

**Селекция и семеноводство  
сельскохозяйственных культур**

УДК 581.169:582.952.6:633.854.78

**ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ  
УСТОЙЧИВОСТИ КУЛЬТУРНОГО  
ПОДСОЛНЕЧНИКА К РАСЕ G  
ЗАРАЗИХИ (*Orobanche cumana* Wallr.)**

**С.З. Гучетль,**

кандидат биологических наук

**Т.С. Антонова,**

доктор биологических наук

**Т.А. Челюстникова,**

старший научный сотрудник

**Н.М. Арасланова,**

кандидат сельскохозяйственных наук

**Е.А. Стрельников,**

аспирант

ФГБНУ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17

Тел.: (861) 275-86-53

E-mail: saida.guchetl@mail.ru

*Для цитирования:* Гучетль С.З., Антонова Т.С., Челюстникова Т.А., Арасланова Н.М., Стрельников Е.А. Изучение наследования устойчивости культурного подсолнечника к расе G заразики (*Orobanche cumana* Wallr.) // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2016. – Вып. 4 (168). – С. 3–9.

**Ключевые слова:** подсолнечник, зараZIха, устойчивость, раса, наследование.

ЗараZIха (*Orobanche cumana* Wallr.) является одним из главных факторов, ограничивающих производство подсолнечника в большинстве стран, возделывающих подсолнечник. Селекция подсолнечника на устойчивость – одна из самых эффективных и экологически безопасных мер борьбы с этим патогеном. Целью исследования в рамках изучения наследования устойчивости к зараZIхе расы G было получение представления о наследовании устойчивости у линии подсолнечника RG, не поражающейся этой расой, и влиянии реципрокного эффекта и зависимости признака устойчивости от генотипа восприимчивой родительской линии. Для изучения наследования признака устойчивости были выполнены скрещи-

вания линии RG с восприимчивыми линиями подсолнечника селекции ВНИИМК: ВК 551, ВК 678 Б, ВК 678 А, ВК 1 ИМИ Б, ВК 1 ИМИ А, ВК 301, ВК 580, и реципрокные скрещивания линии RG только с линиями подсолнечника ВК 551, ВК 678 Б, ВК 1 ИМИ Б, ВК 301. Исследования были выполнены с применением методов искусственного заражения подсолнечника зараZIхой и оценки устойчивости растений. В среднем 58,2 % растений каждой комбинации поразились со средним количеством клубеньков 3,9 на одно пораженное растение и 3,2 – на одно учетное. Различия по признакам количество пораженных растений и среднее количество клубеньков зараZIхи на одно растение были недостоверны на 5 %-ном уровне значимости для комбинаций скрещивания устойчивой линии RG с восприимчивыми родительскими линиями ВК 1 ИМИ Б и ВК 678 Б. Для линий ВК 551 и ВК 301 различия по признаку процент пораженных растений достоверен на 5 %-ном уровне значимости. Проведенные исследования свидетельствуют о неполном доминировании признака устойчивости подсолнечника у линии RG. Установлено как отсутствие реципрокного эффекта и зависимости признака устойчивости от генотипа восприимчивой родительской линии у некоторых линий, так и их наличие у других. Линия RG пригодна в качестве донора устойчивости к расе G, поскольку эта устойчивость контролируется доминантным аллелем.

UDC 581.169:582.952.6:633.854.78

**Studying of inheritance of resistance in cultivated sunflower to broomrape race G (*Orobanche cumana* Wallr.).**

**S.Z. Guchetl,** candidate of biology

**T.S. Antonova,** doctor of biology

**T.A. Tchelustnikova,** senior researcher

**N.M. Araslanova,** candidate of agriculture

**E.A. Strelnikov,** post-graduate student

FGBNU VNIIMK

17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

Tel.: (861) 275-86-53

E-mail: saida.guchetl@mail.ru

**Key words:** Sunflower, broomrape, resistance, race, inheritance.

Broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) is one of the main limiting factors of sunflower production in the most countries where it is cultivated. Sunflower breeding for resistance to broomrape is one of the most effective and environmentally safe measures to protect sunflower of this parasite plant. The purpose of this research was to have an idea about inheritance

of resistance to broomrape race G in sunflower line RG resistant to this race, impact of a reciprocal effect and dependence of the resistance trait from a genotype of a susceptible parental line. To study inheritance of the resistance trait, there were carried out the crosses of the line RG with susceptible sunflower lines of VNIIMK breeding: VK 551, VK 678 B, VK 678 A, VK 1 IMI B, VK 1 IMI A, BK 301, VK 580, and reciprocal crosses only with lines VK 551, VK 678 B; VK 1 IMI B, VK 301. For the research we used methods of an artificial sunflower inoculation by broomrape and assess of plants resistance. In average 58.2% of plants in the each combination were infected, the average quantity of broomrape tubercles was 3.9 per an infected plant and 3.2 per an accounted one. The differences on traits a quantity of infected plants and an average amount of broomrape tubercles per a plant were unreliable at 5% significance level for cross-combinations of the resistant line RG with the susceptible parental lines VK 1 IMI B and VK 678 B. The differences on the trait a percentage of infected plants is reliable at 5% significance level for lines VK 551 and VK 301. The conducted researches certify the incomplete dominance of resistance trait in sunflower line RG. Both absence of reciprocal effect and dependence of resistance trait from the genotype of a susceptible parental line at some lines and their presence at some other lines are determined. The line RG can be used as a donor of resistance to the race G whereas such resistance is controlled by a dominant gene.

**Введение.** В настоящее время во многих странах, возделывающих подсолнечник, в т.ч. и в России, заразиха является одним из главных факторов, ограничивающих его производство. Потери урожая при сильном поражении подсолнечника заразихой могут достигать 100 %.

Наряду с использованием гербицидов, а также иных известных методов химического и агротехнического контроля заразихи, селекция подсолнечника на устойчивость была и остаётся одной из самых эффективных и экологически безопасных мер борьбы с этим патогеном. Нарушение севооборота во всех регионах возделывания подсолнечника вкупе с выращиванием коммерческих гибридов, имеющих устойчивость к заразихе, определяемую единичными, расоспецифичными доминантными генами, привели к ускоренному формированию новых вирулентных рас заразихи [1]. Гибриды под-

солнечника, еще несколько лет назад не поражавшиеся заразихой, быстро утратили свою устойчивость в присутствии новых вирулентных рас [2]. Сейчас известно о восьми расах *O. cumana*, обозначенных буквами латинского алфавита: А, В, С, D, Е, F, G, H. Из них расы F, G, H наиболее вирулентны. В южных регионах РФ заметна тенденция к изменению расовой структуры многих популяций паразита в сторону доминирования расы G [3]. Поиск генотипов подсолнечника, устойчивых к этой расе заразихи и более вирулентным её биотипам в настоящее время стал очень актуален.

На протяжении нескольких десятилетий исследователями всего мира изучается как расовая структура популяций заразихи из разных стран, так и генетический контроль устойчивости подсолнечника к разным расам этого растения-паразита. F.V. Vrânceanu с соавторами (1980) описали пять физиологических рас заразихи подсолнечника – А, В, С, D, Е. Устойчивость подсолнечника к ним обеспечивается кумулятивным действием главных генов – от  $Or_1$  до  $Or_5$ , с доминантным и моногенным характером [4]. Другие исследования показали, что гены от  $Or_1$  до  $Or_5$  являются аллельными или сильно сцепленными [5; 6]. Были выявлены, например, два доминантных гена у устойчивой линии R-41 [7], один рецессивный ген [8] и даже двойной рецессивный эпистаз у некоторых линий [9].

Известно, что устойчивость к расе F, в отличие от предшествующих рас, у резистентного генотипа подсолнечника контролируется рецессивными аллелями двух независимых локусов  $Or_6$  и  $Or_7$  [10; 11] или доминантно-рецессивным эпистазом двух локусов [12]. Напротив, В. Pérez-Vich с соавторами обнаружили, что устойчивость к расе F у линии подсолнечника J1, полученной из межвидовых амфилоидов, контролируется доминантным аллелем одного гена, обозначенного  $Or_6$  [13]. М. Racureanu-Joita с соавторами также сообщали об одном доминантном

гене, контролирующем устойчивость подсолнечника к расе F в Румынии [14]. Дальнейшие исследования показали, что доминирование зависит от расы заразики, источника устойчивости, а также от реакции восприимчивой родительской линии, используемой в аналитических скрещиваниях. Так, в некоторых случаях гибриды F<sub>1</sub> показывали расщепление по устойчивости или были восприимчивы, и это было связано с наличием минорного или модифицирующего гена у некоторых восприимчивых линий [15; 16]. Кроме того, В. Pérez-Vich с соавторами установили, что устойчивость к расам E и F *O. citana* у подсолнечника контролируется комбинацией качественных, расоспецифичных генов устойчивости, влияющих на факт наличия или отсутствия заразики на корнях, и количественных, нерасоспецифичных, влияющих на степень поражения (количество клубеньков заразики на корнях растений) [17].

В силу сопряженной эволюции хозяина и паразита, создание новых источников устойчивости сопровождается, по истечении некоторого времени, возникновением новых вирулентных рас, которые преодолевают действие генов резистентности. Поэтому процесс создания новых линий подсолнечника, устойчивых к самым вирулентным биотипам заразики, является непрерывным. В настоящее время в ряде стран, в т.ч. и в России, актуально создание гибридов подсолнечника, устойчивых к расе G. В результате межвидового скрещивания культурного подсолнечника с дикорастущим *H. divarticatus* была создана линия АВ-VL-8 [18]. Изучение наследования устойчивости этой линии к заразице, у которой вирулентность выше, чем у расы F, показало, что устойчивость контролируется одним рецессивным геном *or<sub>ab-vl-8</sub>* [19]. Также L. Velasco с соавторами установили, что устойчивость к заразице расы G у *H. debilis* subsp. *tardiflorus* в скрещиваниях с культурным подсолнечником контролируется доминантным аллелем одного гена и поэтому

данный признак пригоден для передачи его в селекционные линии [20].

В течение последних пяти лет на центральной экспериментальной базе ВНИИМК выполнялся скрининг устойчивых к расе G генотипов среди образцов мировой коллекции ВИР, дикорастущих видов подсолнечника, а также линий, гибридов и сортов отечественной и зарубежной селекции. В работе использовали искусственный инфекционный фон, в котором доминировали семена заразики расы G [21; 22]. На основе выделенного устойчивого материала авторами создана линия, не поражающаяся расой G, названная RG. Как видно из приведенного выше обзора, характер наследования устойчивости к разным расам заразики часто бывает индивидуален для каждого устойчивого генотипа. Кроме того, на устойчивость гибридного поколения при скрещиваниях может оказывать влияние и генотип восприимчивой родительской линии.

В связи с этим целью исследования в рамках изучения наследования устойчивости к заразице расы G было получение представления о наследовании устойчивости у линии подсолнечника RG, влиянии реципрокного эффекта и зависимости признака устойчивости от генотипа восприимчивой родительской линии.

**Материалы и методы.** Материалом исследования служили линии подсолнечника селекции ВНИИМК: ВК 551, ВК 678 Б, 678 А, ВК 1 ИМИ Б, ВК 1 ИМИ А, ВК 301, ВК 580, восприимчивые к заразице, и линия RG, устойчивая к расам от А до G.

Принудительное самоопыление и гибридизацию подсолнечника проводили общепринятым методом [23], используя индивидуальные изоляторы из спанбонда.

Для тестирования устойчивости к заразице индивидуальных растений F<sub>1</sub> применяли метод ранней диагностики заразицоустойчивости [24].

В качестве инфекционного фона использовали семена заразики, собранные на гибриде Тунка, который устойчив к расе G с неполным доминированием при-

знака устойчивости. Собранные семена хранили в замороженном состоянии. Для создания инфекционного фона в теплице семена заразили вносили в короба с почвенно-песчаной смесью из расчёта 200 мг на 1 кг смеси, распределяя их равномерно. Растения подсолнечника выращивали в течение 30 дней при температуре 25–27 °С и 16-часовом фотопериоде. Через 30 дней после появления всходов растения выкапывали и проводили учёт особей заразили на их корнях. Восприимчивыми считались растения, на корнях которых было обнаружено более пяти клубеньков или сформировавшихся побегов заразили. Устойчивыми – растения, на корнях которых не было обнаружено здоровых клубеньков и побегов, но были видны многочисленные некрозы клеток в области проникновения заразили и погибшие клубеньки. Растения подсолнечника с поражением корней менее чем шестью клубеньками заразили были определены как генотипы с неполной устойчивостью. В качестве контроля был использован сорт ВНИИМК 8883, восприимчивый к современным расам *O. citrana*. Дисперсионный анализ полученных данных проводили по методике в изложении Б.А. Доспехова [25].

**Результаты и обсуждение.** Для изучения наследования признака устойчивости были выполнены скрещивания линии RG с восприимчивыми линиями подсолнечника селекции ВНИИМК: ВК 551, ВК 678 Б, 678 А, ВК 1 ИМИ Б, ВК 1 ИМИ А, ВК 301, ВК 580. Получено 11 комбинаций скрещивания, 3–8 семей каждого гибрида. Десять растений каждой семьи были оценены на устойчивость к заразили. Средняя степень поражения растений из семей изучаемых гибридных комбинаций приведена в таблице 1.

**Степень поражения заразили семей гибридных комбинаций подсолнечника**

Гибридная комбинация	Количество оцененных семей	Поражено растений, %	Среднее количество клубеньков заразили на растение, шт.	
			пораженное	учетное*
RG × ВК 580	3	43,0	2,0	1,2
RG × ВК 551	3	56,5	5,1	4,7
ВК 551 × RG	6	97,5	11,5	11,4
RG × ВК 301	3	26,0	1,0	0,2
ВК 301 × RG	3	67,0	4,8	3,2
RG × ВК 1 ИМИ Б	3	51,0	2,3	1,4
ВК 1 ИМИ Б × RG	5	62,0	2,6	1,6
ВК 1 ИМИ А × RG	6	74,0	3,0	2,2
RG × ВК 678Б	3	89,0	3,0	2,8
ВК 678 Б × RG	6	88,0	3,8	3,3
ВК 678 А × RG	8	83,6	4,4	3,6
Среднее		58,2	3,9	3,2

\*учетное растение – общее количество анализируемых растений из семьи: поражённых и непоражённых заразили

Все гибриды F<sub>1</sub> в малой степени поражались заразили, независимо от генотипа восприимчивой родительской линии и линии, использованной в качестве материнской. Каждая семья показала расщепление по признаку (поражённость растений) на непоражённые и поражённые в малой степени по сравнению с сильным поражением контрольного восприимчивого генотипа. Например, процент поражённых растений гибрида F<sub>1</sub> (RG × ВК 301) составил в среднем 26. Среднее количество клубеньков заразили на поражённое растение составило 1 шт., на учётное – 0,2 шт. Шестьдесят семь процентов растений из гибридных комбинаций (ВК 301 × RG) были поражены заразили со средним количеством 4,8 особей заразили на поражённое растение. При скрещивании (ВК 551 × RG) 97,5 % растений потомства F<sub>1</sub> были поражены заразили. Среднее количество клубеньков заразили на поражённое растение составило 11,5. В среднем 58,2 % растений каждой комбинации поразились со средним количеством клубеньков 3,9 на одно поражённое растение и 3,2 на одно учётное. Нехарактерной в общей закономерности является комбинация скрещивания F<sub>1</sub> (ВК 551 × RG), которая показала как наибольшее количество поражённых растений, так и наибольшее

количество клубеньков заразики на растение. Полученные данные свидетельствуют о неполном доминировании признака устойчивости к расе G заразики у линии RG. Доминантное наследование устойчивости к разным расам заразики у подсолнечника описано многими исследователями [4; 5; 6, 13; 20]. Неполное доминирование признака устойчивости к заразики было установлено L. Velasco и соавторами для расы F у линии J1, полученной из дикорастущих многолетних видов подсолнечника *H. grosseserratus* Martens и *H. divaricatus* L. [16]. Кроме того, было отмечено, что это доминирование часто зависит и от источника устойчивости, и от реакции восприимчивой родительской линии, используемой для скрещивания [15; 16].

Для изучения влияния рецiproкного эффекта и зависимости признака устойчивости от генетической плазмы восприимчивой родительской линии были выполнены рецiproкные скрещивания линии RG только с линиями подсолнечника ВК 551, ВК 678 Б, ВК 1 ИМИ Б, ВК 301 (табл. 2). Такое количество линий было выбрано, исходя из противоречивых литературных данных о влиянии генотипа восприимчивой родительской линии на доминирование признака.

Таблица 2

**Степень поражения заразихой семей рецiproкных гибридных комбинаций**

Гибридная комбинация	Поражено растений, %	Среднее количество клубеньков заразики на 1 учетное растение, шт.
RG × ВК 1 ИМИ Б	51	1,4
ВК 1 ИМИ Б × RG	62	2,3
НСР <sub>05</sub>	11,14	1,09
RG × ВК 678 Б	89	2,80
ВК 678 Б × RG	88	3,30
НСР <sub>05</sub>	3,72	0,89
RG × ВК 551	56,5	4,7
ВК 551 × RG	97,5	11,4
НСР <sub>05</sub>	11,91	7,5
RG × ВК 301	26	0,2
ВК 301 × RG	67	3,2
НСР <sub>05</sub>	16,01	3,3

По показателям количество поражённых растений и среднее количество клубеньков заразики на одно растение был осуществлен расчет НСР<sub>05</sub> для всех рецiproкных скрещиваний. Различия по этим признакам были недостоверны на 5 %-ном уровне значимости для комбинаций скрещивания линии RG с восприимчивыми родительскими линиями ВК 1 ИМИ Б и ВК 678 Б, что может означать отсутствие рецiproкного эффекта и зависимости устойчивости от генетической плазмы восприимчивой родительской линии, участвовавшей в гибридных комбинациях. Для двух других линий – ВК 551 и ВК 301 – различия по признаку процент пораженных растений достоверны на 5 %-ном уровне значимости. Это может свидетельствовать о наличии материнского эффекта у этих генотипов. Но можно также предположить искажение данных в результате случайного отнесения некоторых устойчивых генотипов в класс промежуточных. Заразиха является биологическим объектом, который в последнее десятилетие очень быстро образует новые, все более вирулентные биотипы из-за практически повсеместной интенсификации возделывания подсолнечника с сокращением продолжительности севооборота. Среди особой доминирующей расы G могут присутствовать более вирулентные биотипы, хотя пока ещё в малом количестве. Однако их наличие может в какой-то мере влиять на степень поражения в сторону её увеличения.

Дальнейшие исследования будут направлены на уточнение типа наследования и установление количества генов, ответственных за генетический контроль устойчивости у линии RG. Но тип наследования устойчивости к расе G у линии RG отличается от типа наследования у образцов подсолнечника, изученных зарубежными исследователями. Как было сказано выше, изучение наследования устойчивости у линии АВ-VL-8 к заразики, у которой вирулентность выше, чем у ра-

сы F, показало, что невосприимчивость контролируется одним рецессивным геном *or<sub>ab-vl-8</sub>* [19]. Устойчивость к заражению расы G у *H. debilis* subsp. *tardiflorus* в скрещиваниях с культурным подсолнечником контролируется доминантным аллелем одного гена [20].

Таким образом, проведенные исследования свидетельствуют о неполном доминировании признака устойчивости подсолнечника у линии RG. Установлено как отсутствие реципрокного эффекта и зависимости признака устойчивости от генотипа восприимчивой родительской линии у некоторых линий, так и их наличие у других. Линия RG пригодна в качестве донора устойчивости к расе G, поскольку эта устойчивость контролируется доминантным аллелем.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ и Администрации Краснодарского края, грант № 16-44-230102.

#### Список литературы

1. Fernández-Martínez J.M., Velasco L., Pérez-Vich B. Progress in research on breeding for resistance to sunflower broomrape // *Helia*. – 2012. – V. 35 (57). – P. 47–56.
2. Антонова Т.С., Стрельников Е.А., Арасланова Н.М. К вопросу о расовой структуре некоторых популяций заразики (*Orobanche cumana* Wallr.), паразитирующей на подсолнечнике в России и Румынии // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2015. – Вып. 3 (163). – С. 9–15.
3. Антонова Т.С., Стрельников Е.А., Гучетль С.З., Челюстникова Т.А. Расовое разнообразие заразики *Orobanche cumana* Wallr. на подсолнечнике в регионах Российской Федерации, Казахстана и Румынии // Наука Кубани. – 2014. – Вып. 3. – С. 16–22.
4. Vrânceanu A.V., Tudor V.A., Stoenescu F.M., Parvu N. Virulence groups of *Orobanche cumana* Wallr. differential hosts and resistance sources and genes in sunflower // In: Proc. 9th Int. Sunfl. Conf., Torremolinos, 1980. – P. 74–80.
5. Sukno S., Melero-Vara J.M., Fernández-Martínez J.M. Inheritance of resistance to *Orobanche cernua* Loefl. in six sunflower lines // *Crop Sci.* – 1999. – V. 39. – P. 674–678.
6. Fernández-Martínez J.M., Domínguez J., Pérez-Vich B., Velasco L. Update on breeding for resistance to sunflower broomrape // *Helia*. – 2008. – V. 31 – P. 73–84.
7. Domínguez J. R-41, a sunflower restorer inbred line, carrying two genes for resistance against a highly virulent Spanish population of *Orobanche cernua* // *Plant Breed.* – 1996. – V. 115. – P. 203–204.
8. Ramaiah K.V. Control of *Striga* and *Orobanche* species. A review // In: Weber HC, Forestreuter W (eds), *Parasitic Flowering Plants*, Philip Univ., Marburg-Lahm. – 1987. – P. 637–664.
9. Kirichenko V.V., Dolgova E.M., Aladina Z.K. Virulence of broomrape isolates and the inheritance of resistance // *Plant Breed. Abstr.* – 1987. – V. 57. – P. 1392.
10. Rodríguez-Ojeda M.I., Fernández-Escobar J., Alonso L.C. Sunflower inbred line (KI-374) carrying two recessive genes for resistance against a highly virulent Spanish population of *Orobanche cernua* Loefl / *O. cumana* Wallr. race “F” // In: Proc. 7th Int. Parasitic Weed Symposium, Nantes, France. – P. 208–211.
11. Akhtouch B., Muñoz-Ruz J., Melero-Vara J.M., Fernández-Martínez J.M., Domínguez J. Inheritance of resistance to race F of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in sunflower lines of different origin // *Plant Breed.* – 2002. – V. 121. – P. 266–269.
12. Akhtouch B., Moral L., Leon A., Velasco L., Fernández-Martínez J.M., Pérez-Vich B. Genetic study of recessive broomrape resistance in sunflower // *Euphytica*. – 2016. – DOI 10.1007/s10681-016-1652-z
13. Pérez-Vich B., Akhtouch B., Muñoz-Ruz J., Fernández-Martínez J.M., Jan C.C. Inheritance of resistance to a highly virulent race “F” of *Orobanche cumana* Wallr. in a sunflower line derived from interspecific amphiploids // *Helia*. – 2002. – V. 25. – P. 137–144.
14. Pacureanu-Joita M., Veronesi C., Raranciuc S., Stanciu D. Parasite-host interaction of *Orobanche cumana* Wallr. with *Helianthus annuus* L. // Proc. of 16th Intern. Sunfl. Conf., Fargo, USA. – 2004. – P. 171–177.
15. Velasco L., Pérez-Vich B., Jan C.C., Fernández-Martínez J.M. Inheritance of resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) race F in a sunflower line carrying resistance genes from wild sunflower species // *Plant Breed.* – 2006. – V. 126. – P. 67–71.
16. Velasco L., Pérez-Vich B., Jan C.C., Fernández-Martínez J.M. Inheritance of resistance to broomrape (*Orobanche Cumana* Wallr.) race F in a sunflower line derived from wild sunflower species // *Plant Breeding*. – 2007. – V. 126. – Is. 1. – P. 67–71.
17. Pérez-Vich B., Akhtouch B., Knapp S.J. [et al.]. Quantitative trait loci for broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) resistance // *Theor. Appl. Genet.* – 2004. – V. 109. – P. 92–102.
18. Cvejic S., Dedic B., Jovic S., Miladinovic D., Miklic V. Broomrape resistance in newly developed sunflower inbred lines // In: Proc. of 18th Intern. Sunfl. Conf., Mar del Plata, Feb 27–Mar 1. – 2012. – P. 1037–1042.
19. Imerovski I., Dimitrijevic A., Miladinovic D., Dedic B., Sinisa J., Kocis Tubic N., Cvejic S. Mapping of a new gene for resistance to broomrape races higher than F // *Euphytica*. – 2015. – DOI 10.1007/s10681-015-1597-7.
20. Velasco L., Pérez-Vich B., Yassein A.A. M., Jan C., Fernández-Martínez J. M. Inheritance of resistance to sunflower broomrape (*Orobanche Cumana* Wallr.) in an interspecific cross between *Helianthus annuus* and *Helianthus debilis* subsp. *tardiflorus* // *Plant Breeding*. – 2012. – V. 131. – Is. I.1. – P. 220–221.
21. Челюстникова Т.А., Гучетль С.З., Арасланова Н.М., Антонова Т.С. Поражение заразигой (*Orobanche cumana* Wallr.) образцов подсолнечника коллекции ВИР и молекулярное дифференцирование контрастных по устойчивости растений // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2011. – Вып. 2 (148–149). – С. 134–137.

22. Antonova T.S., Araslanova N.M., Strelnikov E.A., Ramazanova S.A., Tchelustnikova T.A., Guchetl' S.Z. Screening of wild *Helianthus* species for resistance to high virulent *Orobanche cumana* Wallr., affecting sunflower in the Rostov region of the Russian Federation // *Helia*. – 2011. – V. 34. – No 55. – P. 115–124.

23. Гундаев А.И. Основные принципы селекции подсолнечника // Генетические основы селекции растений. – М.: Наука, 1971. – С. 417–465.

24. Панченко А.Я. Ранняя диагностика заразиоустойчивости при селекции и улучшающем семеноводстве подсолнечника // Вестн. с.-х. науки. – 1975. – № 2. – С. 107–115.

25. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М., 1985. – 351 с.

## References

1. Fernández-Martínez J.M., Velasco L., Pérez-Vich B. Progress in research on breeding for resistance to sunflower broomrape // *Helia*. – 2012. – V. 35 (57). – P. 47–56.

2. Antonova T.S., Strel'nikov E.A., Araslanova N.M. K voprosu o rasovoy strukture nekotorykh populyatsiy zarazikh (Orobanche cumana Wallr.), parazitiruyushchey na podsolnechnike v Rossii i Rumynii // *Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK*. – 2015. – Vyp. 3 (163). – S. 9–15.

3. Antonova T.S., Strel'nikov E.A., Guchetl' S.Z., Chelyustnikova T.A. Rasovoe raznoobrazie zarazikh Orobanche cumana Wallr. na podsolnechnike v regionakh Rossiyskoy Federatsii, Kazakhstana i Rumynii // *Nauka Kubani*. – 2014. – Vyp. 3. – S. 16–22.

4. Vrânceanu A.V., Tudor V.A., Stoenescu F.M., Parvu N. Virulence groups of *Orobanche cumana* Wallr. differential hosts and resistance sources and genes in sunflower // In: Proc. 9th Int. Sunfl. Conf., Torremolinos, 1980. – P. 74–80.

5. Sukno S., Melero-Vara J.M., Fernández-Martínez J.M. Inheritance of resistance to *Orobanche cernua* Loeffl. in six sunflower lines // *Crop Sci*. – 1999. – V. 39. – P. 674–678.

6. Fernández-Martínez J.M., Domínguez J., Pérez-Vich B., Velasco L. Update on breeding for resistance to sunflower broomrape // *Helia*. – 2008. – V. 31 – P. 73–84.

7. Domínguez J. R-41, a sunflower restorer inbred line, carrying two genes for resistance against a highly virulent Spanish population of *Orobanche cernua* // *Plant Breed*. – 1996. – V. 115. – P. 203–204.

8. Ramaiah K.V. Control of *Striga* and *Orobanche* species. A review // In: Weber HC, Forestreuter W (eds), Parasitic Flowering Plants, Philip Univ., Marburg-Lahm. – 1987. – P. 637–664.

9. Kirichenko V.V., Dolgova E.M., Aladina Z.K. Virulence of broomrape isolates and the inheritance of resistance // *Plant Breed. Abstr.* – 1987. – V. 57. – P. 1392.

10. Rodríguez-Ojeda M.I., Fernández-Escobar J., Alonso L.C. Sunflower inbred line (KI-374) carrying two recessive genes for resistance against a highly virulent Spanish population of *Orobanche cernua* Loeffl. / *O. cumana* Wallr. race “F” // In: Proc. 7th Int. Parasitic Weed Symposium, Nantes, France. – R. 208–211.

11. Akhtouch B., Muñoz-Ruz J., Melero-Vara J.M., Fernández-Martínez J.M., Domínguez J. Inheritance of resistance to race F of broomrape (*Orobanche cumana*

Wallr.) in sunflower lines of different origin // *Plant Breed*. – 2002. – V. 121. – P. 266–269.

12. Akhtouch B., Moral L., Leon A., Velasco L., Fernández-Martínez J.M., Pérez-Vich B. Genetic study of recessive broomrape resistance in sunflower // *Euphytica*. – 2016. – DOI 10.1007/s10681-016-1652-z

13. Pérez-Vich B., Akhtouch B., Muñoz-Ruz J., Fernández-Martínez J.M., Jan C.C. Inheritance of resistance to a highly virulent race “F” of *Orobanche cumana* Wallr. in a sunflower line derived from interspecific amphiploids // *Helia*. – 2002. – V. 25. – P. 137–144.

14. Pacureanu-Joita M., Veronesi C., Raranciuc S., Stanciu D. Parasite-host interaction of *Orobanche cumana* Wallr. with *Helianthus annuus* L. // Proc. of 16th Intern. Sunfl. Conf., Fargo, USA. – 2004. – R. 171–177.

15. Velasco L., Pérez-Vich V., Jan C.C., Fernández-Martínez J.M. Inheritance of resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) race F in a sunflower line carrying resistance genes from wild sunflower species // *Plant Breed*. – 2006. – V. 126. – P. 67–71.

16. Velasco L., Pérez-Vich B., Jan C.C., Fernández-Martínez J.M. Inheritance of resistance to broomrape (*Orobanche Cumana* Wallr.) race F in a sunflower line derived from wild sunflower species // *Plant Breeding*. – 2007. – V. 126. – Is. 1. – R. 67–71.

17. Pérez-Vich B., Akhtouch B., Knapp S.J. [et al.]. Quantitative trait loci for broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) resistance // *Theor. Appl. Genet.* – 2004. – V. 109. – P. 92–102.

18. Cvejic S., Dedic B., Jovic S., Miladinovic D., Miklic V. Broomrape resistance in newly developed sunflower inbred lines // In: Proc. of 18th Intern. Sunfl. Conf., Mar del Plata, Feb 27–Mar 1. – 2012. – R. 1037–1042.

19. Imerovski I., Dimitrijevic A., Miladinovic D., Dedic B., Sinisa J., Kocis Tubic N., Cvejic S. Mapping of a new gene for resistance to broomrape races higher than F // *Euphytica*. – 2015. – DOI 10.1007/s10681-015-1597-7.

20. Velasco L., Pérez-Vich B., Yassein A.A. M., Jan C., Fernández-Martínez J. M. Inheritance of resistance to sunflower broomrape (*Orobanche Cumana* Wallr.) in an interspecific cross between *Helianthus annuus* and *Helianthus debilis* subsp. *tardiflorus* // *Plant Breeding*. – 2012. – V. 131. – Is. I.1. – R. 220–221.

21. Chelyustnikova T.A., Guchetl' S.Z., Araslanova N.M., Antonova T.S. Porazhenie zarazikhoy (*Orobanche sumana* Wallr.) obraztsov podsolnechnika kollektzii VIR i molekulyarnoe differentsirovanie kontrastnykh po ustoychivosti rasteniy // *Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK*. – 2011. – Vyp. 2 (148–149). – S. 134–137.

22. Antonova T.S., Araslanova N.M., Strelnikov E.A., Ramazanova S.A., Tchelustnikova T.A., Guchetl' S.Z. Screening of wild *Helianthus* species for resistance to high virulent *Orobanche cumana* Wallr., affecting sunflower in the Rostov region of the Russian Federation // *Helia*. – 2011. – V. 34. – No 55. – P. 115–124.

23. Gundaev A.I. Osnovnye printsipy selektsii podsolnechnika // *Geneticheskie osnovy selektsii rasteniy*. – М.: Nauka, 1971. – С. 417–465.

24. Panchenko A.Ya. Rannyaya diagnostika zarazikhoustoychivosti pri selektsii i uluchshayushchem seменоводстве подсолнечника // *Vestn. s.-kh. nauki*. – 1975. – № 2. – С. 107–115.

25. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta. – М., 1985. – 351 с.