ДНК с помощью модифицированного CTAB-метода и постановку ПЦР, дает возможность оценивать подлинность растительных масел, используемых в пищевой промышленности и при производстве биодизеля.

Заключение

Подсолнечник – ведущая масличная культура в Российской Федерации, занимающая четвертое место (после сои, кукурузы, рапса) среди масличных культур в мировом производстве растительного масла. Помимо масла, доля которого в семенах некоторых сортов может достигать 60%, подсолнечник является источником ценного растительного белка (до 40% у отдельных генотипов). Получаемые после экстракции масла продукты переработки семян подсолнечника имеют многогранное применение как источники белка в пищевой промышленности и кормопроизводстве, фармакологии и во многих других областях. Главные компоненты белковой фракции – 11S глобулин (гелиантинин) и 2S альбумины – достаточно полно изучены. Под руководством В.Г. Конарева в ВИРе выполнены пионерские исследования гетерогенности и полиморфизма белков семян подсолнечника, разработаны методические подходы к использованию белков семян как генетических маркеров в геномном анализе, паспортизации образцов коллекции, анализе сортовых популяций, в селекции и семеноводстве. В числе актуальных направлений исследований – выяснение генетических механизмов, контролирующих накопление белков в семенах, роли средовых и генотипических факторов, особенно в связи с проблемой гетерозиса. Информация о молекулярных основах гетерогенности и полиморфизма отдельных компонентов белковой фракции семян важна для понимания функционирования генома подсолнечника. На современном этапе решение этих задач возможно с применением методов структурной и функциональной геномики, транскриптомного, протеомного и метаболомного анализов.

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0005 «Растительные ресурсы масличных и прядильных культур ВИР как основа теоретических исследований и их практического использования».

Литература

1. Анащенко А.В. Филогенетические связи в роде *Helianthus* L. *Труды по прикл. бот. ген. и сел*. 1979. 64(2). 146-156.
2. Анащенко А.В., Гаврилюк И.П. Иммунохимический анализ видов рода *Helianthus. Докл ВАСХНИЛ*. 1979. (10). 17-19.
3. Анисимова И.Н. Геномный анализ рода *Helianthus* L. *Генетика*. 1984. 21(12). 1925-1933.
4. Анисимова И.Н., Гаврилюк И.П. Гетерогенность и полиморфизм 11S глобулина семян подсолнечника. *Генетика*. 1989. 25(7). 1248-1255.
5. Анисимова И.Н. Белки семян сложноцветных: гетерогенность, полиморфизм, использование в селекционно-генетических исследованиях (обзор). *Аграрная Россия*. 2015. (11). С. 27-35
6. Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Горюнова С.В. и др. Структурная изменчивость гена богатого метионином альбумина SFA8 подсолнечника. *Труды по прикл. бот, ген. и сел.* 2018. 179(4). 91-103. doi: 10.30901/2227-8834-2018-4-91-103
7. Доморощенкова М.Л., Демьяненко Т.Ф., Крылова И.В. и др. Белковый потенциал семян подсолнечника. Исследования процессов получения пищевых белков из подсолнечного шрота. *Вестник ВНИИЖ*. 2020. (1-2). 24-29. DOI: 10.25812/VNIIG.2020.90.45.002
8. Дьяков А.Б. Особенности средовой ковариации продуктивности подсолнечника с масличностью и белковостью семян. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института масличных культур*. 1984. (86). 29-33
9. Дьяков А.Б. Масличность семянок подсолнечника. В кн. Подсолнечник. Отв. ред. В.С. Пустовойт. М. Колос. 1975. 103-118
10. Егги Э.Э., Александрова Т.Г., Конарев Ал.В. Идентификация видов вики (*Vicia* L.) по составу основных полипептидов 11S глобулина семян на примере *V. narbonensis* complex и *V. pannonica* Crantz. *Биотехнология и селекция растений*. 2025. 8(1). 33-45. DOI: 10.30901/2658-6266-2025-1-o1
11. Гаврилова В.А., Анисимова И.Н. Генетика культурных растений. Подсолнечник. СПб: ВИР, 2003. 186 с.

12. Гапонова Л.В., Гаврилова В.А., Полежаева Т.А. и др. Подсолнечник и использование его в безотходной технологии переработки с целью производства продуктов лечебно-профилактического и детского питания. *Вестник Воронежского государственного университета инженерных технологий*. 2021. 83(4). 181-189.
13. Губарева Н.К., Гаврилюк И.П., Конарев А.В. Идентификация сортов сельскохозяйственных культур по электрофоретическим спектрам запасных белков. *Аграрная Россия*. 2015. (11). 21-27.
14. Конарев А.В. Использование молекулярных маркеров в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции. *Аграрная Россия*. 2006. 6. 4-22.
15. Конарев В.Г. Белки растений как генетические маркеры. М. Колос. 1983. 319 с.
16. Конарев В.Г., Гаврилюк И.П., Губарева Н.К. и др. Под ред. В.Г.Конарева. Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян. 2000с. Санкт-Петербург: ВИР. 2000. 186 С.
17. Конарев В.Г., Сидорова В.В., Конарев А.В. Молекулярно-биологические исследования генофонда культурных растений в ВИРе (1967–2007 гг.). Изд. 2-е доп. СПб.: ВИР, 2007. 134 с.
18. Конарев В.Г., Чмелева З.В., Захарова Н.С. и др. Каталог мировой коллекции ВИР. Образцы подсолнечника с характеристикой содержания белка в ядре, метионина и лизина в белке и масличности семян. Л. ВИР, 1980. Вып. 286. 80 с.
19. Мазкират Ш., Бабисекова Д., Дидоренко С. и др. Использование кодоминантных белковых и ДНК маркеров в идентификации F1 гибридного потомства сои. *Experimental Biology*. 2023. 95(2). 84-94. DOI: 10.26577/eb.2023.v95.i2.08
20. Перчук И.Н., Конарев А.В., Лоскутов И.Г. и др. Белковые маркеры, морфологические и селекционные признаки в идентификации дублетных образцов культурного овса в коллекциях ВИР (Россия) и Нордического генного банка (Nordgen, Швеция). *Труды по прикл. бот. ген. и сел*. 2016. 177(3). 82-93. DOI: 10.30901/2227-8834-2016-3-82-93
21. Поморова Ю.Ю., Бескоровайный Д.В., Пятовский В.В. и др. Аминокислотный состав белка семян кондитерских сортов подсолнечника селекции ВНИИМК. *Масличные культуры*. 2020. (3) (183). 12–17. DOI: 10.25230/2412–608X–2020–4–184–12–17
22. Саакян А.Т., Бородин С.Г. Дегустационный анализ, как инструмент повышения качества продукции кондитерского подсолнечника в процессе селекции и первичного семеноводства. *Научный журнал КубГАУ*. 2019. (8). 1521908025. DOI: 10.21515/1990-4665-152-024
23. Семенова Е.В., Васипов В.В., Анисимова И.Н. Идентификация дублетных образцов гороха (*Pisum sativum* L.) в коллекции ВИР. *Труды по прикл. бот. ген. и сел*. 2022. 183(1). 147-156. DOI: 10.30901/ 2227-8834-2022-1- 147-156
24. Сидорова В.В., Конарев А.В., Керв Ю.А. Спектры зеина как эффективные маркеры хозяйственно ценных признаков кукурузы. *Труды по прикл. бот, ген. и сел*. 2023. 184(2). 160-175. DOI: 10.30901/22278834-2023-2-160-175
25. Чмелева З.В., Захарова Н.С., Анащенко А.В. Характеристика коллекции подсолнечника по содержанию белка, незаменимых аминокислот и масла в ядре. *Труды по прикл. бот., ген. и сел.* 1981. 70(2). 120-128.
26. Achour J, Guinot M, Guillon B et al. Sensitization potency of sunflower seed protein in a mouse model: Identification of 2S-albumins more allergenic than SFA-8. *Mol Nutr Food Res*. 2021. 65(18). e2100369. DOI: 10.1002/mnfr.202100369
27. Agy MSFA, Oliveira RL, Ribeiro CVDM et al. Sunflower cake from biodiesel production fed to crossbred Boer kids. *R Bras Zootec*. 2012. 41. 123-130. DOI: 10.1590/S1516-35982012000100019
28. Aksyonov I. Control of genetic purity of parental lines of sunflower by allelic variants of electrophoretic spectra of seed storage proteins. *Cell Biol*. 2025. 13(2). 37-44. DOI: 10.11648/j.cb.20251302.12
29. Alagawany M, Farag MR, Abd El-Hack ME et al. The practical application of sunflower meal in poultry nutrition. *Adv Anim Vet Sci*. 2015. 3. 634-648. DOI: 10.14737/journal.aavs/2015/3.12.634.648
30. Allen RD, Nessler CL, Thomas TL. Developmental expression of sunflower 11S storage protein genes. *Plant Mol Biol*. 1985. 5. 165-173. DOI: 10.1007/BF00015680
31. Allen RD, Cohen EA, Vonder Haar RA et al Sequence and expression of a gene encoding an albumin storage protein in sunflower. *Mol Gen Genet*. 1987. 210. 211-218. DOI: 10.1007/BF00325686
32. Anisimova IN, Gavriljuk IP, Konarev VG. Identification of sunflower lines and varieties by helianthinin electrophoresis. *Plant Varieties and Seeds*. 1991. (4). 133-141.
33. Anisimova IN, Georgieva-Todorova J, Vassileva R. Variability of the major seed globulin in the genus *Helianthus. Helia*. 1993. 16(18). 49-58.
34. Anisimova IN, Fido RJ, Tatham AS et al. Genotypic variation and polymorphism of 2S albumins of sunflower. *Euphytica*. 1995. 83. 15-23. DOI: 10.1007/BF01677856
35. Anisimova IN, Konarev AV, Gavrilova VA et al. Polymorphism and inheritance of methionine-rich 2S albumins in sunflower. *Euphytica*. 2003. 129. 99-107. DOI: 10.1023/A:1021562712945
36. Anisimova IN, Gavrilova VA, Loskutov AV et al. Polymorphism and inheritance of seed storage protein

in sunflower. *Russ J Genet*. 2004. 40(9). 995-1002. DOI: 10.1023/B:RUGE.0000041378.51180.0b
37. Badouin H, Gouzy J, Grassa C et al. The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution. *Nature.* 2017. 546. 148-152. doi: 10.1038/nature22380
38. Banjac VV, Čolović RR, Vukmirović DM et al. Protein enrichment of sunflower meal by air classification. *Food Feed Res.* 2013. 40(2). 77-83.
39. Baudet J, Mosse J. Fractionation of sunflower seed proteins. *J Am Oil Chem Soc*. 1977. 54, A82-A86. DOI: 10.1007/BF02912378
40. Baute GJ, Kane NC, Grassa CJ et al. Genome scans reveal candidate domestication and improvement genes in cultivated sunflower, as well as post-domestication introgression with wild relatives. *New Phytol*. 2015. 206(2). 830-838. DOI: 10.1111/nph.13255
41. Berwanger E, Nunes RV, Pozza PC et al. Nutritional and energy values of sunflower cake for broilers. *Semina: Ciênc Agrár*. 2014. 35. 3429-3438. DOI: 10.5433/1679-0359.2014v35n6p3429
42. Blackman BK, Scascitelli M, Kane NC et al. Sunflower domestication alleles support single domestication center in eastern North America. *Proc. Natl. Acad Sci. USA*. 2011. 108(34). 14360-14365. DOI: 10.1073/pnas.1104853108
43. Burnett GR, Rigby NM, Mills EN et al. Characterization of the emulsification properties of 2S albumins from sunflower seed. *J Colloid Interface Sci*. 2002. 247(1). 177-185. DOI: 10.1006/jcis.2001.8093
44. Chapman MA, Mandel JR, Burke JM. Sequence validation of candidates for selectively important genes in sunflower. *PLoS ONE*. 2013. 8(8). e71941. DOI: 10.1371/journal.pone.0071941
45. Dalgalarrondo M, Raymond J, Azanza JL. Sunflower seed proteins: characterization and subunit composition of the globulin fraction. *J Exp Botany*. 1984. 35(160). 1618-1628.
46. Dauguet S, Labalette F, Fine F et al. Genetic impact on protein content and hullability of sunflower seeds, and on the quality of sunflower meal. *OCL*. 2016. 23(2). DOI: 10.1051/ocl/2016003
47. da Silva Oliveira V, Barbosa AM, de Andrade EA et al. Sunflower cake from the biodiesel Industry in the diet improves the performance and carcass traits of Nellore young bulls. *Animal*s. 2022. 12. 3243. DOI: 10.3390/ani12233243
48. de Oliveira Filho JG, Egea MB. Sunflower seed byproduct and its fractions for food application: An attempt to improve the sustainability of the oil process. *J Food Sci*. 2021. 86. 1497-1510. DOI: 10.1111/1750-3841.15719
49. de Morais Oliveira VR, de Arruda AMV, Silva LNS et al. Sunflower meal as a nutritional and economically viable substitute for soybean meal in diets for free-range laying hens. *Anim Feed Sci Technol*. 2016. 220. 103-108. DOI: 10.1016/j.anifeedsci.2016.07.015
50. Ebrahimi A, Maury P, Berger M et al. QTL mapping of protein content and seed characteristics under water-stress conditions in sunflower. *Genome*. 2009. 52(5). 419-430. DOI: 10.1139/g09-020.
51. Elliott AG, Delay C, Liu H et al. Evolutionary origins of a bioactive peptide buried within preproalbumin. *Plant Cell*. 2014. 26(3). 981–995. DOI:10.1105/tpc.114.123620
52. Fick GN, Miller JF. Sunflower Breeding. In: A.A.Schneiter (ed.). Sunflower technology and production. Soil Science Society of America. 1997. 395-440.
53. Franke B, Colgrave ML, Mylne JS et al. Mature forms of the major seed storage albumins in sunflower: A mass spectrometric approach. *J Proteom*. 2016. 147. 177-186. DOI: 10.1016/j.jprot.2016.05.004
54. Gavrilova VA, Anisimova NI. Genealogy of the sunflower lines created on the basis of Russian varieties. *Helia*. 2017. 40(67). 133-146. DOI: 10.1515/helia-2017-0025
55. Giarola S, Mittal S, Vielle M et al. Challenges in the harmonisation of global integrated assessment models: A comprehensive methodology to reduce model response heterogeneity. *Sci Total Environ*. 2021. 783. 146861. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.146861
56. González-Pérez S. Sunflower Proteins. In: Sunflower proteins. Sunflower: Chemistry, production, processing, and utilization. E.Martínez-Force, N.T.Dunford, J.Salas
57. González-Pérez S, Vereijken JM. Sunflower proteins: overview of their physicochemical, structural and functional properties. *J Sci Food Agric*. 2007. 87. 2172-2191. DOI: 10.1002/jsfa.2971
58. González-Pérez S. Sunflower Proteins. In: Sunflower proteins. Sunflower: Chemistry, production, processing, and utilization. E.Martínez-Force, N.T.Dunford, J.Salas. AOCS Press. 2015. 331-393. DOI: 10.1016/B978-1-893997-94-3.50018-0
59. Guéguen J, Popineau Y, Anisimova IN et al. Functionality of the 2S albumin seed storage proteins from sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J Agric Food Chem*. 1996. 44. 1184-1189. DOI: 10.1021/jf950683f
60. Haddadi HP, Samadi BY, Langlade N et al. Genetic control of protein, oil and fatty acids content under partial drought stress and late sowing conditions in sunflower (*Helianthus annuus*). *Afr J Biotechnol*. 2010. 9(40). 6768-6782. DOI: 10.5897/AJB10.376
61. Hadidi M, Aghababaei F, McClements DJ. Sunflower meal/cake as a sustainable protein source for global food demand: Towards a zero-hunger world. *Food Hydrocoll.* 2024. 147. 109329. DOI: 10.1016/j.foodhyd.2023.109329

62. Hu J, Seiler G, Kole Ch. Genetics, genomics and breeding of sunflower. New York. USA. 2010. 335 p.
63. Ibrar D, Khan MA, Mahmood T et al. Determination of heterotic groups among sunflower accessions through morphological traits and total seed storage proteins. *Int J Agric Biol*. 2018. 20. 2025-2031. DOI: 10.17957/IJAB/15.0726
64. Islam E, Ali Y, Imran A et al. Vegetable proteins as encapsulating agents: Recent updates and future perspectives. Food Sci Nutr. 2023. 11(4). 1705-1717. DOI: 10.1002/fsn3.3234
65. Ivanova P, Chalova V, Koleva L et al. Amino acid composition and solubility of proteins isolated from sunflower meal produced in Bulgaria. *Int Food Res*. J. 2013. 20(6). 2995-3000.
66. Jayasen AS, Franke B, Rosengren J et al. A tripartite approach identifies the major sunflower seed albumins. *Theor Appl Genet*. 2016. 129(3). 613-629. DOI: 10.1007/s00122-015-2653-3
67. Joubert FJ. Sunflower seed proteins. *Biochim Biophys Acta*. 1955. 16. 520-523. DOI: 10.1016/0006-3002(55)90272-9
68. Konarev VG, Gavrilyuk IP, Gubareva NK et al. Molecular biological aspects of applied botany, genetics and plant breeding. Ed. V.G.Konarev . Series Theoretical basis of breeding. V.1. St.-Petersburg, VIR. 1996b. 228 P.
69. Kortt AA, Caldwell JB. Sunflower 11S globulin, susceptibility to proteolytic cleavage of the subunits of native helianthinin during isolation: HPLC fractionation of the subunits. *Phytochem.* 1990. 29. 1389-1396. DOI: 10.1016/0031-9422(90)80087-W
70. Kortt AA, Caldwell JB. Low molecular weight albumins from sunflower seed: identification of a methionine-rich albumin. *Phytochem*. 1990. 29(9). 2805-2810. DOI: 10.1016/0031-9422(90)87080-E
71. Kortt AA, Caldwell JB, Lilley GG et al. Amino acid and cDNA sequences of a methionine–rich 2S protein from sunflower seed (*Helianthus annuus* L.). *Eur J Biochem.* 1991. 95. 329-334. DOI: 10.1111/j.1432-1033.1991.tb15710.x
72. Kutateladze T, Karchkhadze K, Bitskinashvili K et al. Novel PCR-based technology for the detection of sunflower in edible and used cooking oils. *Foods*. 2024. 13(23). 3760. DOI: 10.3390/foods13233760
73. Laaraj S, Hussain A, Shahid E et al. Nutritional, pharmaceutical, and health benefits of sunflower seeds (*Helianthus annuus* L.): A comprehensive review of food applications. *Food Humanit*. 2025. 6. 100641. DOI: 10.1016/j.foohum.2025.100641
74. Laemmli UK. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature.* 1970. 227(5259). 680-685. DOI: 10.1038/227680a0
75. Li Z, Xiang F, Huang X et a. Properties and characterization of sunflower seeds from different varieties of edible and oil sunflower seeds. *Foods.* 2024. 13. 1188. DOI: 10.3390/ foods13081188
76. Megías C, Pedroche J, Yust MDM et al. Stability of sunflower protein hydrolysates in simulated gastric and intestinal fluids and Caco-2 cell extracts. *LWT - Food Sci Technol.* 2009. 42(9). 1496-1500. doi: 10.1016/j.lwt.2009.04.008
77. Meng W, Zeng L, Yang X et al. Transcriptome analysis reveals key genes involved in fatty acid and triacylglycerol accumulation in developing sunflower seeds. *Genes*. 2025. 16(4). 393. DOI: 10.3390/genes16040393
78. Morejón Caraballo S, Fischer SV, Masztalerz K et al. Low moisture texturised protein from sunflower press cake. *Int J Food Sci Technol*. 2024. 59. 8236-8247. DOI: 10.1111/ijfs.17513
79. Musingo MN, Basha SM, Sanders TH et al. Effect of drought and temperature stress on peanut (*Arachis hypogaea* L.) seed composition. *J Plant Physiol.* 1989. 134(6). 170-175. DOI: 10.1016/S0176-1617(89)80032-X
80. Murru M, Calvo CL. Sunflower protein enrichment. Methods and potential applications. *OCL*. 2020. 27. 17. DOI: 10.1051/ocl/2020007
81. Mylne JS, Colgrave ML, Daly NL et al. Albumins and their processing machinery are hijacked for cyclic peptides in sunflower. *Nat Chem Biol.* 2011. 7. 257-259. DOI: 10.1038/nchembio.542
82. Nagalakshmi D, Dhanalakshmi K, Himabindu D. Replacement of groundnut cake with sunflower and karanj seed cakes on performance, nutrient utilisation, immune response and carcass characteristics in Nellore lambs. *Small Rum Res.* 2011. 97. 12-20. DOI: 10.1016/j.smallrumres.2011.03.001
83. Nenova N, Drumeva M. Investigation on protein content and amino acid composition in the kernels of some sunflower lines. *Helia*. 2012. 35(56). 41-46. DOI: 10.2298/HEL1256041N
84. Nesterenko A, Alric I, Violleau F et al. A new way of valorizing biomaterials: the use of sunflower protein for 1 a-tocopherol microencapsulation. *Food Res Int.* 2013. 53(1). 115-124. DOI: 10.1016/j.foodres.2013.04.020
85. Nikolić Z, Vujaković M, Jevtić A. Genetic purity of sunflower hybrids determined on the basis of isozymes and seed storage proteins. *Helia.* 2008. 31(48). 47-54. DOI: 10.2298/HEL0848047N
86. Niu R, Gao S, He J et al. From oil crops to nutraceutical powerhouse: multifaceted bioactives and disease-modulating mechanisms of sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds and sprouts. *Food Nutrition*. 2025. 1(1). 100016. DOI: 10.1016/j.fnutr.2025.100016
87. Petraru A, Ursachi F, Amariei S. Nutritional characteristics assessment of sunflower seeds, oil and cake. Perspective of using sunflower oilcakes as a

functional ingredient. *Plants*. 2021. 10(11). 2487. DOI: 10.3390/plants10112487
88. Prakash V, Rao MS. Physicochemical properties of oilseed proteins/ *CRC Crit Rev Biochem*. 1986. 20(3). 265-363. DOI: 10.3109/10409238609083736
89. Qi Z, Jin J, Chen H et al. Ultrasound-assisted phosphorylation-modified sunflower meal protein: characterization and evaluation as a polyphenol delivery system. *J Food Eng*. 2026. 407. 112832. DOI: 10.1016/j.jfoodeng.2025.112832
90. Quiroga I, Regente M, Pagnussat L et al. Phosphorylated 11S globulins in sunflower seeds. *Seed Sci Res*. 2013. 23(3). 199-204. DOI: 10.1017/S0960258513000160
91. Rahma EH, Rao MSN. Isolation and characterization of the major protein fraction of sunflower seeds. *J Agric Food Chem*. 1981. 29(3). 518-521. DOI: 10.1021/jf00105a021
92. Raymond J, Mimouni B, Azanza JL. Variability in the 11S globulin fraction of seed storage proteins of *Helianthus* (Asteraceae). *Pl Syst.Evol*. 1994. 193. 69-79. DOI: 10.1007/BF00983541
93. Raymond J, Inquello V, Azanza JL. The seed proteins of sunflower: comparative studies of cultivars. *Phytochem*. 1991. 30(9). 2849-2856. DOI: 10.1016/S0031-9422(00)98211-6
94. Schwenke KD, Pahtz W, Linow KJ et al. On seed proteins. Part II. Purification, chemical composition and some properties of the 11S globulin (helianthinin) in sunflower seed. *Nahrung*. 1979. 23(3). 241-254.
95. Serre M, Feingold S, Salaberry T et al. The genetic map position of the locus encoding the 2S albumin seed storage proteins in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica*. 2001. 121(3). 273-278.
96. Shabani A, Fazilati M. Comparison of Sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids by using isozymes and seed storage protein. *Biotechnol*. 2014. 13. 112-115. DOI: 10.3923/biotech.2014.112.115
97. Skoric D, Seiler GJ, Liu Zh et al. Sunflower genetics and breeding: international monography. Novi Sad: Serbian Academy of Sciences and Arts, Branch (Novi Sad: Graphics), 2012. 520 p.
98. Smith BD. The domestication of *Helianthus annuus* L. (sunflower). *Veg Hist Archaeobot*. 2014. 23. 57-74. DOI: 10.1007/s00334-013-0393-3
99. Sossey-Alaoui K, Serieys H, Tersac M et al. Evidence for several genomes in *Helianthus. Theor Appl Genet*. 1998. 97. 422-430.
100. Specht JE, Chase K, Macrander M et al. Soybean response to water: a QTL analysis of drought tolerance. *Crop Sci*. 2001. 41. 493-509. DOI: 10.2135/cropsci2001.412493x
101. Thoyts PJE, Napier JA, Millichip M et al. Characterization of a sunflower seed albumin which associates with oil bodies. *Plant Sci*. 1996. 118. 119-125.
102. Vonder Haar RA, Allen RD, Cohen EA et al. Organization of the sunflower 11S storage protein gene family. *Gene*. 1988. 74(2). 433-443. DOI: 10.1016/0378-1119(88)90176-x
103. Wales N, Akman M, Watson RHB et al. Ancient DNA reveals the timing and persistence of organellar genetic bottlenecks over 3,000 years of sunflower domestication and improvement. *Evol Appl.* 2019. 12. 38-53. DOI: 10.1111/eva.12594
104. Wang S, Wang A, Chen R et al. Haplotype-resolved chromosome-level genome of hexaploid Jerusalem artichoke provides insights into its origin, evolution, and inulin metabolism. *Plant Commun*. 2024. 5(3). 100767. DOI: 10.1016/j.xplc.2023.100767
105. Zhang M, Wang Q, Cai S et al. Composition, functional properties, health benefits and applications of oilseed proteins: A systematic review. *Food Res Int*. 2023. 171. 113061. DOI: 10.1016/j.foodres.2023.113061
106. Zheng J, Wen D, Zhao H et al. Acetic acid urea-polyacrylamide gel electrophoresis: a rapid method for testing the genetic purity of sunflower seeds. *QASCF*. 2017. 9(1). 41-46. DOI: 10.3920/QAS2015.0593

References

1. Achour J, Guinot M, Guillon B et al. Sensitization potency of sunflower seed protein in a mouse model: Identification of 2S-albumins more allergenic than SFA-8. *Mol Nutr Food Res*. 2021. 65(18). e2100369. DOI: 10.1002/mnfr.202100369
2. Agy MSFA, Oliveira RL, Ribeiro CVDM et al. Sunflower cake from biodiesel production fed to crossbred Boer kids. *R Bras Zootec*. 2012. 41. 123-130. DOI: 10.1590/S1516-35982012000100019
3. Aksyonov I. Control of genetic purity of parental lines of sunflower by allelic variants of electrophoretic spectra of seed storage proteins. *Cell Biol*. 2025. 13(2). 37-44. DOI: 10.11648/j.cb.20251302.12
4. Alagawany M, Farag MR, Abd El-Hack ME et al. The practical application of sunflower meal in poultry nutrition. *Adv Anim Vet Sci*. 2015. 3. 634-648. DOI: 10.14737/journal.aavs/2015/3.12.634.648
5. Allen RD, Nessler CL, Thomas TL. Developmental expression of sunflower 11S storage protein genes. *Plant Mol Biol*. 1985. 5. 165-173. DOI: DOI: 10.1007/BF00015680
6. Allen RD, Cohen EA, Vonder Haar RA et al Sequence and expression of a gene encoding an albumin storage protein in sunflower. *Mol Gen Genet*. 1987. 210. 211-218. DOI: 10.1007/BF00325686
7. Anashchenko AV. Phylogenetic relations in the genus *Helianthus* L. *Bull Appl Bot Genet Plant Breed*. 1979. 64. 146-156. [In Russian]
8. Anashchenko AV, Gavrilyuk IP. Immunochemical analysis of species of genus *Helianthus* L. *Dokladi VASKHNIL*. 1979. (70). 17-19. [In Russian]

9. Anisimova IN. Asteraceae seed proteins: heterogeneity, polymorphism, utilization in breeding and genetic studies (review). *Agrarnaya Rossiya = Agrarian Russia*. 2015. (11). 27-35. [In Russian]
10. Anisimova IN. Genome analysis in genus *Helianthus* L. *Genetika*. 1984. 20(21). 1925-1933. [In Russian]
11. Anisimova IN, Alpatieva NV, Goryunova SV et al. Structural variability of sunflower gene for methionine-rich albumin SFA8. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 2018. 179(4). 91-103. [In Russian]
12. Anisimova IN, Gavrilyuk IP. Heterogeneity and polymorphism of 11S globulin in sunflower seeds. *Genetika*. 1989. 25(7). 1215-1233). [In Russian]
13. Anisimova IN, Gavriljuk IP, Konarev VG. Identification of sunflower lines and varieties by helianthinin electrophoresis. *Plant Varieties and Seeds*. 1991. (4). 133-141.
14. Anisimova IN, Georgieva-Todorova J, Vassileva R. Variability of the major seed globulin in the genus *Helianthus. Helia*. 1993. 16(18). 49-58.
15. Anisimova IN, Fido RJ, Tatham AS et al. Genotypic variation and polymorphism of 2S albumins of sunflower. *Euphytica*. 1995. 83. 15-23. DOI: 10.1007/BF01677856
16. Anisimova IN, Konarev AV, Gavrilova VA et al. Polymorphism and inheritance of methionine-rich 2S albumins in sunflower. *Euphytica*. 2003. 129. 99-107. DOI: 10.1023/A:1021562712945
17. Anisimova IN, Gavrilova VA, Loskutov AV et al. Polymorphism and inheritance of seed storage protein in sunflower. *Russ J Genet*. 2004. 40(9). 995-1002. DOI: 10.1023/B:RUGE.0000041378.51180.0b
18. Badouin H, Gouzy J, Grassa C et al. The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution. *Nature.* 2017. 546. 148-152. doi: 10.1038/nature22380
19. Banjac VV, Čolović RR, Vukmirović DM et al. Protein enrichment of sunflower meal by air classification. *Food Feed Res.* 2013. 40(2). 77-83.
20. Baudet J, Mosse J. Fractionation of sunflower seed proteins. *J Am Oil Chem Soc*. 1977. 54, A82-A86. DOI: 10.1007/BF02912378
21. Baute GJ, Kane NC, Grassa CJ et al. Genome scans reveal candidate domestication and improvement genes in cultivated sunflower, as well as post-domestication introgression with wild relatives. *New Phytol*. 2015. 206(2). 830-838. DOI: 10.1111/nph.13255
22. Berwanger E, Nunes RV, Pozza PC et al. Nutritional and energy values of sunflower cake for broilers. *Semina: Ciênc Agrár*. 2014. 35. 3429-3438. DOI: 10.5433/1679-0359.2014v35n6p3429
23. Blackman BK, Scascitelli M, Kane NC et al. Sunflower domestication alleles support single domestication center in eastern North America. *Proc. Natl. Acad Sci. USA*. 2011. 108(34). 14360-14365. DOI: 10.1073/pnas.1104853108
24. Burnett GR, Rigby NM, Mills EN et al. Characterization of the emulsification properties of 2S albumins from sunflower seed. *J Colloid Interface Sci*. 2002. 247(1). 177-185. DOI: 10.1006/jcis.2001.8093
25. Chapman MA, Mandel JR, Burke JM. Sequence validation of candidates for selectively important genes in sunflower. *PLoS ONE*. 2013. 8(8). e71941. DOI: 10.1371/journal.pone.0071941
26. Chmeleva ZV, Zaharova NS, Anashchenko AV. Characteristics of the sunflower collection by protein, essential amino acid and oil content in the nucleus. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 1981. 70(2). 120-128. [In Russian]
27. D'yakov AB. Oil content of sunflower seeds. Sunflower. Ed. V.S. Pustovoit. M. Kolos. 1975. 103-118. [In Russian]
28. D'yakov AB. Features of the environmental covariance of sunflower productivity with oil content and protein content of seeds. *Scientific and Technical Bulletin of the All-Union Scientific Research Institute of Oilseeds*. 1984. (86). 29-33. [In Russian]
29. Dalgalarrondo M, Raymond J, Azanza JL. Sunflower seed proteins: characterization and subunit composition of the globulin fraction. *J Exp Botany*. 1984. 35(160). 1618-1628.
30. Dauguet S, Labalette F, Fine F et al. Genetic impact on protein content and hullability of sunflower seeds, and on the quality of sunflower meal. *OCL*. 2016. 23(2). DOI: 10.1051/ocl/2016003
31. da Silva Oliveira V, Barbosa AM, de Andrade EA et al. Sunflower cake from the biodiesel Industry in the diet improves the performance and carcass traits of Nellore young bulls. *Animal*s. 2022. 12. 3243. DOI: 10.3390/ani12233243
32. de Oliveira Filho JG, Egea MB. Sunflower seed byproduct and its fractions for food application: An attempt to improve the sustainability of the oil process. *J Food Sci*. 2021. 86. 1497-1510. DOI: 10.1111/1750-3841.15719
33. de Morais Oliveira VR, de Arruda AMV, Silva LNS et al. Sunflower meal as a nutritional and economically viable substitute for soybean meal in diets for free-range laying hens. *Anim Feed Sci Technol*. 2016. 220. 103-108. DOI: 10.1016/j.anifeedsci.2016.07.015
34. Domoroshchenkova ML, Demyanenko TF, Krylova IV et al. The protein potential of sunflower seeds. Studies of the processes of obtaining food proteins from sunflower meal. *Bulletin of VNIIZH*. 2020. (1-2). 24-29. DOI: 10.25812/VNIIG.2020.90.45.002 [In Russian]
35. Ebrahimi A, Maury P, Berger M et al. QTL mapping of protein content and seed characteristics under water-stress conditions in sunflower. *Genome*. 2009. 52(5). 419-430. DOI: 10.1139/g09-020.

36. Eggi EE, Aleksandrova TG, Konarev AlV. Identification of vetch species of the genus *Vicia* L. by the composition of the 11S globulin basic polypeptides of seeds using the example of the V. narbonensis complex and *V. pannonica* Crantz). *Plant Biotechnology and Breeding*. 2025. 8(1). 33-45. DOI: 10.30901/2658-6266-2025-1-o1. [In Russian]
37. Elliott AG, Delay C, Liu H et al. Evolutionary origins of a bioactive peptide buried within preproalbumin. *Plant Cell*. 2014. 26(3). 981–995. DOI:10.1105/tpc.114.123620
38. Fick GN, Miller JF. Sunflower Breeding. In: A.A.Schneiter (ed.). Sunflower technology and production. Soil Science Society of America. 1997. 395-440.
39. Franke B, Colgrave ML, Mylne JS et al. Mature forms of the major seed storage albumins in sunflower: A mass spectrometric approach. *J Proteom*. 2016. 147. 177-186. DOI: 10.1016/j.jprot.2016.05.004
40. Gaponova LV, Gavrilova VA, Polezhaeva TA et al. Sunflower and its use in waste-free processing technology for the production of therapeutic preventive and baby nutrition. *Vestnik VGUIT*. 2021. 83(4). 181-189. DOI: 10.20914/2310-1202-2021-4-181-189). [In Russian]
41. Gavrilova VA, Anisimova NI. Genealogy of the sunflower lines created on the basis of Russian varieties. *Helia*. 2017. 40(67). 133-146. DOI: 10.1515/helia-2017-0025
42. Gavrilova VA, Anisimova IN. Genetics of cultivated plants. Sunflower. St. Petersburg: VIR, 2003. 186 p. [In Russian]
43. Giarola S, Mittal S, Vielle M et al. Challenges in the harmonisation of global integrated assessment models: A comprehensive methodology to reduce model response heterogeneity. *Sci Total Environ*. 2021. 783. 146861. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.146861
44. González-Pérez S. Sunflower Proteins. In: Sunflower proteins. Sunflower: Chemistry, production, processing, and utilization. E.Martínez-Force, N.T.Dunford, J.Salas
45. González-Pérez S, Vereijken JM. Sunflower proteins: overview of their physicochemical, structural and functional properties. *J Sci Food Agric*. 2007. 87. 2172-2191. DOI: 10.1002/jsfa.2971
46. González-Pérez S. Sunflower Proteins. In: Sunflower proteins. Sunflower: Chemistry, production, processing, and utilization. E.Martínez-Force, N.T.Dunford, J.Salas. AOCS Press. 2015. 331-393. DOI: 10.1016/B978-1-893997-94-3.50018-0
47. Gubareva NK, Gavrilyuk IP, Konarev AV. Identification of crop varieties by the electrophoretic spectra of reserve proteins. *Agrarnaya Rossiya = Agrarian Russia*. 2015. (11). 21-27. [In Russian]
48. Guéguen J, Popineau Y, Anisimova IN et al. Functionality of the 2S albumin seed storage proteins from sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J Agric Food Chem*. 1996. 44. 1184-1189. DOI: 10.1021/jf950683f
49. Haddadi HP, Samadi BY, Langlade N et al. Genetic control of protein, oil and fatty acids content under partial drought stress and late sowing conditions in sunflower (*Helianthus annuus*). *Afr J Biotechnol*. 2010. 9(40). 6768-6782. DOI: 10.5897/AJB10.376
50. Hadidi M, Aghababaei F, McClements DJ. Sunflower meal/cake as a sustainable protein source for global food demand: Towards a zero-hunger world. *Food Hydrocoll*. 2024. 147. 109329. DOI: 10.1016/j.foodhyd.2023.109329
51. Hu J, Seiler G, Kole Ch. Genetics, genomics and breeding of sunflower. New York. USA. 2010. 335 p.
52. Ibrar D, Khan MA, Mahmood T et al. Determination of heterotic groups among sunflower accessions through morphological traits and total seed storage proteins. *Int J Agric Biol*. 2018. 20. 2025-2031. DOI: 10.17957/IJAB/15.0726
53. Islam E, Ali Y, Imran A et al. Vegetable proteins as encapsulating agents: Recent updates and future perspectives. *Food Sci Nutr*. 2023. 11(4). 1705-1717. DOI: 10.1002/fsn3.3234
54. Ivanova P, Chalova V, Koleva L et al. Amino acid composition and solubility of proteins isolated from sunflower meal produced in Bulgaria. *Int Food Res*. J. 2013. 20(6). 2995-3000.
55. Jayasen AS, Franke B, Rosengren J et al. A tripartite approach identifies the major sunflower seed albumins. *Theor Appl Genet*. 2016. 129(3). 613-629. DOI: 10.1007/s00122-015-2653-3
56. Joubert FJ. Sunflower seed proteins. *Biochim Biophys Acta*. 1955. 16. 520-523. DOI: 10.1016/0006-3002(55)90272-9
57. Konarev A.V. Use of molecular markers in solving problems of plant genetic resources and breeding *Agrarnaya Rossiya = Agrarian Russia*. 2006. (6). 4-22. [In Russian]
58. Konarev VG. Seed proteins as genetic markers. 1983. M.: Kolos. 319 p. [In Russian]
59. Konarev VG, Chmeleva ZV, Zakharova NS et al. Catalog of the VIR world collection. Sunflower samples with characteristics of protein content in the core, methionine and lysine in protein and oil content of seeds. L. VIR, 1980. Issue 286. 80 p. [In Russian]
60. Konarev VG, Gavrilyuk IP, Gubareva NK et al. Molecular biological aspects of applied botany, genetics and plant breeding. Ed. V.G.Konarev. Series Theoretical basis of breeding. V.1. St.-Petersburg, VIR. 1996b. 228 p. [In Russian]
61. Konarev VG, Gavriljuk IP, Gubareva NK et al. Identification of varieties and registration of the gene pool of cultivated plants based on seed proteins. Konarev V.G. (Ed.). St. Petersburg: VIR; 2000. 186 p. [In Russian]

62. Konarev V.G., Sidorova V.V., Konarev A.V. Molecular biological studies of the gene pool of cultivated plants in VIR (1967-2007). 2nd ed. St. Petersburg: VIR, 2007. 134 p.
63. Kortt AA, Caldwell JB. Sunflower 11S globulin, susceptibility to proteolytic cleavage of the subunits of native helianthinin during isolation: HPLC fractionation of the subunits. *Phytochem.* 1990. 29. 1389-1396. DOI: 10.1016/0031-9422(90)80087-W
64. Kortt AA, Caldwell JB. Low molecular weight albumins from sunflower seed: identification of a methionine-rich albumin. *Phytochem*. 1990. 29(9). 2805-2810. DOI: 10.1016/0031-9422(90)87080-E
65. Kortt AA, Caldwell JB, Lilley GG et al. Amino acid and cDNA sequences of a methionine–rich 2S protein from sunflower seed (*Helianthus annuus* L.). *Eur J Biochem.* 1991. 95. 329-334. DOI: 10.1111/j.1432-1033.1991.tb15710.x
66. Kutateladze T, Karchkhadze K, Bitskinashvili K et al. Novel PCR-based technology for the detection of sunflower in edible and used cooking oils. *Foods*. 2024. 13(23). 3760. DOI: 10.3390/foods13233760
67. Laaraj S, Hussain A, Shahid E et al. Nutritional, pharmaceutical, and health benefits of sunflower seeds (*Helianthus annuus* L.): A comprehensive review of food applications. *Food Humanit*. 2025. 6. 100641. DOI: 10.1016/j.foohum.2025.100641
68. Laemmli UK. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature.* 1970. 227(5259). 680-685. DOI: 10.1038/227680a0
69. Li Z, Xiang F, Huang X et a. Properties and characterization of sunflower seeds from different varieties of edible and oil sunflower seeds. *Foods.* 2024. 13. 1188. DOI: 10.3390/ foods13081188
70. Mazkirat SH, Babisekova D, Didorenko S et al. Use of codominant protein and DNA markers in identification of F1 hybrid progenies in soybean. *Experimental Biology*. 2023. 95(2). 84-94. DOI: 10.26577/eb.2023.v95.i2.08 [In Russian]
71. Megías C, Pedroche J, Yust MDM et al. Stability of sunflower protein hydrolysates in simulated gastric and intestinal fluids and Caco-2 cell extracts. *LWT - Food Sci Technol.* 2009. 42(9). 1496-1500. doi: 10.1016/j.lwt.2009.04.008
72. Meng W, Zeng L, Yang X et al. Transcriptome analysis reveals key genes involved in fatty acid and triacylglycerol accumulation in developing sunflower seeds. *Genes*. 2025. 16(4). 393. DOI: 10.3390/genes16040393
73. Morejón Caraballo S, Fischer SV, Masztalerz K et al. Low moisture texturised protein from sunflower press cake. *Int J Food Sci Technol*. 2024. 59. 8236-8247. DOI: 10.1111/ijfs.17513
74. Musingo MN, Basha SM, Sanders TH et al. Effect of drought and temperature stress on peanut (*Arachis hypogaea* L.) seed composition. *J Plant Physiol.* 1989. 134(6). 170-175. DOI: 10.1016/S0176-1617(89)80032-X
75. Murru M, Calvo CL. Sunflower protein enrichment. Methods and potential applications. *OCL*. 2020. 27. 17. DOI: 10.1051/ocl/2020007
76. Mylne JS, Colgrave ML, Daly NL et al. Albumins and their processing machinery are hijacked for cyclic peptides in sunflower. *Nat Chem Biol.* 2011. 7. 257-259. DOI: 10.1038/nchembio.542
77. Nagalakshmi D, Dhanalakshmi K, Himabindu D. Replacement of groundnut cake with sunflower and karanj seed cakes on performance, nutrient utilisation, immune response and carcass characteristics in Nellore lambs. *Small Rum Res.* 2011. 97. 12-20. DOI: 10.1016/j.smallrumres.2011.03.001
78. Nenova N, Drumeva M. Investigation on protein content and amino acid composition in the kernels of some sunflower lines. *Helia*. 2012. 35(56). 41-46. DOI: 10.2298/HEL1256041N
79. Nesterenko A, Alric I, Violleau F et al. A new way of valorizing biomaterials: the use of sunflower protein for 1 a-tocopherol microencapsulation. *Food Res Int.* 2013. 53(1). 115-124. DOI: 10.1016/j.foodres.2013.04.020
80. Nikolić Z, Vujaković M, Jevtić A. Genetic purity of sunflower hybrids determined on the basis of isozymes and seed storage proteins. *Helia.* 2008. 31(48). 47-54. DOI: 10.2298/HEL0848047N
81. Niu R, Gao S, He J et al. From oil crops to nutraceutical powerhouse: multifaceted bioactives and disease-modulating mechanisms of sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds and sprouts. *Food Nutrition*. 2025. 1(1). 100016. DOI: 10.1016/j.fnutr.2025.100016
82. Perchuk IN, Konarev AV, Loskutov IG et al. Protein markers, morphological and breeding-oriented characters in duplicate accession identification in the VIR (Russia) and Nordgen (Sweden) cultivated oat collections. *Proc App. Bot. Genet. Breed*. 2016. 177(3). 82-93. DOI: 10.30901/2227-8834-2016-3-82-93 [In Russian]
83. Petraru A, Ursachi F, Amariei S. Nutritional characteristics assessment of sunflower seeds, oil and cake. Perspective of using sunflower oilcakes as a functional ingredient. *Plants*. 2021. 10(11). 2487. DOI: 10.3390/plants10112487
84. Pomorova YuYu, Beskorovajnyj DV, Pyatovskij VV et al. Amino-acid composition of seeds of confectionery sunflower varieties bred at the V.S. Pustovoit AllRussian Research Institute of Oil Crops *Oil Crops*. 2020. 3(183). 12-17. DOI: 10.25230/2412–608X–2020–4–184–12–17). [In Russian]

85. Prakash V, Rao MS. Physicochemical properties of oilseed proteins/ *CRC Crit Rev Biochem*. 1986. 20(3). 265-363. DOI: 10.3109/10409238609083736
86. Qi Z, Jin J, Chen H et al. Ultrasound-assisted phosphorylation-modified sunflower meal protein: characterization and evaluation as a polyphenol delivery system. *J Food Eng*. 2026. 407. 112832. DOI: 10.1016/j.jfoodeng.2025.112832
87. Quiroga I, Regente M, Pagnussat L et al. Phosphorylated 11S globulins in sunflower seeds. *Seed Sci Res*. 2013. 23(3). 199-204. DOI: 10.1017/S0960258513000160
88. Rahma EH, Rao MSN. Isolation and characterization of the major protein fraction of sunflower seeds. *J Agric Food Chem*. 1981. 29(3). 518-521. DOI: 10.1021/jf00105a021
89. Raymond J, Mimouni B, Azanza JL. Variability in the 11S globulin fraction of seed storage proteins of *Helianthus* (Asteraceae). *Pl Syst.Evol*. 1994. 193. 69-79. DOI: 10.1007/BF00983541
90. Raymond J, Inquello V, Azanza JL. The seed proteins of sunflower: comparative studies of cultivars. *Phytochem*. 1991. 30(9). 2849-2856. DOI: 10.1016/S0031-9422(00)98211-6
91. Saakyan AT, Borodin SG. Organoleptic analysis as an instrument of confectionary sunflower product quality increase in process of selection and initial seed growing. Krasnodar: KubGAU, 2019. №152(152) 297-305. Rezhim dostupa: htsm.kubsau.ru/2019/08/25.pdf. [In Russian]
92. Schwenke KD, Pahtz W, Linow KJ et al. On seed proteins. Part II. Purification, chemical composition and some properties of the 11S globulin (helianthinin) in sunflower seed. *Nahrung*. 1979. 23(3). 241-254.
93. Semenova EV, Vasipov VV, Anisimova IN. Identification of duplicate accessions in the pea (*Pisum sativum* L.) collection at VIR. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 2022. 183(1). 147-156. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-147-156 [n Russian]
94. Serre M, Feingold S, Salaberry T et al. The genetic map position of the locus encoding the 2S albumin seed storage proteins in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica*. 2001. 121(3). 273-278.
95. Shabani A, Fazilati M. Comparison of Sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids by using isozymes and seed storage protein. *Biotechnol*. 2014. 13. 112-115. DOI: 10.3923/biotech.2014.112.115
96. Sidorova VV, Konarev AV, Kerv YuA. Zein patterns as effective markers of valuable agronomic traits in maize. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 2023. 184(2). 160-175. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-160-175). [In Russian]
97. Skoric D, Seiler GJ, Liu Zh et al. Sunflower genetics and breeding: international monography. Novi Sad: Serbian Academy of Sciences and Arts, Branch (Novi Sad: Graphics), 2012. 520 p.
98. Smith BD. The domestication of *Helianthus annuus* L. (sunflower). *Veg Hist Archaeobot*. 2014. 23. 57-74. DOI: 10.1007/s00334-013-0393-3
99. Sossey–Alaoi K, Serieys H, Tersac M et al. Evidence for several genomes in *Helianthus. Theor Appl Genet*. 1998. 97. 422-430.
100. Specht JE, Chase K, Macrander M et al. Soybean response to water: a QTL analysis of drought tolerance. *Crop Sci*. 2001. 41. 493-509. DOI: 10.2135/cropsci2001.412493x
101. Thoyts PJE, Napier JA, Millichip M et al. Characterization of a sunflower seed albumin which associates with oil bodies. *Plant Sci*. 1996. 118. 119-125.
102. Vonder Haar RA, Allen RD, Cohen EA et al. Organization of the sunflower 11S storage protein gene family. *Gene*. 1988. 74(2). 433-443. DOI: 10.1016/0378-1119(88)90176-x
103. Wales N, Akman M, Watson RHB et al. Ancient DNA reveals the timing and persistence of organellar genetic bottlenecks over 3,000 years of sunflower domestication and improvement. *Evol Appl.* 2019. 12. 38-53. DOI: 10.1111/eva.12594
104. Wang S, Wang A, Chen R et al. Haplotype-resolved chromosome-level genome of hexaploid Jerusalem artichoke provides insights into its origin, evolution, and inulin metabolism. *Plant Commun*. 2024. 5(3). 100767. DOI: 10.1016/j.xplc.2023.100767
105. Zhang M, Wang Q, Cai S et al. Composition, functional properties, health benefits and applications of oilseed proteins: A systematic review. *Food Res Int*. 2023. 171. 113061. DOI: 10.1016/j.foodres.2023.113061
106. Zheng J, Wen D, Zhao H et al. Acetic acid urea-polyacrylamide gel electrophoresis: a rapid method for testing the genetic purity of sunflower seeds. *QASCF*. 2017. 9(1). 41-46. DOI: 10.3920/QAS2015.0593