

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В. С. ПУСТОВОЙТА»

На правах рукописи



СТРЕЛЬНИКОВ ЕВГЕНИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ

АНАЛИЗ РАСОВОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЗАРАЗИХИ
Orobanche cumana Wallr. И СОЗДАНИЕ УСТОЙЧИВОГО ИСХОДНОГО
МАТЕРИАЛА ПОДСОЛНЕЧНИКА

Специальность 06.01.05 – селекция и семеноводство
сельскохозяйственных растений

Диссертация
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель –
доктор биологических наук
Антонова Т. С.

Краснодар – 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	4
1 СОЗДАНИЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ПОДСОЛНЕЧНИКА УСТОЙЧИВОГО К ЗАРАЗИХЕ (обзор литературы).....	9
1.1 Значение подсолнечника как сельскохозяйственной культуры.....	9
1.2 Биологические и физиологические особенности (<i>Orobanche cumana</i> Wallr.).....	12
1.3 Структура популяций <i>O. cumana</i> Wallr. различного географического происхождения.....	19
1.4 Селекция подсолнечника на устойчивость к <i>O. cumana</i> Wallr.....	27
2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	36
2.1 Почвенно-климатические условия проведения исследований.....	36
2.2 Материал, схема и методика проведения исследований.....	41
3 ИДЕНТИФИКАЦИЯ РАСОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ СЕМЯН ЗАРАЗИХИ ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ РАЗНЫХ РЕГИОНОВ РФ.....	50
4 ВРЕДНОСНОСТЬ ЗАРАЗИХИ ДЛЯ ПОДСОЛНЕЧНИКА.....	58
4.1 Продуктивность подсолнечника под влиянием поражения заразой.....	58
4.2 Влияние степени поражения на урожайность подсолнечника.....	64
5 АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫСОКОВИРУЛЕНТНОЙ ЗАРАЗИХИ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ЕЁ СЕМЯН.....	69
5.1 Морфологические отклонения от нормального развития <i>O. cumana</i> Wallr.....	69
5.2 Температурный оптимум прорастания семян высоковирулентных популяций заразики.....	76
5.3 Результаты проращивания семян <i>O. cumana</i> Wallr. в присутствии корневых экссудатов сельскохозяйственных культур, не являющихся её хозяевами.....	80

5.4 Способность проростков заразики проникать в корень культуры, вызывающей её прорастание.....	90
6 УСТОЙЧИВОСТЬ ГЕНОТИПОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ К ВЫСОКОВИРУЛЕНТНЫМ БИОТИПАМ ЗАРАЗИХИ.....	92
6.1 Устойчивость культурных и дикорастущих образцов подсолнечника коллекции ВИР, а также гибридов иностранного происхождения к поражению расой G заразики	92
6.2 Создание резистентной константной инцухт-линии подсолнечника RG.....	102
6.3 Наследование признака устойчивости к расе G заразики у линии подсолнечника RG.....	108
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	116
ПРЕДЛОЖЕНИЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКЕ И ПРОИЗВОДСТВУ.....	118
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	119
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	147

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) – ведущая масличная культура в Российской Федерации и многих других странах мира. На его долю приходится основная часть производимых и потребляемых в Российской Федерации растительных масел. В настоящее время наблюдается устойчивое увеличение объёмов производства семян подсолнечника, огромную роль в котором играет создание и внедрение в производство высокопродуктивных, устойчивых к вредителям и болезням сортов и гибридов.

Одним из факторов, ограничивающих производство семян подсолнечника в России и других странах, возделывающих эту культуру, является растение-паразит заразиха.

Заразиха (*Orobanche cumana* Wallr.) – облигатный паразит, относится к высшим, цветковым, растениям (Новопокровский, Цвелёв, 1958; Musselman, 1980) и имеет более чем столетнюю историю паразитирования на подсолнечнике в России. За этот период трижды появлялась угроза исчезновения подсолнечника, как культуры, из-за возникновения и широкого распространения новых рас заразихи, что приводило к резкому снижению урожайности и сокращению посевных площадей, занимаемых подсолнечником (Антонова и др., 2015).

На подсолнечнике известно 8 рас *O. cumana* Wallr., они имеют буквенные обозначения латинского алфавита: А, В, С, D, Е, F, G и H. Расы *O. cumana* Wallr. (F, G и H) высоковирулентные. Расы F и G были обнаружены сначала в Румынии, затем в Испании и Турции (Kaya *et al.*, 2004; Molinero-Ruiz, Melero-Vara, 2005; Fernández-Martínez *et al.*, 2008; Fernandez-Escobar *et al.*, 2008; Păcureanu-Joita *et al.*, 2008).

Интенсивное возделывание подсолнечника в течение последних 20 лет привело к появлению и быстрому распространению в южных регионах РФ высоковирулентных биотипов заразихи (Антонова и др., 2012). В настоящее

время в Ростовской и Волгоградской областях, Ставропольском и Краснодарском краях заразила поражает не только весь отечественный сортимент подсолнечника, но и лучшие зарубежные гибриды (Антонова и др., 2015).

Одним из наиболее эффективных и экологически безопасных способов борьбы с этим растением-паразитом является непрерывная селекционная работа, направленная на создание сортов и гибридов подсолнечника, устойчивых к новым высоковирулентным биотипам заразили. Для этого необходимо знать расовую структуру популяций паразита, характеристику новых вирулентных биотипов и их взаимоотношений с подсолнечником. Актуальным становится поиск и создание источников устойчивости к новым наиболее вирулентным расам заразили.

Исследования проводили в соответствии с заданиями государственных и ведомственных программ по теме 04.07.01 «Определить структуру популяций заразили, паразитирующей на подсолнечнике в регионах ЮФО РФ. Идентифицировать расовую принадлежность новых вирулентных биотипов заразили в соответствии с международной номенклатурой».

Цель и задачи исследований. Целью настоящей работы является определение расовой структуры популяций заразили (*Orobanche cumanica* Wallr.) в регионах возделывания подсолнечника в РФ, анализ устойчивости генотипов этой культуры разного происхождения и селекция новых источников резистентности для создания гибридов и сортов, устойчивых к паразиту.

В соответствии с целью исследований предусматривалось решить следующие **задачи**:

1. Идентифицировать расовую структуру популяций *O. cumanica* Wallr., паразитирующей на подсолнечнике, в регионах РФ;
2. Изучить адаптивные особенности в онтогенезе высоковирулентной *O. cumanica* Wallr. и некоторые физиологические свойства её семян;

3. Оценить устойчивость генотипов подсолнечника разного происхождения к высоковирулентным расам *O. cumana* Wallr.;

4. Создать генотипы подсолнечника, устойчивые к высоковирулентным расам *O. cumana* Wallr. и изучить наследование признака резистентности.

Научная новизна исследований. Впервые в Российской Федерации охарактеризована расовая структура популяций *O. cumana* Wallr. из южных регионов: Краснодарского и Ставропольского краёв, Ростовской и Волгоградской областей. Выделены популяции заразики, в которых доминирует высоковирулентная раса G. Впервые выявлены новые морфотипы растений *O. cumana* Wallr., адаптивные особенности которых, способствуют увеличению семенной продуктивности паразита. Определён температурный оптимум прорастания семян *O. cumana* Wallr., который необходимо учитывать при искусственном заражении селекционного материала подсолнечника в ходе тестирования устойчивости к паразиту.

Практическая ценность работы и реализация результатов исследований. Установлено доминирование расы G заразики во многих агроценозах юга РФ. Выделены генотипы подсолнечника – потенциальные доноры устойчивости к наиболее распространённой в настоящее время высоковирулентной расе G заразики. Создана константная линия подсолнечника RG, обладающая резистентностью к этой расе G и определён тип наследования её устойчивости. Установлён температурный оптимум прорастания семян *O. cumana* Wallr., который необходимо учитывать при искусственном заражении селекционного материала подсолнечника в ходе тестирования устойчивости к паразиту.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Расовая структура популяций *O. cumana* Wallr., поражающей подсолнечник, в Краснодарском и Ставропольском краях, Ростовской и Волгоградской областях.

2. Адаптивные особенности современных биотипов *O. cumana* Wallr., как тенденция к увеличению семенной продуктивности паразита.

3. Результаты выделения потенциальных доноров устойчивости к расе G заразики, создание резистентной константной линии подсолнечника RG и наследование признака её устойчивости.

Идея работы. Определить расовую структуру популяций заразики (*Orobanche cumana* Wallr.) в регионах юга РФ, выделить потенциальные доноры устойчивости к наиболее распространённым высоковирулентным биотипам паразита, создать резистентный к ним исходный материал подсолнечника для использования в селекции.

Достоверность и обоснованность научных положений, выводов, рекомендаций. Подтверждается достаточным объемом и результатами проведенных исследований, внедрением, в селекционный процесс созданной линии подсолнечника, устойчивой к высоковирулентной расе G заразики. Результаты лабораторных, полевых и тепличных опытов, используются в селекционной программе создания генотипов подсолнечника, устойчивых к поражению заразой.

Апробация результатов исследований. Основные результаты и выводы диссертационной работы докладывались на ежегодных заседаниях методической комиссии ученого совета ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта» (2012-2016 гг.). Отдельные результаты исследований были доложены на VI и VIII всероссийских научно-практических конференциях молодых учёных «Научное обеспечение агропромышленного комплекса» (Краснодар, 2012, 2014 гг.), VII международной конференции молодых ученых и специалистов «Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки масличных культур» (Краснодар, 2013 г.), II международной научно-практической конференции молодых учёных, преподавателей, аспирантов, студентов «Инновационные разработки молодых учёных для развития агропромышленного комплекса России и стран СНГ» (Краснодар,

2014 г.), VIII международной конференции молодых ученых и специалистов «Конкурентная способность отечественных гибридов, сортов и технологии возделывания масличных культур» (Краснодар, 2015 г.).

Публикация результатов исследований. По материалам диссертации опубликовано 23 печатные работы, в которых отражено основное содержание диссертации. Десять работ опубликовано в реферируемых изданиях рекомендованных ВАК РФ, пять работ опубликовано на иностранном языке, из которых две опубликованы в журнале, входящем в международную базу цитирования Scopus.

Структура и объём диссертации. Диссертация изложена на 152 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, выводов, предложений селекционной практике и производству. Работа иллюстрирована 23 рисунками, 32 таблицами в тексте, 2 рисунками и 2 таблицами в приложении. Список литературы включает 250 источников, в том числе, 124 иностранных авторов.

Личный вклад автора. Заключается в выполнении основного объема теоретических и экспериментальных исследований, изложенных в диссертационной работе; анализе и оформлении результатов исследований в виде публикаций и научных докладов; создании линии подсолнечника, устойчивой к расе G заразики, апробации экспериментальных данных, статистической обработке результатов исследований.

1 СОЗДАНИЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ПОДСОЛНЕЧНИКА УСТОЙЧИВОГО К ЗАРАЗИХЕ (обзор литературы)

1.1 Значение подсолнечника как сельскохозяйственной культуры

Культурный подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) принадлежит семейству *Asteraceae* и относится к роду *Helianthus*, имеющему североамериканское происхождение. Первые образцы подсолнечника были завезены в Европу в результате испанской экспедиции, исследовавшей Перу и Мексику в начале шестнадцатого века. Это обстоятельство и послужило основанием считать Перу и Мексику родиной подсолнечника. Однако более поздние исследователи отрицали перуанское происхождение этого растения. Например, Н. И. Вавилов считал родиной *Helianthus annuus* L. юго-западную часть Северной Америки (Венцлавович, 1941). В пользу этого говорит тот факт, что и в настоящее время в этой части американского континента, широко распространены дикорастущие виды рода *Helianthus*, среди которых встречаются близкие сородичи современного культурного подсолнечника. Ранее относимые к этому роду виды, встречающиеся в Южной Америке, вынесены современными систематиками в род *Helianthopsis* (Heiser *et al.*, 1969).

Попав в Европу, подсолнечник долгое время оставался декоративным растением, и лишь почти через 100 лет, когда он широко распространился на данной территории, его семена стали употреблять в пищу, для приготовления суррогата кофе, в качестве корма для птиц, на медицинские цели (Шувалов, 1975). В 1716 году стало известно, о возможности получения масла из семян подсолнечника и было предложено использовать это масло в технических целях, в качестве основы для создания красок, в кожевенном производстве и т. д. (Putt, 1978).

В Россию семена подсолнечника были завезены в XVIII веке из Голландии в Нижнее Поволжье, где позже и начиналась его народная

селекция. Так же, как и в Европе, в России подсолнечник использовали как декоративное растение. Однако здесь он быстро приобрел пищевое назначение и возделывался как огородная, а затем полевая культура (Шувалов, 1975).

Дальнейшая история подсолнечника в нашей стране непременно связана с использованием его семян для получения масла. Как описывал Е. И. Шувалов (1975), по всеобщему признанию инициатива в этом деле принадлежит крестьянину Д. И. Бокареву из Алексеевской слободы Бирюченского уезда Воронежской губернии (сейчас – г. Алексеевка Белгородской области). В 1829 году впервые в России он с помощью сконструированного им ручного отжимного стакана получил масло из подсолнечных семян. В 1833 году в этой же слободе появилась первая маслобойка на конном приводе, а в 1865 году заработал первый паровой маслобойный завод по переработке семян подсолнечника (Шувалов, 1975).

И. Г. Бейлин (1947) сообщал, что интенсивное развитие маслобойного дела вызвало спрос на семена подсолнечника, что повлекло за собой быстрый рост посевных площадей этой культуры. Таким образом, в России подсолнечник стал полноценной масличной культурой в первой половине XIX века.

Сейчас Российская Федерация является одним из лидеров в мире по производству подсолнечника. Подсолнечник считается высокорентабельной сельскохозяйственной культурой, потому, что он имеет высокую цену реализации его семян (Степанова и др., 2014).

Традиционно наибольшую часть площадей под посев займёт подсолнечник, эта площадь должна составить в 2016 году 6949,6 тыс. га (Россия в цифрах, 2015; Прогноз структуры посевных площадей, 2016). Среднероссийская урожайность семян подсолнечника с 2011 по 2014 год в России составила 1,4 т/га (Производство семян подсолнечника, 2014). Валовой сбор семян подсолнечника в 2015 году после составил 9201,6 тыс. тонн. Наибольший валовой сбор был отмечен в Краснодарском крае – 1016

тыс. тонн, Воронежской – 989 тыс. тонн и Саратовской области – 996 тыс. тонн (Россия в цифрах, 2015).

По данным ФАО, посевные площади подсолнечника в 2013 году составили 25,6 млн. га. За последнее десятилетие посевные площади занимаемые подсолнечником увеличились на 18,5 %. В 2013 году валовые сборы семян подсолнечника в мире оказались на уровне 44,8 млн. тонн – рекордный объём за всю историю возделывания этой культуры (FAOSTAT, 2014).

Подсолнечник имеет большое значение как техническая, кормовая, кулисная и медоносная культура в отрасли растениеводства. Подсолнечное масло является самым распространенным среди всех вырабатываемых растительных жиров в России. Подсолнечное масло широко используется: непосредственно в пищу, в кулинарии, применяется для приготовления маргарина, майонеза, овощных и рыбных консервов, кондитерских и хлебобулочных изделий. Часть масла, непригодного в пищу, используют при производстве мыла, олифы, линолеума, клеенки и других изделий (Васильев, 1990). Ценность подсолнечного масла как пищевого продукта зависит, прежде всего, от его фракций и молекулярного состава жирных кислот в триацилглицеринах, а также от наличия различных жирорастворимых сопутствующих компонентов: токоферолов, фосфатидов, стеролов, витаминов, пигментов (Лисицын и др., 2013). Одним из лучших для питания человека растительных масел считается оливковое, в котором содержание олеиновой кислоты составляет 75-80 % (Лобачев и др., 2011; 2013). Так, в настоящее время для переработки предложены сорта и гибриды подсолнечника с различным содержанием олеиновой кислоты в масле семян – от 72-82 % (сорт Круиз, гибриды Кубанский 341, Кубанский 941) и до 89-91 % (гибрид Гермес) (Ефименко, 2008; Лисицын и др., 2013).

При переработке семян подсолнечника на масло дополнительно получают около 35 % шрота, или жмыха. В шроте содержится 32-35 % протеина, 1 % жира (в жмыхе 5-7 %), около 20 % углеводов, 13-14 % пектина,

3-3,5 % фитина (биологически активное вещество), витамины группы В, фосфор, кальций и другие ценные вещества (Васильев, 1990; Посыпанов, 2006). Подсолнечник является хорошей культурой используемой пчеловодами для получения высококачественного мёда. С каждого гектара можно получить 20-40 кг меда. При этом пчёлы доопыляют корзинки, что приводит к повышению урожая (Посыпанов, 2006). Подсолнечник является хорошим предшественником для многих культур, а в орошаемом земледелии играет роль мелиоранта, предотвращая заболачивание и засоление почвы.

1.2 Биологические и физиологические особенности (*Orobanche cumana* Wallr.)

Заразиха (*Orobanche cumana* Wallr.) – облигатный паразит, относится к высшим цветковым растениям из семейства *Orobanchaceae* Vent., включает 15 родов, распространенных в северном полушарии. Наибольшим разнообразием видового состава обладает род *Orobanche* L., насчитывающий более 150 видов, имеющий огромный ареал распространения и широкий диапазон в выборе растений-хозяев (Новопокровский, Цвелёв, 1958; Musselman, 1980).

Многие виды семейства *Orobanchaceae* Vent., относящиеся к родам *Orobanche*, *Phelipanche*, *Aeginetia* и *Christisonia*, приспособлены к паразитированию на корнях различных культурных растений, нанося при этом огромный вред сельскому хозяйству, в том числе и в южных регионах России и на территории сопредельных государств (Терехин, 1988).

Заразиховые – специализированные паразиты, они паразитируют на представителях 42 семейств покрытосеменных и голосеменных растений (Beck-Mannagetta, 1930; Новопокровский, Цвелёв, 1958; Бейлин, 1968; Терёхин, Никитичева, 1981).

В результате перехода к питанию готовыми органическими веществами изменяются как морфологические, так и физиологические признаки растений

(Тахтаджян, 1966). Так, характерным признаком для представителей рода *Orobanche* L., является сильно редуцированная корневая система, которая в процессе вегетации превращается в гаустории, с помощью которых растение паразит извлекает питательные вещества и воду из корневой системы растения-хозяина. Листья редуцируются до чешуй, которые полностью утрачивают способность к фотосинтезу и выполняют функцию защиты верхушечной почки проростка (Бейлин, 1947 а; 1968; Терёхин, 1977).

Наиболее вредоносными для культурных растений, являются виды заразики: *Orobanche cumana* Wallr., *O. ramosa* L., *O. aegyptiaca* Pers., *O. mutelii* F. Schultz., *O. lutea* Baumg. При этом каждый вид заразики паразитирует на одном, нескольких или редко многих, но определенных видах растений (Бейлин, 1947 а; Кабулов, 1961).

Заразиха (*O. cumana* Wallr.) – травянистое растение с простым или ветвистым стеблем желтоватого или буроватого цвета, высотой до 65 см, с часто клубневидным или булабовидным утолщением у основания. У основания имеются ланцетные или яйцевидные чешуи размером 7-10 мм. Соцветие колосовидное, многоцветковое, расположение цветков обычно рыхлое. Цветы сидячие или на коротких цветоножках. Кроющие чешуи яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, заостренные. Плод – коробочка, при созревании раскрывается двумя или тремя створками (Новопокровский, Цвелёв, 1958).

Ещё в начале XX-го века В. Н. Сукачёв (1899) и А. Мальцев (1913) сообщали, что растение *O. cumana* Wallr. весьма плодovито. Одна особь может дать до 80 тысяч семян. Но уже к середине XX-го века С. А. Котт (1969) отмечал, что одно растение этого вида заразики может сформировать около 160 тысяч семян. Как отмечал И. Г. Бейлин (1968), размеры стебля заразики, количество и величина цветков, размеры коробочек и число семян в них зависят от плодородия почвы, на которой растёт и развивается растение-хозяин, а также от количества особей паразита, присосавшихся к его коневой системе. Имеются сведения о том, что при благоприятных

условиях для заразики её стебли могут достигать высоты около 1 м и образовывать до 100 цветков, способных продуцировать до 500 тысяч семян (Стоянова и др., 1977; Антонова и др., 2011). Представленные данные свидетельствуют о постепенном увеличении семенной продуктивности этого растения-паразита. При упрощении строения вегетативной части растения, значительно увеличивается семенная продуктивность, представляющая собой признак высокоспециализированных паразитных покрытосеменных и является механизмом, компенсирующим снижение вероятности встречи паразита и растения-хозяина (Терёхин, 1977).

Orobanche cuman Wallr. и *O. cernua* Loefl., это два вида заразики, которые уже давно рассматриваются как один (Román *et al.*, 2003). С точки зрения генетики диплоидных видов *O. cuman* Wallr., обладает числом хромосом ($2n$) из 38 и по оценкам, размер генома составляет 1,42 Gb (Piednoël *et al.*, 2012).

Семена *O. cuman* Wallr. очень лёгкие, они могут свободно распространяться ветром, водой, орудиями обработки почвы, транспортными средствами на огромные расстояния (Бейлин, 1968; Стоянова и др., 1977; Castejón-Muñoz *et al.*, 1991; Parker, 1991). Семена заразики имеют размер 360-500 x 160-250 μm (Plaza *et al.*, 2004). Кроме того, семена этого паразита способны долгое время сохранять всхожесть и жизнеспособность в природных условиях хранения. Способность семян *O. cuman* Wallr. сохранять всхожесть в течение более десяти лет сформировалась с введением научно-обоснованных севооборотов, в которых подсолнечник должен возвращаться на прежнее место не ранее, чем через 8 лет (Рубин, 1947; Krenner, 1958). Как указывали Стоянова с соавторами (1977) в семена этого вида заразики, находясь в почве, способны сохранять свою жизнеспособность до 20 лет (Стоянова и др., 1977). Эти данные подтверждаются и более поздними исследованиями М. L. Molinero-Ruiz с соавторами (Molinero-Ruiz *et al.*, 2008). Однако следует отметить, что семена

O. cumana Wallr. теряли свою всхожесть после двух-трёхлетнего хранения в лабораторных условиях (Антонова, 1978 а).

Проращение семян – первый важный шаг в жизненном цикле *O. cumana* Wallr., который имеет определенные особенности. Дело в том, что для проращения семян заразихи необходимо наличие корневых экссудатов растения-хозяина, на котором она паразитирует (Koch, 1887; Шрейнер, 1904; Brown, 1951). Семена заразихи, особенно незрелые, были способны прорасти в дистиллированной воде (Vaucer, 1827; Schacht, 1854; Krenner, 1958). В экспериментах Е. М. Плачек и А. И. Стебут (1915), семена *O. cumana* Wallr. хорошо прорастали на питательном растворе Кноппа и в слабом растворе лимонной кислоты. Но к 70-м годам прошлого столетия семена заразихи утратили способность к проращению в присутствии этих агентов (Антонова, 1978 б).

Долгое время было непонятно, внедряется ли заразиха из комплекса рас Б в корни устойчивых сортов подсолнечника. Для получения ответа на данный вопрос было проведено большое количество исследований в данном направлении. А. А. Рихтер (1924) и В. Т. Украинский (1934; 1938) провели изучение проращения семян заразихи расы А. Ими установлено, что на способность семян заразихи прорасти и внедриться в корни подсолнечника оказывало влияние рН среды, а также они определили оптимум кислотности для проращения её семян. Семена заразихи прорастали при значении рН ниже 6,5. Выше этого значения они не прорастали. По предположению К. Т. Сухорукова (1930) устойчивость подсолнечника к поражению заразихой зависела от снижения активности пероксидазы у восприимчивых сортов при их заражении.

В исследованиях А. А. Ничипорович (1929) было показано, что для проращения семян заразихи решающую роль играют корневые выделения подсолнечника. Также было установлено, что при внесении в почву щелочных удобрений устойчивость подсолнечника к поражению заразихой повышалась и снижалась при внесении кислых туков.

Причиной устойчивости, по мнению Н. А. Успенского (1933), новых на тот момент времени сортов подсолнечника к зарази́хе расы Б, являлось отсутствие в корневых экссудатах стимуляторов прорастания семян зарази́хи.

Сроки высева подсолнечника также оказывали влияние на его поражение зарази́хой. Так Л. А. Архипов и В. И. Щербина (1940) установили, что более поздние сроки посева снижают степень поражения подсолнечника зарази́хой.

Было доказано, что семена зарази́хи расы А и комплекса рас Б прорастали в присутствии корневых экссудатов устойчивых сортов подсолнечника, а также других культур, на которых она не паразитировала (Барцинский, 1932; 1936).

По данным Д. И. Филиппова (1939) при вегетативной гибридизации устойчивость растений подсолнечника менялась в зависимости от свойств привоя. В экспериментах с прививанием зарази́хоустойчивых и поражаемых сортов подсолнечника было обнаружено увеличение или уменьшение поражения подвоя в зависимости от того, к какому сорту принадлежал привой. В результате чего И. Ф. Лященко и Е. Ф. Шубина (1947) пришли к выводу, что иммунитет связан с особыми химическими веществами, которые синтезируются в листьях иммунных растений и направляются в корни, создавая условия, препятствующие развитию зарази́хи. Однако проведенные исследования, по вегетативной гибридизации подсолнечника во ВНИИМК А. Я. Панченко в 1945-1947 гг. показали, что привой не влияет на устойчивость подвоя, и определяющее значение в иммунитете к зарази́хе принадлежит корневой системе, а не надземной части растений (Панченко, 1947). Данный вывод стал основополагающим для дальнейшей научно-исследовательской работы во ВНИИМК, связанной с изучением иммунитета подсолнечника к зарази́хе.

Процесс прорастания *O. cumana* Wallr. регулируется определёнными химическими веществами (стимуляторами прорастания), выделяемыми корневой системой растений, на которых она паразитирует (Терёхин, 1988;

Joel *et al.*, 1995; Song *et al.*, 2005). Семена *O. cumana* Wallr. могут прорасти также и в присутствии корневых экссудатов некоторых других растений, на которых она не может паразитировать. Как указывал И. Г. Бейлин (1940), в те годы экссудаты корней льна, сои, кукурузы, не поражаемые *O. cumana* Wallr., вызывали частичное прорастание её семян. Растения *O. cumana* Wallr. способны паразитировать не только на подсолнечнике, но и на многих других видах растений. Это вид – полифаг, способный поражать культурные растения: томаты, сафлор, периллу, табак, махорку, коноплю; из сорных растений встречается на полыни обыкновенной и веничной, дурнишнике, латуке диком, солончаковом и астре (Бейлин, 1947 а).

Известно существование нескольких стимуляторов прорастания семян: сорголактон, оробанхол, стригол, алектрол и т.д. И доказана возможность синтеза этих стимуляторов (Matusova *et al.*, 2004). Корни растений подсолнечника выделяют наружу сесквитерпеновые лактоны, обладающие более сильным стимулирующим действием на семена *O. cumana* Wallr., чем стриголактоны, имеющиеся у других культур, и искусственный стимулятор GR24. Однако стриголактоны, так же, как и стимулятор GR24, тоже способны вызывать прорастание семян *O. cumana* Wallr., но у подсолнечника они не обнаружены (Joel *et al.*, 2011; Raupp *et al.*, 2013).

После того как семена *O. cumana* Wallr. проросли, для дальнейшего развития паразита должна состояться встреча апекса проростка с корнем подсолнечника и последующее его проникновение в корень. В процессе проникновения в корень подсолнечника, клетки проростка *O. cumana* Wallr. раздвигают его клетки (Сукачёв, 1899; Шрейнер, 1904; Бейлин, 1947 а).

Под влиянием корневых выделений растения-хозяина семена заразики могут прорасти в почве на несколько миллиметров. Находясь в контакте с корнем, апикальные клетки проростка заразики выделяют клейкое вещество и ферменты, с помощью которых разлагает межклеточный пектин. А высокое осмотическое давление внутри апикальных клеток способствует их

проникновению непосредственно в клетки коровой паренхимы корня подсолнечника путём вдавливания и разрушения клеточной стенки.

Таким образом, апексы проростка заразики могут проникать непосредственно в клетки коровой паренхимы, а также обходя их по межклетникам (Панченко, Антонова, 1974; Антонова, 1977; 1978 а; 1978 б; Joel, Losner-Goshen, 1994). Они стремятся достичь ксилемы и флоэмы корня и проникнуть в них. Проникновение апикальных клеток проростка заразики в сосуды является пусковым моментом для их деления и формирования многоклеточного гаусториального органа внутри коровой паренхимы, образования в нём собственной проводящей системы и развития, так называемого, клубенька снаружи корня (Антонова, 1978 а).

Т. С. Антоновой, открыта способность гаусториальных клеток заразики выделять, во внешнюю среду экстрацеллюлярные ферменты, способствующие лизису клеточных стенок корня подсолнечника (Антонова, Панченко, 1976; Антонова, 1996). Данное открытие получило своё дальнейшее развитие в исследованиях зарубежных учёных. Известно, что гаусториальные клетки выделяют пектолитические ферменты, которые растворяют межклеточные пластинки, и при продвижении к сосудам, не нарушают кортикальные клетки корня подсолнечника (Joel, Losner-Goshen, 1994; Joel *et al.*, 1996).

К концу 90-х годов прошлого столетия существенных проблем, доставляемых заразихой на полях подсолнечника в России, не возникало. Возникали даже трудности в сборе её семян, необходимых для постоянной оценки селекционного материала подсолнечника на устойчивость к этому растению-паразиту. В течение двух последних десятилетий интенсивное возделывание этой высокорентабельной культуры способствовало расширению её посевных площадей, что привело к нарушению землепользователями научно-обоснованного чередования культур. При сложившихся условиях использование гибридов подсолнечника иностранной селекции в России в качестве семенного материала, восприимчивого к

местной заразики, поспособствовало накоплению её семян в почве и ускорению расообразовательного процесса (Антонова и др., 2012; 2015).

1.3 Структура популяций *O. citana* Wallr. различного географического происхождения

Часто в сельскохозяйственной практике высокопродуктивные устойчивые сорта и гибриды при продвижении в новые районы, или при длительном их возделывании на одном и том же месте, поражаются новыми появившимися расами паразита. В природных условиях паразит представлен в виде популяции биотипов, обладающих наследственными особенностями. Расовая принадлежность биотипов заразики определяется по их способности поражать группу линий-дифференциаторов подсолнечника.

Первое упоминание о массовом поражении заразихой культурного подсолнечника в России было сделано А. Олдамовым в 1866 году в Воронежской губернии (Олдамов, 1866). Здесь заразика паразитировала на полынях (*Artemisia maritima incana* Schm. и *A. austriaca* Jacq.) и в результате перешла на подсолнечник, так как он оказался более подходящим растением-хозяином, чем полыни (Бейлин, 1947 а). На подсолнечнике заразика стала прекрасно развиваться и постепенно распространилась, вместе с этой культурой в новые регионы её возделывания (Венцлавович, 1941).

К концу XIX – началу XX веков зона распространения заразики расширилась, и этот паразит стал серьезной угрозой для посевов подсолнечника, так как приводил к резкому снижению урожайности. В некоторых местах посевы подсолнечника были заброшены из-за отсутствия эффективных способов борьбы с заразихой (Шрейнер, 1904; Мальцев, 1913; Стебут, 1916).

В результате проведенных исследований В. С. Пустовойтом и Л. А. Ждановым, было установлено, что заразика в природе представлена различными по патогенности физиологическими расами. По устному

заявлению профессора В. Р. Заленского, заразику, вызывающую на корнях вышеуказанных сортов вздутия, назвали расой А. Данного рода вздутия, являлись следствием усиленной деятельности коры и древесины, благодаря чему происходило ускоренное появление вторичных тканей в этой части корня. Внутри образовавшегося утолщения корня находился отмерший росток заразики (Плачек, 1921).

Более агрессивную популяцию заразики, преодолевающую устойчивость сортов к расе А паразита, таких как Саратовский 169 и Круглик А-41, назвали расой Б (в русской транскрипции) (Пустовойт, 1926 а; Жданов, 1930). В. С. Пустовойтом и А. М. Роциным было выявлено, что заразики расы Б была неоднородна по составу и различна по вирулентности. В её состав входили 12 рас этого растения-паразита (Пустовойт, 1940; Роцин, 1940). В связи с этим её стали называть комплексом рас Б. Гетерогенность комплекса рас Б свидетельствовала о продолжающейся дифференциации новых биотипов заразики.

В результате внедрения и районирования нового устойчивого сортимента подсолнечника в производство изменяется направление естественного отбора в популяции паразита. Так, ярким примером может служить исторический факт создания сортов подсолнечника, устойчивых к расе А и комплексу рас Б заразики (Рубин, Арциховская, 1968).

Было отмечено, что раса А чаще встречалась в Саратовской и Воронежской областях, а заразики комплекса рас Б – в Ростовской области, Краснодарском крае, на Юге Украины, в Молдавии. Новые расы паразита образуются в ходе естественного отбора биотипов, более приспособленных к климатическим условиям и сортименту питающих его растений, складывающемуся в процессе гибридизации, спонтанного мутагенеза и гетерокариозиса (Гешеле, Пустовойт, 1974).

В. В. Толмачёвым были проведены исследования и проанализирован расовый состав популяций заразики в бывшем СССР. Обозначение латинской буквой «С» молдавского биотипа заразики не соответствовало

обозначению предыдущих рас «А» и «Б». Он выявил расу А только на полыне в окрестностях Бишкека, а расу Б на сорте-популяции Гигант 549 в коллекционном питомнике опытной станции ВИР. В начале 90-х годов прошлого века в районах возделывания подсолнечника в Краснодарском крае преобладала раса С заразики с невысокой концентрацией вирулентных биотипов, названных далее в соответствии с латинским обозначением расой D (Толмачёв, 1990).

Возделывание устойчивых сортов подсолнечника к заразику расы С вызывало прорастание её семян и их дальнейшую гибель, что привело к постепенному уменьшению основного количества семян этого растения-паразита в почве (Пустовойт и др., 1983).

Раса D заразики не имела морфологических отличий от молдавского биотипа (расы С). Она не вызывала отложения лигнина в сосудах ксилемы в точке контакта с гаусториальными клетками паразита. Это свидетельствовало о том, что механизм устойчивости по отношению к молдавскому биотипу заразики основан на воздействии химических агентов самого паразита, которые выделялись его гаусториальными клетками (Antonova, 1994; 1996). В результате проведенной селекционной работы были созданы новые сорта подсолнечника устойчивые к этой расе, которые эффективно контролировали *O. cumana* Wallr. в бывшем СССР вплоть до 90-х годов прошлого столетия. В Российской Федерации на протяжении последних двух десятилетий вследствие интенсификации растениеводства, нарушения севооборотов, а также использования генетического материала из зарубежных селекционных программ стали поражаться не только отечественные, но и лучшие зарубежные гибриды подсолнечника местными экотипами паразита (Antonova, 2014). В последнее время были идентифицированы новые и высоковирулентные биотипы *O. cumana* Wallr. расы E, F, G и H из южных регионов Российской Федерации (Антонова и др., 2012; Antonova *et al.*, 2014).

С началом 80-х годов прошлого века, убытки, вызываемые заразией, были основным фактором, ограничивающим производство подсолнечника в Испании, Румынии, Украине, Турции и Болгарии, которые известны как основные регионы возделывания этой важной масличной культуры (Indelen *et al.*, 1983; Aćimović, 1984).

Особенно интересно поражение подсолнечника заразией (*O. cumana* Wallr.) в Испании, куда он был завезён испанскими завоевателями и возделывается с XVI-го века. Здесь подсолнечник изначально выращивали в садах в качестве декоративного растения, а также в небольших хозяйствах из-за его ценных пищевых свойств. В центральных и южных районах Испании заразия впервые стала известна в 1958 году, где выращивались на протяжении десятилетий восприимчивые сорта кондитерского и масличного подсолнечника (Diaz-Celaeta, 1974). В конце 70-х годов здесь были идентифицированы расы В и С заразии (Gonzalez-Torres *et al.*, 1982). Нарушение научно-обоснованного чередования культур, частое возвращение подсолнечника на одно и то же место быстро привело к формированию новых высоковирулентных биотипов заразии, поразившие все устойчивые на тот момент гибриды. Эти биотипы паразита были названы расами D, E, F. Раса F заразии была идентифицирована здесь в середине 90-х годов (Alonso *et al.*, 1996; Dominguez *et al.*, 1996 c). L. Velasco с соавторами (2007) сообщили об устойчивости подсолнечника к этой расе. Раса F *O. cumana* широко распространена в Испании в провинциях Севилья, Кордоба, Куэнка (Melero-Vara *et al.*, 1989; 2000). Наиболее засоренными заразией оказались области Есиха и Кармона (Fernandez-Escobar *et al.*, 2008). В Андалусии была обнаружена высоковирулентная раса G заразии, поражающая устойчивые ко всем предшествующим расам гибриды подсолнечника (Molinero-Ruiz *et al.*, 2005; Velasco *et al.*, 2011).

В Румынии была изучена вирулентность популяций *O. cumana* Wallr. по отношению к донорам устойчивости подсолнечника, доступным в конце 70-х годов прошлого столетия. Появившиеся пять рас А-Е этого вида

заразихи на подсолнечнике контролируются доминантными генами Or_1-Or_5 , которые отвечают за горизонтальную и вертикальную устойчивость (Vranceanu *et al.*, 1980). Раса F была идентифицирована в Румынии в 1997 году. К 2000 году стали поступать сведения о поражении гибридов подсолнечника, устойчивых к расе F заразихи. В результате проведенных исследований с 2000 по 2007 годы в Тулче (области Румынии вдоль побережья Черного моря) было продемонстрировано возникновение новых высоковирулентных рас паразита, они были названы расами G и H (Păcureanu-Joita *et al.*, 2008).

Первое сообщение об *O. cumana* Wallr. в Сербии было сделано в 50-х годах прошлого столетия. Как предполагают Miladinovic с соавторами (2014), обнаруженные в то время популяции заразихи, вероятно, являлись расой B, потому, что здесь возделывались масличные сорта и гибриды подсолнечника из России с устойчивостью к расе A (Miladinovic *et al.*, 2014). В 1990-е годы в Сербии вновь наблюдалось поражение подсолнечника заразихой, нанося стране экономический ущерб. В результате проведенных исследований была идентифицирована раса E (Mihaljčević, 1996). В течение последних 20 лет зарази́ха распространилась в новые области возделывания подсолнечника в Сербии, однако новые расы пока не идентифицированы (Miladinovic *et al.*, 2014).

Как указывала P. Shindrova инфицирование подсолнечника заразихой в Болгарии было зарегистрировано в первой половине XX-го века, тогда популяции паразита были охарактеризованы как расы A и B. Несколько десятилетий спустя были идентифицированы расы C, D и E и в дальнейшем эффективно контролировались посредством генетической устойчивости (Shindrova, 2006). В начале XXI-го века в Болгарии преобладающей оставалась раса E *O. cumana* Wallr., пока возделываемые гибриды подсолнечника не стали поражаться расой F (Shindrova, 2006). В настоящее время расы E, F, и возможно G, широко распространены в районах возделывания подсолнечника в Болгарии (Batchvarova, 2014).

В Венгрии популяции *O. cumana* Wallr. характеризуются наличием как слабо, так и умеренно вирулентных рас A-D (Zoltán, 2001). В настоящее время раса E является преобладающей в стране (Hargitay, 2014), хотя здесь также была идентифицирована раса F (Molinero-Ruiz *et al.*, 2014).

Сильное поражение подсолнечника заразихой ежегодно отмечают в некоторых регионах Турции. Раса F широко распространена в регионе Тракай (Kaş et al., 2004), на долю которого приходится более половины общей площади подсолнечника в стране. Раса G также была обнаружена в нескольких местах этого же региона. В последние годы часто стал поражаться подсолнечник заразихой в регионе Анатолия, но расовый состав паразита не идентифицирован (Kaş et al., 2012; Molinero-Ruiz *et al.*, 2014).

О поражении подсолнечника заразихой во Франции не сообщалось вплоть до 2007 года, когда наблюдалось первое сильное поражение посевов подсолнечника заразихой (Jestin *et al.*, 2014). В настоящее время посевы подсолнечника поражаются на юге, а также на западе страны, но информация о расовом составе *O. cumana* Wallr. не доступна (Jestin *et al.*, 2014).

Раса A заразихи была идентифицирована в северо-восточной части Китая в 1990-е годы (Baichun *et al.*, 1996). С тех пор произошло широкое распространение новых рас от A до F, а также идентифицирована раса G во внутренней Монголии (Ma, Jan, 2014; Shi *et al.*, 2015).

В течение последнего десятилетия площадь под подсолнечником на Украине на юге и юго-востоке страны сокращается из-за внедрения в производство коротких севооборотов и, как следствие, появления новых высоковирулентных рас заразихи. Расовая структура популяций *O. cumana* Wallr. юга Одессы и Донецка представлена новыми вирулентными расами F, G и возможно расой H (Burlov *et al.*, 2010; Pototskyi, 2014).

Все усилия селекционеров были направлены в сторону поиска доноров устойчивости, и как следствие, были созданы и широко использовались в селекционной работе устойчивые генотипы подсолнечника. В каждой стране селекционный материал подсолнечника, устойчивый к *O. cumana* Wallr.,

используется для дифференциации локальных вирулентных рас паразита. Но как указывали М. L. Molinero-Ruiz с соавторами (2014), несмотря на то, что недавними работами были идентифицированы расы от А до G. Очень мало работ, оценивающих сходство популяций различного географического происхождения и принадлежности к определённой расе.

Создание линий подсолнечника, резистентных к зарази́хе, не простая задача, главным образом, из-за больших трудностей оценки устойчивости в экспериментальных условиях. В этих условиях существует большая вероятность, что корни подсолнечника не встретятся в почве с семенами зарази́хи и не произойдёт их поражение, что может привести к не эффективному отбору устойчивых образцов.

Среди идентифицированных генотипов подсолнечника, резистентных к определённым расам *O. cumana* Wallr., особенно полезными являются инбредные линии, используемые в качестве дифференциаторов устойчивости. К предложенным А. V. Vrânceanu с соавторами (1980) генотипам подсолнечника, используемым как дифференциаторы рас *O. cumana* Wallr. от А до Е, были добавлены другие инбредные линии, идентифицированные учеными, как устойчивые или восприимчивые к популяциям паразита в разных странах или в районах выращивания внутри разных стран. Это линия LC1093 устойчивая к расе F в Румынии (Păcureanu-Joita *et al.*, 1998), и линия P96 (Fernández-Martínez *et al.*, 2004), которая была идентифицирована как резистентная к расе F в Испании и восприимчивая к расе G в Турции (Molinero-Ruiz *et al.*, 2014). Использование вышеуказанных линий-дифференциаторов даёт возможность достоверно охарактеризовать расовый состав *O. cumana* Wallr. во многих странах.

Следует отметить, что в настоящее время весьма актуально изучение генетики паразита. По данным М. I. Rodriguez-Ojeda с соавторами (2013) исследования в области наследования генов авирулентности у *O. cumana* Wallr. подтвердили схему взаимодействия ген-на-ген в системе взаимоотношений зарази́ха-подсолнечник для рас Е и F.

Современные методы молекулярных исследований всё чаще стали применяться для тестирования устойчивости подсолнечника к зарази́хе и другим патогенам (Tang *et al.*, 2004). Большая часть исследований, проведенных на молекулярном уровне, была нацелена на картирование генов устойчивости подсолнечника к расам E и F. Ген *Or*₅, контролирующий устойчивость к расам от A до E и всем предыдущим, был нанесен на теломерную область группы сцепления (LG) 3 генетической карты подсолнечника (Sukno *et al.*, 1999; Lu *et al.*, 2000; Tang *et al.*, 2003; Perez-Vich *et al.*, 2004). A. Márquez-Lema с соавторами (2008) выявили теломер-связанную целевую область усиления полиморфизма, (TRAP) маркер, связанный с геном *Or*₅. I. Imerovski с соавторами (2013) показали, что простая последовательность повторения (SSR) маркеров LG 3 была тесно сцеплена с генами устойчивости *Or*₂, *Or*₄ и *Or*₅. Что касается устойчивости подсолнечника к расе F зарази́хи из Испании собранной на линии P-96, то анализ QTL показал наличие шести локусов количественных признаков, оказывающих умеренное воздействие на сокращение числа стеблей зарази́хи на одно растение, три из них нерасоспецифические (Akhtouch *et al.*, 2002; Pérez-Vich *et al.*, 2004). Данные результаты свидетельствуют о том, что устойчивость подсолнечника к *O. cumana* Wallr. контролируется комбинацией качественной, расоспецифической устойчивости, отвечающей за наличие или отсутствие зарази́хи и количественной, нерасоспецифической, которая влияет на число стеблей зарази́хи на растении. J. Louarn с соавторами (2014) идентифицировали четыре локуса количественных признаков для испанской зарази́хи расы F. Два из них были связаны с числом клубеньков зарази́хи на растении, а два других контролировали их отмирание. Механизм устойчивости к этой популяции паразита был получен из линии LR1. Эта линия была получена путём межвидового скрещивания *H. debilis* Nutt. x *H. annuus* L. (Labrousse *et al.*, 2001).

1.4 Селекция подсолнечника на устойчивость к *O. cumana* Wallr.

Практически с самых первых дней образования первого на Кубани опытно-селекционного поля «Круглик» возникла проблема борьбы с заразихой (*Orobancha cumana* Wallr.) (Стебут, 1913; Плачек, 1920; Пустовойт, 1926 б). В 1909 году В. С. Пустовойтом на опытно-селекционном поле «Круглик» было проведено испытание форм подсолнечника народной селекции на естественном инфекционном фоне для выявления форм, устойчивых к заразице (Пустовойт, 1926 б). Огромная работа по изучению заразицы была проделана и на Саратовской селекционной станции (Плачек, 1919; 1928; Стебут, 1916; Плачек, Стебут, 1975). В результате проведенных исследований были выявлены различия в поражении заразицей местных сортов подсолнечника и обнаружены устойчивые к ней образцы, что навело Е. М. Плачек, В. С. Пустовойта и Л. А. Жданова на мысль о возможности проведения селекционной работы по устойчивости к заразице (Плачек, 1919; Пустовойт, 1926 б; Жданов, 1927).

Первостепенной и наиболее важной задачей, стоящей перед учеными, было создание устойчивых к заразице сортов и в 1909-1913 гг. В. С. Пустовойтом на опытно-селекционном поле «Круглик» и Е. М. Плачек на Саратовской опытной станции, были начаты первые работы по селекции подсолнечника на резистентность к этому растению паразиту (Плачек, 1919; Пустовойт, 1926 б).

В 1916 году В. С. Пустовойтом методом многократного индивидуального отбора был создан первый заразицоустойчивый сорт подсолнечника Круглик – 7-15-163. Этот сорт обладал высоким потенциалом, и по урожайности превышал местные образцы (Пустовойт, 1926 б). Аналогичным методом Е. М. Плачек на Саратовской селекционной опытной станции в 1919 году были выделены три семьи подсолнечника (206, 420, 169), которые обладали устойчивостью к заразице. В результате из семьи 169 был создан сорт Саратовский 169 (Плачек, 1928).

В 1925 году В. С. Пустовойтом тем же методом из сорта 7-15-163 был создан новый высокоурожайный заразихоустойчивый сорт подсолнечника Круглик 631. Через два года в Госсортсеть был передан еще один устойчивый к заразихе сорт подсолнечника Круглик А-41, превосходивший ранее районированные по ряду хозяйственно ценных признаков (Пустовойт, 1937; 1957).

Приведенные выше устойчивые к заразихе сорта подсолнечника начали широко возделываться, и занимали наибольшие площади в зонах его возделывания. Как отмечал С. И. Жегалов (1924), создание и внедрение в производство иммунных к заразихе сортов подсолнечника устраняет необходимость дальнейшей работы по борьбе с этим растением-паразитом. Однако из разных районов Краснодарского края, Ростовской и Воронежской областей, Украины поступали сведения о сильном поражении лучших сортов подсолнечника, устойчивых к заразихе (Жданов, 1935; Пустовойт, 1937; 1939; 1967). В связи с этим учеными опытной станции «Круглик» были проведены исследования по искусственному заражению сортов Круглик 631, Круглик А-41 и Саратовский 169 заразихой из разных районов возделывания подсолнечника, позволившие выявить новую расу заразихи. Аналогичные результаты получил в исследованиях Л. А. Жданов на Донской опытной станции масличных культур (Жданов, 1927).

В 1928 году в районе сильного распространения заразихи комплекса рас Б в Краснодарском крае был организован Армавирский опорный пункт, на базе которого был создан участок поля с жестким инфекционным фоном путем дополнительного внесения семян заразихи. На этом участке был высеян весь селекционный материал. В результате оценки заразихоустойчивости практически все образцы подсолнечника имели сильное поражение заразихой. Образцы подсолнечника из Андреевского района Донецкой области, Гуляйпольского района Запорожской области, а также Днепропетровской, Полтавской областей, были поражены заразихой в значительно меньшей степени. В результате эти образцы послужили ценным

исходным материалом для селекции подсолнечника на устойчивость к комплексу рас Б заразики (Жданов, 1930; Бейлин, 1930, 1947 б; Щербина, 1931; Пустовойт, 1937).

В конце 30-х годов прошлого столетия ареал расы Б практически совпадал с зоной возделывания подсолнечника в Европейской части России. Это указывает на то, что создание резистентных к заразику расы А сортов подсолнечника и введение их в культуру привели к резкому исчезновению этой расы паразита. Распространение устойчивых форм подсолнечника вызвало приспособление части потомства этого растения-паразита. Дальнейшее развитие потомства у заразики, преодолевающего устойчивость подсолнечника к расе А, в итоге, привело к появлению нового, более вирулентного комплекса рас Б, способного поражать сорта, иммунные к прежней расе этого паразита (Бейлин, 1947 б; Рубин, Арциховская, 1968).

Возникшую проблему поражения подсолнечника комплексом рас Б удалось решить усилиями селекционеров, и к 1937 году были созданы и районированы выносливые к заразику Б и устойчивые к подсолнечной моли сорта Ждановский 8281, Ждановский 6432, Вейделевский 61, Вейделевский 62, Армавирский 762 и Армавирский 768. Хотя эти сорта и поражались комплексом рас Б, но реакция их на заражение была более слабой, чем у прежних сортов (Пустовойт, 1960; 1963).

Позднее были созданы выносливые к заразику сорта подсолнечника, значительно превосходящие вышеуказанную группу сортов по устойчивости к заразику комплекса рас Б, масличности семян, сбору масла с гектара и другим хозяйственно ценным признакам. Урожайность выносливых сортов в условиях сильного засорения почвы семенами заразики расы Б в 2-5 раз превышала продуктивность невыносливых (Пустовойт, 1966; 1975).

В процессе селекционной работы во ВНИИМК проводились сравнительные исследования расы А и комплекса рас Б для выявления различий между ними и установления механизма устойчивости у подсолнечника. У устойчивых сортов подсолнечника потребовалось

детальное изучение взаимоотношений растения-хозяина и паразита. Изучались морфологические особенности семян заразики из разных популяций (Пушкарёва, 1930).

В течение почти 35 лет практически все основные площади подсолнечника засеивались заразикустойчивыми сортами, но к началу 60-х годов прошлого столетия стала поступать информация о поражении их более вирулентной расой заразики. Так в 1963 году на Каушанском сортоучастке Молдавской ССР все сорта, бывшие устойчивыми к комплексу рас Б, оказались пораженными заразикой (Бухерович, 1966). С 1964 по 1966 годы на юго-западе Румынии был отмечен значительный экономический ущерб от поражения подсолнечника заразикой. Румынский сорт Рекорд, ВНИИМК 8931 и другие, устойчивые к заразику комплекса рас Б, в этом регионе были поражены заразикой в значительной степени (Бухерович, 1967). Сам факт поражения сортов подсолнечника ВНИИМК 6540, ВНИИМК 8931 и аналогичных по резистентности генотипов, которые являлись устойчивыми к комплексу рас Б заразики, свидетельствовал об очагах эпифитотии, вызванной новой вирулентной расой, которую впоследствии назвали «молдавской» (Бурлов, Костюк, 1976). Позднее этот биотип заразики начал поражать ранее устойчивые сорта подсолнечника и быстро распространялся во всех регионах возделывания культуры, особенно на Северном Кавказе.

В результате успешной селекционной работы были созданы новые сорта подсолнечника, устойчивые к этой расе, которые в течение десятка последующих лет позволили решить проблему. Механизм устойчивости сортифта подсолнечника к «молдавскому» биотипу заразики был охарактеризован впервые во ВНИИМК Т. С. Антоновой (1973-1978). У иммунных форм подсолнечника, которые были выделены из сортов Молдавский 41, Армавирский 3497, Кировоградский 23, Саратовский 2 и Ромсун 53 (Антонова, 1977; 1978 а). Аналогичный механизм устойчивости был продемонстрирован у межвидовых гибридов, созданных во ВНИИМК и у самоопылённых линий, полученных Т. С. Антоновой из образцов

коллекции ВИР американского, австралийского и афганского происхождения (Антонова, 1976; 1978 б).

При изучении наследования признака резистентности подсолнечника к молдавскому биотипу заразихи было выявлено, что устойчивость контролируется одним доминантным геном (Шарова, 1970; Бурлов, 1976; Толмачёв, 1990). Механизм устойчивости подсолнечника к комплексу рас Б заразихи носил иной характер. Здесь гаусториальный орган заразихи погибал в кортикальных клетках корня, не достигая сосудов ксилемы вследствие реакции сверхчувствительности (Антонова, 1977). Важным аспектом в селекции на устойчивость к *O. cumana* Wallr. является исследование механизмов, вовлеченных в резистентность. Описано два типа защитной реакции устойчивых форм подсолнечника различного происхождения. Для первого типа защитной реакции характерно повреждение клеток коровой паренхимы. Второй тип защитной реакции проявляют элементы ксилемы корня подсолнечника (Панченко, Антонова, 1974; 1975 а). Лигнин, накапливаемый в поврежденных клетках корня подсолнечника, образуется под воздействием пероксидазы, которая выделялась паразитом (Антонова, 1978 а). Были предложены разновидности пероксидазы, выделяемой заразихой, как объяснение различной вирулентности рас А и Б. Различные механизмы устойчивости были описаны для линий-дифференциаторов, резистентных к нескольким расам. Например, механизм устойчивости сорта Ждановский 8281, несущий ген Or_2 , включал реакцию сверхчувствительности (Antonova, Ter Borg, 1996).

Кроме накапливаемого лигнина у устойчивых генотипов подсолнечника может наблюдаться дефицит стимуляторов прорастания семян заразихи (Wegmann *et al.*, 1991). Также было описано несколько механизмов устойчивости к *Orobanchе*: недостаточное количество выделяемых корнями растения-хозяина стимуляторов прорастания; механические или химические барьеры (лигнификация или реакция сверхчувствительности); накопление токсичных компонентов, которые

замедляют рост клубеньков и связь их с сосудистой системой хозяина (Alonso, 1998; Labrousse *et al.*, 2001, 2004; Echevarria-Zomeno *et al.*, 2006).

Источники устойчивости подсолнечника к заразихе были обнаружены в результате селекционной работы, проводимой в бывшем СССР. Они произошли из первых высеваемых разновидностей культурного подсолнечника. Генетическая устойчивость к первым расам паразита была идентифицирована у дикорастущего вида *H. tuberosus* L. (Пустовойт, 1966). Культурный материал, происходящий из ранних культурных сортов СССР и *H. tuberosus* L., являлся важным источником устойчивости для комплекса рас *O. cumana* Wallr. в Румынии (Vranceanu *et al.*, 1980; Škorić *et al.*, 2010).

В имеющемся генофонде подсолнечника прослеживалась нехватка доноров устойчивости к вирулентным расам *O. cumana* Wallr. В связи с этим была проведена полевая оценка 903 образцов подсолнечника. В результате в Турции было выявлено 22 источника устойчивости подсолнечника к заразихе (Gulya *et al.*, 1994) и только у 4 из 55 возделываемых образцов, была определена резистентность к патотипу-расе F, преобладающей в Испании (Fernández-Martínez *et al.*, 2000). В Испании было обнаружено только 8 устойчивых и 33 расщепляющихся источников резистентности к расе E при оценке 429 образцов различного происхождения (Dominguez *et al.*, 1996 c). Резистентность к расам E и F была обнаружена преимущественно у многолетних дикорастущих видов *Helianthus*, хотя однолетние виды устойчивые к заразихе, также были идентифицированы. Устойчивость к *O. cumana* Wallr. была также идентифицирована у дикорастущих видов *Helianthus* в других странах (Погорлецкий, Гешеле, 1978; Škorić, 1988; Christov *et al.*, 1996). Все эти исследования демонстрируют, что дикорастущие виды *Helianthus* составляют главный резерв генов, контролирующих устойчивость к новым высоковирулентным расам заразихи.

В Испании, J. Ruso (1996) с соавторами и J. M. Fernandez-Martínez (2000) с соавторами обнаружили устойчивость к нескольким вирулентным расам, включая расу F, у 29 многолетних дикорастущих видов. Однолетние

виды показали более низкую устойчивость, только 4 из 18 оцененных образцов проявили резистентность к расе F (Fernández-Martínez *et al.*, 2000).

В Сербии N. Hladni с соавторами (2009) разработали пять новых инбредных линий, устойчивых к расе E от межвидовых популяций, происходящих из *H. deserticola* H.. О генетической устойчивости к расе E сообщалось в нескольких исследованиях, которая контролируется одним доминантным геном *Or₅* (Sukno *et al.*, 1999; Lu *et al.*, 2000; Pérez-Vich *et al.*, 2004), хотя другими исследованиями показан генетический контроль двумя независимыми доминантными генами (Domínguez, 1996 b).

Также прослеживался дефицит источников устойчивости к расе F *O. cumana* Wallr., в генотипах культурного подсолнечника. Хотя в Испании и была обнаружена устойчивость некоторых генотипов подсолнечника (Rodríguez-Ojeda *et al.*, 2001; Fernández-Martínez *et al.*, 2004; Pérez-Vich *et al.*, 2006), Румынии (Păcureanu-Joita *et al.*, 2004), Турции (Kaya *et al.*, 2009), и России (Gontcharov *et al.*, 2004; Gontcharov, 2009).

Высокая степень устойчивости наблюдалась у дикорастущих видов подсолнечника, хотя некоторая резистентность к новым вирулентным расам также была найдена в старых культурных сортах советского происхождения. Из этого материала были созданы четыре линии, одинаково устойчивые к расам B, E и F и восприимчивой или показывающей расщепление к расе G (Fernandez-Martínez *et al.*, 2004) и три, показывающие количественную резистентность к расе F, (Pérez-Vich *et al.*, 2005). Как уже упоминалось ранее, популяции *O. cumana* Wallr., преодолевающие устойчивость подсолнечника к расе F, были обнаружены в нескольких странах и названы расами G и H. Был проведён поиск источников устойчивости к этим расам паразита (Păcureanu-Joita *et al.*, 2009 b; Kaya *et al.*, 2004, 2009; Antonova *et al.*, 2013). Отсутствие линий дифференциаторов подсолнечника значительно затрудняет идентификацию новых высоковирулентных рас заразики (Škorić *et al.*, 2010).

По данным М. Păcureanu-Joita с соавторами (2008) протестированные биотипы F₁ от скрещивания между устойчивой линией АО-548 и

восприимчивой AD-66, при заражении популяцией *O. cumana* Wallr. преодолевающей резистентность подсолнечника к расе F из Румынии, показали соотношение устойчивых растений к восприимчивым (15:1) и (3:1) в F₂ и BC₁ поколениях. Это указывает на то, что устойчивость у линии АО-548 контролируется двумя независимыми доминантными генами (Păcureanu-Joita *et al.*, 2008). Доминантное наследование признака устойчивости к разным расам заразики у подсолнечника описано А. V. Vrânceanu с соавторами (1980), S. Sukno с соавторами (1999), J. M. Fernández-Martínez с соавторами (2008), B. Pérez-Vich с соавторами (2002), L. Velasco с соавторами (2011). L. Velasco с соавторами (2007) было установлено неполное доминирование признака устойчивости к заразику расы F у линии J1, полученной из дикорастущих многолетних видов *Helianthus grosseserratus* Martens и *Helianthus divaricatus* L., а также было отмечено, что данный тип доминирования часто зависит от источника устойчивости и реакции восприимчивой родительской линии, используемой для скрещивания (Velasco *et al.*, 2006; 2011). При межвидовом скрещивании линий, раннее устойчивых к расе E *O. cumana* Wallr. в Сербии с *H. tuberosus* L. и *H. divaricatus* L., были получены растения подсолнечника с устойчивостью к расам F и G (Cvejić *et al.*, 2012; 2014). Предварительные результаты по изучению наследования устойчивости к расам *O. cumana* Wallr. выше, чем F, показали, что признак контролируется рецессивным геном (генами) (Cvejić *et al.*, 2014).

В Болгарии, в сельскохозяйственном институте Добруджа была проведена длительная работа по межвидовой гибридизации с несколькими дикорастущими видами *Helianthus* и получены источники устойчивости к расам от А до G (Christov *et al.*, 1992; 1998; 2009). Линии, устойчивые к расе G, были получены от дикорастущих видов *H. pauciflorus* Nutt., *H. tuberosus* L., *H. divaricatus* L., *H. hirsutus* Raf. и *H. bolanderi* A. (Christov, 2012). М. Christov (2013) также удалось получить подсолнечник с устойчивостью к *O. cumana* Wallr. при межродовой гибридизации *H. annuus* L. с *Inula*

helenium L., *Tithonia rotundifolia* (Mill.) S. F. Blake и *Verbesina helianthoides* Michx.

Устойчивость к расе G заразики переданная от *H. debilis* Nutt. subsp. *tardiflorus* Heiser культурному подсолнечнику контролируется доминантным аллелем одного гена (Velasco *et al.*, 2011). При изучении наследования признака устойчивости у линии АВ-VL-8, к заразику, у которой вирулентность выше, чем у расы F, было показано, что невосприимчивость подсолнечника контролируется одним рецессивным геном *or_{ab-vl-8}* (Imerovski *et al.*, 2015).

Всестороннее изучение природы *O. cumana* Wallr. и разработка наиболее рациональных способов борьбы с ней является важной задачей в повышении урожайности этой масличной культуры. Одним из наиболее эффективных способов борьбы с этим растением-паразитом является непрерывная селекционная работа, направленная на создание устойчивых сортов и гибридов подсолнечника к новым высоковирулентным биотипам заразики. Для этого необходимо знать расовую структуру популяций паразита, характеристику новых вирулентных биотипов и их взаимоотношений с подсолнечником.

В настоящее время селекционные программы, ориентированные на создание гибридов подсолнечника, обладающих устойчивостью к *O. cumana* Wallr., в основном базируются на одном доминантном гене. Для обеспечения эффективной селекционной работы в этом направлении необходимо создание аналогов перспективных родительских линий подсолнечника, обладающих устойчивостью к высоковирулентным популяциям *O. cumana* Wallr.. В связи с этим актуальным становится поиск источников устойчивости к высоковирулентной расе G заразики и создание резистентного к ней исходного материала подсолнечника.

2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Почвенно-климатические условия проведения исследований

Исследования проводились на центральной экспериментальной базе Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта» на искусственно инфицированном заразихой участке, в теплицах и камерах искусственного климата фитотронно-тепличного комплекса, а также – в лаборатории иммунитета и молекулярного маркирования отдела подсолнечника в 2012-2016 гг.

Центральная экспериментальная база ВНИИМК располагается в северо-восточной области города Краснодара. Почвы данной зоны представлены западно-предкавказским выщелоченным чернозёмом, легкоголинистого механического состава с мощным гумусовым горизонтом 150-180 см. Содержание гумуса в верхнем пахотном слое варьирует от 4,0 до 4,7 %. С увеличением глубины пахотного слоя содержание гумуса уменьшается до 1,7 % (Кириченко, 1953; Блажний, 1958; Симакин, 1969).

Структура пахотного слоя почвы комковато-зернистая с рыхлым сложением, а в подпахотном слое зернисто-комковатая. Такая почва имеет высокую водопоглотительную способность, ее наименьшая влагоёмкость составляет 27-30 %. Однако, эти почвы накапливают небольшое количество влаги, доступной для растений. В двухметровом слое такой почвы запасается 560-694 мм влаги, из которой лишь 40 % приходится на долю продуктивной (Кузнецов, 1959; Шкода, 1974).

Из данных представленных лабораторией агрохимии кислотность почвы (рН) составила 5,6-5,8. В почве отмечено следующее содержание органических веществ и микроэлементов: 22,5-24,8 мг/100 г – подвижного фосфора, 18,9-20,4 мг/100 г – обменного калия, 0,29-0,37 мг/кг – подвижных

форм бора, 0,16-0,19 мг/кг – кобальта, 21,7-24,8 мг/кг – марганца, 0,25-0,30 мг/кг – меди, 0,19-0,25 мг/кг – молибдена, 3,3-3,8 мг/кг – цинка.

Климат исследуемой зоны Краснодара умеренно-континентальный, отличительной чертой которой, является высокая амплитуда колебаний температур между теплыми и холодными сезонами. Географическое расположение зоны исследования относительно Черного и Азовского морей объясняет рост континентальности климата с юго-запада на северо-восток, для него характерны жаркое лето и довольно мягкая зима с крайне неустойчивым снежным покровом. Весна в этом районе ранняя, но при этом не исключая майских заморозков. Первая половина осени практически без осадков, но вторая половина осени характеризуется их большим количеством. Почва может промерзнуть в отдельные годы на глубину 20-25 см, но длительность такого периода непродолжительна (Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю, 1961).

Главными климатическими факторами, определяющими формирование растений, являются: количество выпадающих осадков и температура воздуха.

Количество осадков, выпавшее, за период вегетации подсолнечника в 2012 году составило 293,9 мм, но распределение их по фазам вегетации весьма неравномерное. В осенне-зимний период (с октября по март), осадков выпало меньше – 279,7 мм. Влага накапливается в почве и сохраняется до весны в слое почвы 80-140 см.

Самый теплый месяц 2012 года – июль, температура воздуха в этом месяце составляла 25,8 °С. В летний период, температура воздуха иногда поднималась до отметки 38-40 °С. Самый холодный месяц года – февраль, минимальная температура - 20,8 °С (Данные элементов погодных условий за 2012-2015 год, метеостанция «Круглик»).

На рисунках 2.1 и 2.2, таблице 2.1 и 2.2 представлена характеристика метеорологических условий вегетационного периода подсолнечника в период проведения исследований (2012-2015 гг.).

Краснодар, метеостанция «Круглик», 2012-2015 гг.

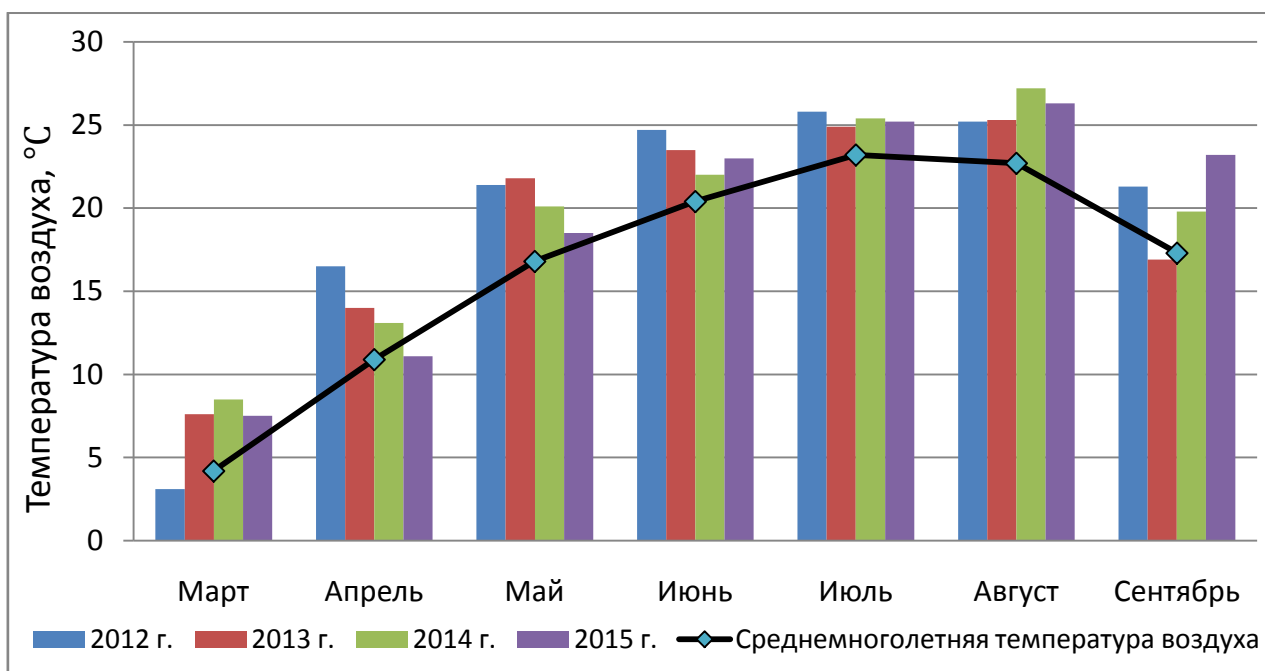


Рисунок 2.1 – Динамика среднесуточных температур воздуха в годы проведения опытов в сравнении со среднемноголетними показателями

Краснодар, метеостанция «Круглик», 2012-2015 гг.

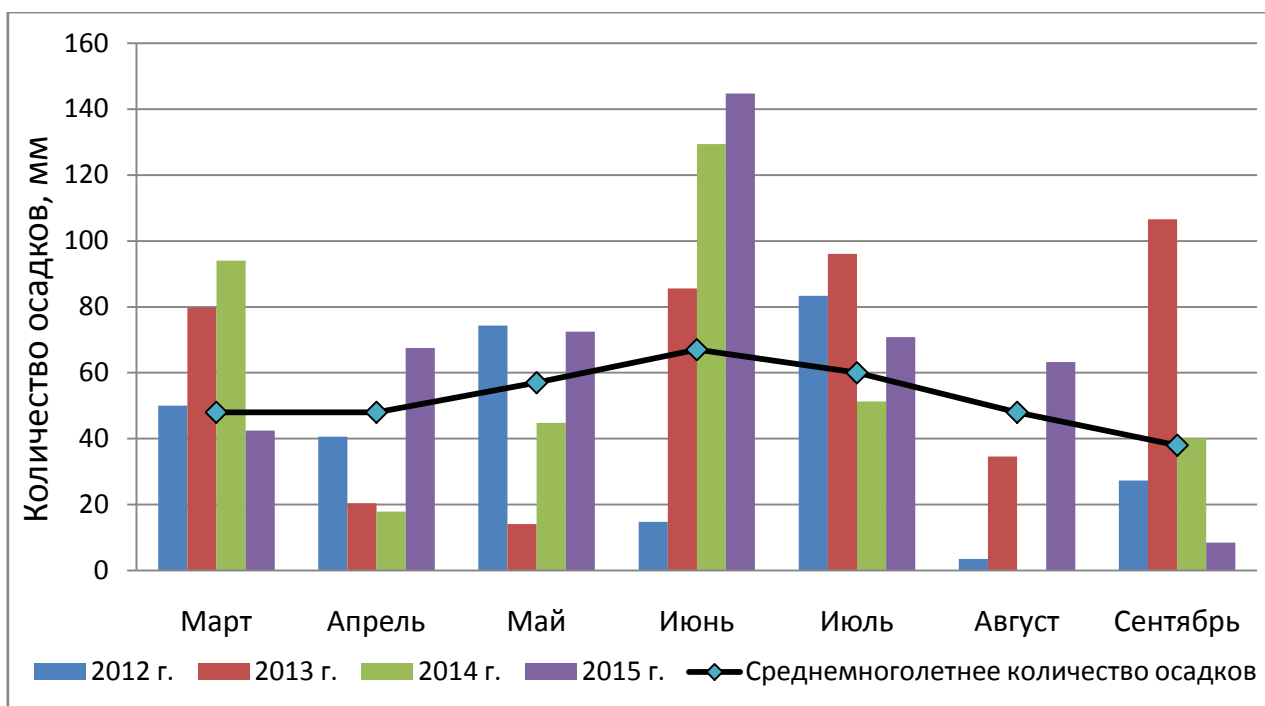


Рисунок 2.2 – Динамика количества осадков в годы проведения опытов в сравнении со среднемноголетними показателями

В период проведения опытов наблюдались отклонения от среднесуточных показателей, это подтверждает анализ данных по среднесуточной температуре воздуха (табл. 2.1) и количеству выпадающих осадков (табл. 2.2). В 2012 году наблюдались отклонения от среднесуточных показателей. Среднесуточная температура была значительно выше средних многолетних данных. Превышения среднесуточной температуры воздуха были отмечены с апреля по сентябрь (табл. 2.1). В результате, относительная влажность воздуха в течение всего периода вегетации растений подсолнечника была пониженной, особенно это проявлялось в летний период.

Таблица 2.1 – Метеорологические условия 2012-2015 года в сравнении со среднесуточными значениями

Краснодар, метеостанция «Круглик», 2012-2015 гг.

Месяц	Средне-много-летняя	Среднесуточная температура воздуха, °С							
		2012 г.		2013 г.		2014 г.		2015 г.	
		факти-ческая	откло-нение	факти-ческая	откло-нение	факти-ческая	откло-нение	факти-ческая	откло-нение
Март	4,2	3,1	-1,1	7,6	+3,4	8,5	+4,3	7,5	+3,3
Апрель	10,9	16,5	+5,6	14,0	+3,1	13,1	+2,2	11,1	+0,2
Май	16,8	21,4	+4,6	21,8	+5	20,1	+3,3	18,5	+1,7
Июнь	20,4	24,7	+4,3	23,5	+3,1	22,0	+1,6	23,0	+2,6
Июль	23,2	25,8	+2,6	24,9	+1,7	25,4	+2,2	25,2	+2,0
Август	22,7	25,2	+2,5	25,3	+2,6	27,2	+4,5	26,3	+3,6
Сентябрь	17,3	21,3	+3,9	16,9	-0,4	19,8	+2,5	23,2	+5,9

Метеорологические условия 2012 года характеризовались понижением уровня количества выпавших осадков, их дефицит был отмечен в июне и августе (14,8 и 3,5 мм), что на 52,2 и 44,5 мм меньше среднесуточных

значений. Сумма осадков выпавших за весь вегетационный период была на 25 % ниже среднего многолетнего показателя (203 мм). В целом, осадки по месяцам выпадали неравномерно (табл. 2.2). Таким образом, метеорологические условия 2012 года в период проведения исследований были удовлетворительными для подсолнечника.

Таблица 2.2 – Метеорологические условия 2012-2015 года в сравнении со среднемноголетними значениями

Краснодар, метеостанция «Круглик», 2012-2015 гг.

Месяц	Средне-много-летнее	Количество осадков, мм							
		2012 г.		2013 г.		2014 г.		2015 г.	
		факти-ческое	откло-нение	факти-ческое	откло-нение	факти-ческое	откло-нение	факти-ческое	откло-нение
Март	48,0	50,0	+2,0	79,8	+31,8	94,0	+46,0	42,5	-5,5
Апрель	48,0	40,6	-7,4	20,4	-27,6	17,9	-30,1	67,5	+19,5
Май	57,0	74,3	+17,3	14,1	-42,9	44,8	-12,2	72,5	+15,5
Июнь	67,0	14,8	-52,2	85,6	+18,6	129,4	+62,4	144,7	+77,7
Июль	60,0	83,4	+23,4	96,1	+36,1	51,3	-8,7	70,8	+10,8
Август	48,0	3,5	-44,5	34,6	-13,4	0,0	-48,0	63,2	+15,2
Сентябрь	38,0	27,3	-10,7	106,6	+68,6	40,1	+2,1	8,5	-29,5

Условия 2013 года оказались благоприятными для роста и развития растений подсолнечника. За весь период вегетации с мая по сентябрь выпало 337 мм осадков, что приблизительно соответствует среднему многолетнему значению. Меньшее количество выпавших осадков отмечено в апреле и мае – 14 и 20,4 мм соответственно. Превышение нормы количества выпавших осадков было отмечено в июне на 18,6 мм и в июле на 36,1 мм (табл. 2.2).

Превышение среднесуточных температур в сравнении со среднемноголетними показателями, отмечено в апреле, мае и июне на 3,1; 5,0 и 3,1 °С соответственно (табл. 2.1).

В 2014 году за весь период вегетации наблюдался дефицит влаги, лишь в июне – на 62,4 мм выпало больше осадков в сравнении со средней многолетней нормой (табл. 2.2). Превышения среднесуточной температуры воздуха были отмечены с марта по сентябрь (табл. 2.1).

Вегетационный период 2015 года являлся вполне благоприятным для роста и развития растений подсолнечника. В мае, июне и июле выпало большое количество осадков – 72,5; 144,7 и 70,8 мм соответственно, что превышало показатель среднего многолетнего значения. Сумма осадков за период вегетации оказалась выше средней многолетней и составила 359,7 мм (табл. 2.2). Значения среднесуточных температур воздуха 2015 года незначительно превышали среднемноголетние показатели (табл. 2.1).

2.2 Материал, схема и методика проведения исследований

В период с 2012 по 2015 гг. были собраны образцы семян заразихи из 64 популяций разных регионов Российской Федерации (табл. 2.3).

Для идентификации расовой структуры популяций *O. citrana* Wallr. различного географического происхождения в период созревания корзинок подсолнечника собирали соцветия заразихи в посевах, просеивали их через сито диаметром ячеек 0,25 мм для отделения семян от венчиков, затем от мелкой минеральной примеси с диаметром 0,1 мм. Очищенные таким способом семена заразихи взвешивали, этикетировали и помещали в морозильную камеру для длительного сохранения их всхожести.

При идентификации расовой структуры популяций заразихи в цветочные ящики размером 13x15x50 см насыпали смесь просеянной почвы с песком в соотношении 3:1, вносили семена заразихи из расчёта 200 мг на 1 кг

почвенно-песчаной смеси. Тщательно перемешивали и высевали семена линий-дифференциаторов подсолнечника.

Таблица 2.3 – Популяции *Orobanche cumana* Wallr. собранные в 2012-2015 гг.

Регион сбора заразики	Количество собранных образцов семян из разных популяций по годам:				Всего
	2012	2013	2014	2015	
Краснодарский край	4	9	1	3	17
Ставропольский край	4	-	1	2	7
Ростовская область	12	7	3	2	24
Волгоградская область	4	2	4	1	11
Воронежская область	-	1	-	-	1
Саратовская область	-	3	-	-	3
Оренбургская область	1	-	-	-	1
Всего					64

В качестве дифференциаторов рас заразики использовали следующие линии подсолнечника: LC1002, LC1003 и LC1093 – устойчивые в Румынии к расам D, E и F соответственно, и ко всем предыдущим согласно латинскому алфавиту. Указанные линии содержат доминантные гены устойчивости: *Or*₄, *Or*₅ и *Or*₆, соответственно (табл. 2.4).

Таблица 2.4 – Дифференциаторы рас *O. cumana* Wallr.

Наименование	Страна происхождения	Гены устойчивости	Устойчивость к расам
LC1002	Румыния	<i>Or</i> ₄	A-D
LC1003	Румыния	<i>Or</i> ₅	A-E
LC1093	Румыния	<i>Or</i> ₅ + <i>Or</i> ₆	A-F
P96	Испания	<i>Or</i> ₅ + <i>or</i> ₆ <i>or</i> ₇	A-F
Тунка	Венгрия	<i>Or</i> ₅ + <i>Or</i> ₇	A-G
ВНИИМК 8883	Россия	-	A-B

Использовали также испанскую линию Р96, устойчивую в Испании к расе F и всем предыдущим по алфавиту благодаря наличию в ней двух рецессивных генов резистентности *or₆or₇*. Гибрид Тунка, имеющий доминантный ген *Or₇*, был использован как высоко устойчивый к расе G и всем предыдущим. Контрольным вариантом служил поражаемый большинством рас заразики сорт подсолнечника ВНИИМК 8883 (табл. 2.4).

Растения подсолнечника выращивали в теплице или камере искусственного климата при температуре воздуха 25-27 °С, освещённости не менее 20000 лк и 16-часовом фотопериоде с дополнительным освещением в утренние и вечерние часы. Осуществляли умеренный полив один раз в сутки при высыхании верхнего слоя почвы. Через 25-30 дней после появления всходов растения выкапывали, отмывали корни водой и учитывали количество растений пораженных заразихой и степень поражения заразихой. По поражению линий-дифференциаторов подсолнечника, несущих гены устойчивости к разным расам заразики, анализировали расовую структуру популяций.

При испытании гибридов подсолнечника на устойчивость к заразики использовали искусственно созданный инфекционный фон. На центральной экспериментальной базе ВНИИМК полевые опыты закладывали на полях селекционного севооборота, где используется технология возделывания подсолнечника, принятая в Краснодарском крае (Кондратьев, Семихненко, 1978; Васильев, 1983).

Предшествующей подсолнечнику культурой в 2012 году была озимая пшеница, азотно-фосфорные удобрения вносили под предшественник. После уборки пшеницы поле обрабатывали дисковой бороной БДТ-7 на 8-10 см, затем проводилась осенняя зяблевая вспашка на глубину 25-27 см. Весной под предпосевную культивацию вносился гербицид «Трефлан» с нормой 2,5 л/га.

Для создания искусственного инфекционного фона очищенные от крупного сора, пропущенные через несколько сит с диаметром ячеек 0,25 мм

и 0,1 мм семена заразики вносили в почву. При этом 1,5 кг семян высоковирулентной популяции заразики из Тащинского района Ростовской области смешивали с 15 кг просеянной почвы и равномерно рассыпали (70 г на 1 м²) с заделкой бороной на глубину 5-6 см. Посев гнездовой, четырёхрядными деланками в трёхкратной повторности рендомизированными блоками. Расстояние между рядами 70 см, между гнёздами 35 см. Площадь деланки 25,2 м². Общая площадь опыта составила 0,5 га. Для более точной оценки заразикустойчивости гибридов подсолнечника, учётными являлись два средних ряда. Контроли размещали через 6 номеров. Посев проводили ручными сеялками, по 2-3 семян в лунку, на глубину 5-6 см в зависимости от влажности почвы. Прорывку проводили в фазу трёх-четырёх пар настоящих листьев. При прорывке в гнезде оставляли по одному растению. В течение вегетации проводили две междурядные культивации и ручную прополку посевов. В конце цветения растения изолировали индивидуальными изоляторами.

Перед уборкой урожая проводили биометрические измерения (высота растений и диаметр корзинки), отбирали корзинки растений для определения структурных элементов урожая в соответствии с разработанной во ВНИИМК методикой (Лукомец и др., 2010).

После биометрического анализа растений подсолнечника, выращенных на различных фонах (факторах) полученные данные обрабатывали одно- и двухфакторным дисперсионным анализом. Определяли средние значения гибридов подсолнечника по продуктивности, их реакцию на факторы среды, доли вкладов различных типов дисперсии в продуктивность растений (Дзюба, 2004; 2010).

Уборку проводили срезанием корзинок и обмолотом вручную в конце августа – начале сентября. Урожайность приводили к чистоте 100 % и влажности семян 14 %. После уборки проводили анализ масличности, лузжистости, массы 1000 семян и массы семян с одной корзинки. Содержание масла в семенах гибридов подсолнечника определяли в отделе

физических методов исследований ФГБНУ ВНИИМК на ЯМР-анализаторе АМВ-1006М по ГОСТ 8.596-2010 «ГСИ. Семена масличных культур и продукты их переработки. Методика выполнения измерений масличности и влажности методом импульсного ядерного магнитного резонанса». Для определения лужистости в семенах подсолнечника использовали применяемый в настоящее время способ, который имеет ГОСТ 10855-64 «Семена масличные. Методы определения лужистости». Массу 1000 семян и массу семян с одной корзинки - по общепринятой для подсолнечника методике (Пустовойт, 1967 а).

При изучении адаптивных особенностей в онтогенезе высоковирулентной заразики и физиологических свойств её семян проводили обследование полей подсолнечника, засорённых этими биотипами заразики. Проводили сбор и учёт растений заразики с различными морфологическими отклонениями, составляя при этом их описание.

Собранные семена высоковирулентной заразики использовали для создания инфекционного фона в открытом и закрытом грунтах на центральной экспериментальной базе ВНИИМК. Растения подсолнечника, выращенные на инфекционном фоне в закрытом грунте, выкапывали через 25-30 дней, отмывали корни водой и изучали с помощью стереоскопического микроскопа раннюю фазу развития растений заразики – клубеньки. На инфекционном фоне в открытом грунте на разных фазах развития растений подсолнечника (от бутонизации до созревания) их выкапывали, отмывали корни водой и изучали разные фазы онтогенеза растений заразики.

При изучении адаптивных особенностей в онтогенезе высоковирулентной *O. cumana* Wallr. и некоторых физиологических свойств её семян, нами был разработан и применён рулонный метод для определения всхожести и температурного оптимума их прорастания.

При определении температурного оптимума прорастания семян заразики объектом исследований служили семена трёх популяций *O. cumana* Wallr. разных лет сбора из коллекции, хранящейся в

замороженном состоянии. Семена популяций заразики из Каневского района Краснодарского края (2003 г.), Киквидзенского района Волгоградской области (2011 г.) и Азовского района Ростовской области (2012 г.) проращивали на корневых экссудатах подсолнечника сорта ВНИИМК 8883.

Рулоны с проростками и семенами заразики помещали в камеру искусственного климата «Биотрон-5». Далее совместно выращивали в течение 10 суток при 16 часовом фотопериоде и температурных режимах 20, 25, 30 и 35 °С. Учет количества проросших семян проводили на пятые и десятые сутки с помощью стереоскопического микроскопа «МБС-10» при увеличении 18х. Эксперимент проводили в трёхкратной повторности. После подсчёта проростков вычисляли соотношение между проросшими и непроросшими семенами.

Для определения способности корневых выделений сельскохозяйственных культур вызывать прорастание семян 8 популяций заразики, различных по вирулентности и географическому происхождению (табл. 5.2), использовали корневые выделения 22 гибридов кукурузы, 5 сортов сои, 2 сортов масличного льна, клещевины, горчицы сарептской и белой, озимого и ярового рапса, сурепицы, яровой вики, донника желтого. Контрольное проращивание проводили под воздействием корневых выделений сорта подсолнечника ВНИИМК 8883. Растворы корневых выделений наливали в чашки Петри, помещали туда кусочки поролона, накрытые фильтровальной бумагой, на которую насыпали семена заразики (Антонова, Арасланова, 2012). Проращивание семян различных популяций заразики проводили в термостате, при температуре 25 °С. На 10-й день учитывали количество проросших семян. Эксперимент проводили в трёхкратной повторности, в каждой по 5 полей зрения стереоскопического микроскопа «МБС-10» при увеличении 18х.

При определении способности корневых экссудатов сорго, просо и суданской травы стимулировать прорастание семян *O. cumana* Wallr. использовали рулонный метод. В эксперименте использовали семена трёх

представленных в таблице 5.2 популяций *O. cumana* Wallr. из Константиновского района (№ 20) и Тацинского района (№ 38) Ростовской области, Каневского района Краснодарского края (№ 43). Семена этих популяций *O. cumana* Wallr. проращивали в рулонах фильтровальной бумаги отдельно друг от друга. Стимулирование их прорастания изучали под воздействием корневых выделений 7 сортов и 1 гибрида сорго зернового, 3 сортов сорго сахарного, 2 суданской травы и 5 просо посевного, каждого отдельно.

Совместное культивирование проводили в камере искусственного климата «Биотрон-5» в течение 20 дней при 16 часовом фотопериоде и температурном режиме 25 °С. Учёт количества проросших семян заразики проводили на 20 сутки аналогично вышеуказанному эксперименту. После подсчёта проростков вычисляли соотношение между проросшими и непроросшими семенами заразики.

В эксперименте по определению способности проростков заразики проникать в корень культуры, использовали пятидневные проростки культуры, вызывающей прорастание семян заразики. По методике, описанной Т. С. Антоновой (1978 а), помещали их между двумя пластинами пенопласта, выстланными льняной тканью, которые скрепляли между собой и помещали в сосуд с питательным раствором Кноппа, где выращивали в течение 20 дней. Через 4 дня выращивания пластины раскрывали, насыпали на растущие корни семена заразики и вновь помещали в сосуд с питательным раствором. Растения выращивали в оптимальных условиях освещённости и температуры. На 21-й день учитывали количество проросших семян заразики. При этом изучали способность проростков заразики проникать в корень культур, не являющихся для неё растением-хозяином.

Для выявления возможных источников устойчивости к современным высоковирулентным биотипам заразики, был изучен обширный генофонд, включающий современные селекционные сорта, перспективные гибриды и линии подсолнечника, культурные образцы и дикорастущие виды *Helianthus*

коллекции ВИР. Исследования проводили на искусственном инфекционном фоне в тепличных условиях методом ранней диагностики заразиоустойчивости (Панченко, 1975 б). Семена образцов подсолнечника высевали рядами по 12-15 семян в ряду. Один ряд контрольного восприимчивого сорта подсолнечника ВНИИМК 8883 высевали в каждый короб. Всего в одном коробе размещали 25 рядов. После прорывки оставляли по 10 растений в ряду. Проводили умеренный полив при высыхании верхнего слоя почвы. В теплице поддерживали температуру и освещение, оптимальные для роста и развития растений подсолнечника и зарази. Через 25-30 дней после появления всходов растения выкапывали, отмывали корни водой и учитывали количество растений и их степень поражения заразой.

При изучении признака устойчивости культурного подсолнечника к расе G зарази материалом исследования служили линии селекции ВНИИМК: ВК301, ВК551, ВК1-имБ и ВК678Б – восприимчивые к заразе и RG – устойчивая к расам от А до G. Принудительное самоопыление и гибридизацию проводили общепринятым для подсолнечника методом (Гундаев, 1971), при этом использовали индивидуальные изоляторы, изготовленные из материала «Спанбонд». Тестирование устойчивости к заразе индивидуальных растений F₁, F₂, BC₁ и родительских форм проводили методом ранней диагностики заразиоустойчивости (Панченко, 1975 б) при искусственном заражении в условиях теплицы.

Для создания инфекционного фона использовали семена популяций зарази, проявивших высокую вирулентность и поразивших линии-дифференциаторы LC1093 и P96, устойчивые к расе F зарази, но поражаемые расой G. Для лучшей сохранности семян зарази хранили их в замороженном состоянии. Для создания искусственного инфекционного фона очищенные семена зарази вносили в тепличные короба со смесью просеянной почвы и песка из расчёта 200 мг на 1 кг почвенно-песчаной смеси (3:1).

Растения подсолнечника выращивали в течение 30 дней при 16- часовом фотопериоде и температуре 25-27 °С. Через 30 дней после появления всходов растения выкапывали и проводили их оценку на устойчивость к заразихе. В качестве восприимчивого контроля был использован сорт подсолнечника ВНИИМК 8883.

Степень доминирования признака устойчивости к заразихе в гибридных комбинациях F_1 рассчитывали по формуле (Beil, Atkins, 1965):

$$h_p = (F_1 - MP) / (P - MP),$$

где h_p – степень доминирования;

F_1 – среднее количество особей заразихи (штук) на одно пораженное растение гибрида F_1 ;

P – среднее количество особей заразихи (штук) на одно пораженное растение устойчивой родительской формы;

MP – среднее количество особей заразихи (штук) на одно пораженное растение обеих родительских форм.

В поколениях F_2 и BC_1 проводили биометрическую обработку результатов с использованием χ^2 -критерия соответствия фактических расщеплений теоретически ожидаемым (Серебровский, 1970; Гершензон, 1979). Выборка для родительских форм составляла 20 растений, гибридов первого поколения 30-60 шт., F_2 более 250 растений. Для BC_1 в различных комбинациях брали все растения.

Статистическую обработку результатов исследований проводили методом одно- и двухфакторного дисперсионного анализа с использованием статистического пакета «СТАТПАК».

Результаты исследований и некоторые особенности методики отдельных опытов излагаются в следующих главах.

3 ИДЕНТИФИКАЦИЯ РАСОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ СЕМЯН ЗАРАЗИХИ ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ РАЗНЫХ РЕГИОНОВ РФ

В настоящее время во многих регионах юга России, считавшиеся ранее устойчивыми к заразихе (*Orobanche cumana* Wallr.) гибриды подсолнечника поражаются этим растением-паразитом. В связи с этим, была проведена идентификация и анализ расовой структуры популяций заразихи из разных регионов Российской Федерации.

На некоторых обследованных полях Краснодарского края в популяциях заразихи преобладает раса Е. Большинство отечественного и зарубежного сортимента подсолнечника, содержащего доминантный ген резистентности *Or*₅, имеет устойчивость к данной расе этого растения-паразита. Однако во всех изученных популяциях заразихи присутствуют высоковирулентные биотипы (F и G), которые более вирулентны, чем раса Е. Это свидетельствует о том, что при дальнейшем возделывании культуры на изученных полях произойдёт быстрое размножение указанных биотипов, так как большинство возделываемого сортимента подсолнечника поражается этими расами заразихи (табл. 3.1).

Так, на двух полях Крыловского района уже преобладает раса G, а на одном раса Е. Однако наличие её на этом поле будет зависеть от выращиваемого сортимента подсолнечника. Возделывание восприимчивых к ней гибридов и сортов подсолнечника продлит её существование, однако она уже утратила свою значимость. На одном из полей этого района уже имеется высоковирулентный биотип Н, об этом свидетельствует степень поражения дифференциатора, устойчивого к расе G. Устойчивость к биотипу заразихи Н отсутствует у современных гибридов и сортов подсолнечника.

Раса G заразихи преобладает на некоторых полях Гулькевичского, Новопокровского, Павловского и Тихорецкого районов. Представленные данные свидетельствуют о начавшемся распространении в Краснодарском

крае высоковирулентной расы G заразили, устойчивость к которой у отечественного сортимента подсолнечника отсутствует (табл. 3.1).

Таблица 3.1 – Поражение дифференциаторов устойчивости подсолнечника заразой из некоторых районов Краснодарского края

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Район	№ поля	ВНИИМК 8883 (восприимчивый контроль)	Степень поражения* дифференциатора устойчивого к расе:					Преобладающая раса в популяции
			D LC1002 (Or ₄)**	E LC1003 (Or ₅)**	F LC1093 (Or ₆)**	F P96 (or ₆ or ₇)**	G Тунка (Or ₇)**	
Белоглинский	-	83	-	24	8	2	0	E
Брюховецкий	-	41	-	26	6	3	4	F
Гулькевичский	1	53	-	35	19	1	2	E
	2	18	-	38	24	2	3	G
	3	48	-	-	41	9	7	G
Ейский	1	38	9	5	16	4	2	E
	2	94	-	33	5	0	0	E
Крыловский	1	68	-	21	31	14	0	E
	2	55	36	37	40	13	3	G
	3	59	42	40	41	20	8	G
Куцёвский	-	58	29	23	14	7	3	E
Новопокровский	1	25	-	14	21	3	2	G
	2	24	-	11	5	2	3	E
Павловский	1	63	52	39	32	17	5	G
	2	38	41	35	29	7	4	G
	3	51	-	44	32	8	2	F
Тихорецкий	-	29	-	-	41	14	4	G
* - среднее количество особей заразили (штук) на одно поражённое растение								
** - ген устойчивости, который имеет дифференциатор к указанной расе заразили								

Большинство землепользователей при интенсификации возделывания подсолнечника стремятся выращивать устойчивые к расам E, F и G иностранные гибриды. Благодаря тому, что семена всех биотипов заразили прорастают в присутствии корневой системы устойчивых гибридов подсолнечника, но проростки семян паразита не могут развиваться на их корнях, невирулентные расы *O. citana* Wallr. постепенно элиминируют из популяции. В результате этого, в ближайшее время следует ожидать

дальнейшего выравнивания вирулентной структуры популяций паразита в сторону преобладания биотипов G и H. Поэтому весьма острой проблемой является поиск доноров устойчивости именно к этим двум расам *O. citrana* Wallr.

Таким же образом развивается ситуация и в Ставропольском крае. Идентификация расовой структуры популяций заразики Ставропольского края показала, что в Грачевском, Ипатовском и Петровском районах пока преобладает раса E. Однако в популяции заразики из Петровского района уже присутствует раса G (табл. 3.2).

Таблица 3.2 – Поражение дифференциаторов устойчивости подсолнечника заразой из некоторых районов Ставропольского края

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Район	ВНИИМК 8883 (воспри- имчивый контроль)	Степень поражения* дифференциатора устойчивого к расе:				Преобла- дающая раса в популяции
		E LC1003 (Or ₅)**	F LC1093 (Or ₆)**	F P96 (or ₆ or ₇)**	G Тунка (Or ₇)**	
Грачевский	79	23	16	3	12	E
Ипатовский	92	23	15	2	0	E
Новоалексан- дровский	75	57	49	3	2	F
Новоселицкий	51	-	23	12	15	G
Петровский	111	30	31	6	2	E
Труновский	поле 1	26	20	20	2	G
	поле 2	64	12	1	0	F
* - среднее количество особей заразики на одно поражённое растение						
** - ген устойчивости, который имеет дифференциатор к указанной расе заразики						

Раса F преобладает в Новоалександровском районе. Также раса F преобладает на одном из изученных полей Труновского районов, а на втором поле G. Следует отметить также, что популяция заразики из Петровского района преодолевает устойчивость линий дифференциаторов P 96 и LC1093 со средним количеством особей заразики на одно поражённое растение 6 штук и 31 соответственно, что свидетельствует о высокой концентрации

расы G. В Грачевском, Ипатовском и Петровском районах Ставропольского края пока преобладает раса E (табл. 3.2).

В Ростовской области на обследованных полях Азовского, Белокалитвинского, Боковского, Кашарского, Матвеево-Курганского и Милютинского районов в популяциях заразики уже преобладает раса G. Раса F преобладает на некоторых полях Белокалитвинского, Боковского, Зерноградского, Кашарского и Цимлянского районов (табл. 3.3).

Таблица 3.3 – Поражение дифференциаторов устойчивости подсолнечника заразой из некоторых районов Ростовской области

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Район	№ поля	ВНИИМК 8883 (восприимчивый контроль)	Степень поражения* дифференциатора устойчивого к расе:					Преобладающая раса в популяции
			D LC1002 (Or ₄)**	E LC1003 (Or ₅)**	F LC1093 (Or ₆)**	F P96 (or ₆ or ₇)**	G Тунка (Or ₇)**	
Азовский	1	144	132	104	92	20	2	G
	2	56	50	48	58	13	7	G
Белокалитвинский	1	84	-	81	47	12	12	F
	2	56	-	54	67	26	3	G
	3	39	-	42	29	10	4	G
	4	56	-	79	61	44	13	G
Боковский	1	33	-	25	31	5	0	G
	2	30	-	11	9	2	1	F
	3	35	-	22	26	6	0	G
	4	81	-	-	36	23	3	G
Зерноградский	1	41	-	21	12	16	5	F
	2	58	-	42	10	11	4	F
	3	52	-	30	6	4	6	F
	4	80	65	39	44	50	5	G
Кашарский	1	83	-	70	20	13	3	F
	2	61	-	51	33	44	8	G
Матвеево-Курганский	1	68	56	47	63	14	4	G
	2	63	34	57	46	4	13	G
	3	65	-	-	69	29	15	G
Милютинский	-	68	50	41	43	14	3	G
Цимлянский	1	66	-	86	15	28	2	F
	2	113	-	60	19	12	4	F
	3	99	-	58	15	6	2	E
	4	88	-	32	13	20	6	E
* - среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение								
** - ген устойчивости, который имеет дифференциатор к указанной расе заразики								

Лишь в Цимлянском районе на двух обследованных полях пока преобладает раса Е. Следует отметить, что на двух полях № 1 и 4 из Белокалитвинского и № 2 и 3 Матвеево-Курганского районов Ростовской области обнаружен высоковирулентный биотип заразики Н. Об этом свидетельствует высокая степень поражения 12-15 штук, дифференциатора, содержащего доминантный ген устойчивости *Or*₇ (табл. 3.3).

В Волгоградской области семена заразики были собраны в северной части региона (рис. 3.1). Среди этих пяти районов Волгоградской области лишь зараZIка с поля № 2 Киквидзенского района поражает дифференциатор устойчивый к расе G со степенью 11 штук, что свидетельствует о наличии высоковирулентного биотипа Н (табл. 3.4).

Таблица 3.4 – Поражение дифференциаторов устойчивости подсолнечника зараZIкой из некоторых районов Волгоградской области

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Район	№ поля	ВНИИМК 8883 (восприимчивый контроль)	Степень поражения* дифференциатора устойчивого к расе, шт.:					Преобладающая раса в популяции
			D	E	F	F	G	
			LC1002 (<i>Or</i> ₄)**	LC1003 (<i>Or</i> ₅)**	LC1093 (<i>Or</i> ₆)**	P96 (<i>or</i> ₆ <i>or</i> ₇)**	Тунка (<i>Or</i> ₇)**	
Алексеевский	1	30	-	14	5	2	3	Е
	2	25	-	13	18	8	4	G
Новоаннинский	1	53	-	37	20	5	3	F
	2	25	-	18	10	2	2	F
	3	37	37	44	35	3	4	G
Новониколаевский	-	22	-	12	13	4	0	G
Киквидзенский	1	46	-	-	18	7	4	F
	2	31	-	-	28	3	11	G
Михайловский	1	27	-	13	7	0	0	C, D
	2	24	-	9	4	1	4	C, D
	3	24	-	9	9	0	0	C, D
* - среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение								
** - ген устойчивости, который имеет дифференциатор к указанной расе заразики								

Незначительно поражается испанская линия P96, устойчивая к расе F в Испании. Однако румынская линия LC1093, устойчивая к расе F в Румынии,

поражается заразой из всех районов. Наиболее высока степень поражения этой линии заразой с поля № 3 Новоаннинского и № 2 Киквидзенского районов (35 и 28 штук, соответственно). Это свидетельствует о наличии в этих районах биотипа, аналогичного расе G в Испании и Румынии. Практически одинаковая степень поражения заразой с поля № 3 из Новоаннинского района линий LC1093, LC1002 и контрольного варианта ВНИИМК 8883 свидетельствует о содержании там расы G почти в чистом виде. В Новоаннинском районе – смесь рас E и F. Образцы семян заразы из Михайловского района слабовирулентные и представлены преимущественно расой D.

Данные, представленные в таблицах 3.1, 3.2, 3.3 и 3.4 по регионам юга Российской Федерации, указывают на то, что во многих популяциях заразы присутствуют биотипы, преодолевающие защитное действие доминантных генов устойчивости Or_5 , Or_6 , Or_7 и совместное проявление двух рецессивных аллелей or_6or_7 .

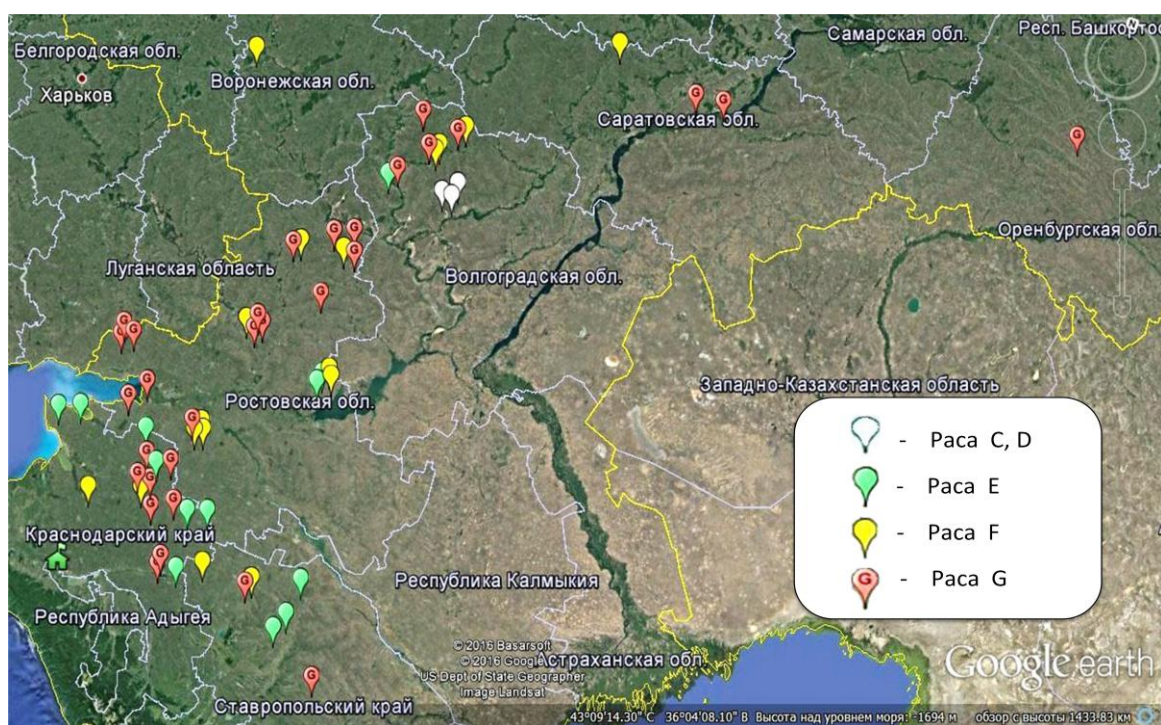


Рисунок 3.1 – Преобладание рас *O. citana* Wallr. в популяциях разных регионов Российской Федерации

Ярким примером широкого распространения высоковирулентных биотипов *O. citana* Wallr. на территории Российской Федерации (рис. 3.1) является идентифицированный образец семян заразики с одного из полей Александровского района Оренбургской области, где преобладает раса G, однако ещё имеется примесь расы E (табл. 3.5).

Таблица 3.5 – Поражение дифференциаторов устойчивости подсолнечника заразой из некоторых районов Саратовской, Оренбургской и Воронежской областей

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Район	ВНИИМК 8883 (воспри- имчивый контроль)	Степень поражения* дифференциатора устойчивого к расе, шт.:					Преобла- дающая раса в популяции
		D LC1002 (Or ₄)**	E LC1003 (Or ₅)**	F LC1093 (Or ₆)**	F P96 (or ₆ or ₇)**	G Тунка (Or ₇)**	
Саратовская область							
Балаковский	41	50	47	33	3	2	G
Марковский	10	-	8	7	2	0	G
Петровский	18	9	18	7	0	2	F
Оренбургская область							
Александровский	34	-	20	21	0	0	G
Воронежская область							
Павловский	73	36	60	43	12	5	F
* - среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение							
** - ген устойчивости, который имеет дифференциатор к указанной расе заразики							

По мнению М. L. Molinero-Ruiz с соавторами (2008) причиной появления высоковирулентных биотипов заразики является их естественное происхождение, а не создание устойчивых гибридов подсолнечника (Molinero-Ruiz *et al.*, 2008). Данное явление также было обнаружено в Испании. Этот факт служит доказательством необходимости проведения непрерывной селекции подсолнечника на устойчивость к заразики.

При сортосмене подсолнечника с восприимчивых на устойчивые к высоковирулентной расе заразики генотипы, постепенно произойдет элиминация слабовирулентного биотипа. Так, характерным примером

данного явления служит изменение за весьма короткий промежуток времени структуры популяций паразита в Краснодарском крае на трёх полях Крыловского района (табл. 3.1).

Благодаря высокой семенной продуктивности *O. cumana* Wallr. количество высоковирулентных особей этого растения-паразита быстро увеличивается при интенсификации возделывания подсолнечника, несоблюдении научно-обоснованного севооборота.

В целом, выявлена пестрота по вирулентности заразики не только из разных районов, но и на разных полях одного и того же района. Это наблюдается как в Ростовской и Волгоградской областях, так и в Краснодарском крае. Во всех изученных регионах присутствуют высоковирулентные биотипы заразики, а на многих полях уже преобладает раса G. Наиболее широко она распространена в Ростовской области – около 60 % изученных популяций, в Краснодарском крае – около 50 %.

Поэтому необходимо определять расовую структуру каждой конкретной смеси семян заразики и использовать для создания инфекционных фонов только те из них, где высока концентрация высоковирулентных биотипов.

Таким образом, в настоящее время весьма актуален поиск доноров устойчивости к наиболее широко распространённой и высоковирулентной расе G заразики.

4 ВРЕДНОСТЬ ЗАРАЗИХИ ДЛЯ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Поражение подсолнечника заразихой является одной из существенных причин снижения урожайности и валовых сборов его семян. Во многих странах, возделывающих подсолнечник, особенно в Центральной и Восточной Европе, Испании, России, Турции, Израиле, Иране, Казахстане и Китае *O. cumana* Wallr. считается одним из основных факторов, ограничивающих производство этой масличной культуры (Parker, 1994; Melero-Vara *et al.*, 2000; Škoric *et al.*, 2010). На вредность заразихи обращали внимание многие исследователи разных специальностей – ботаники, физиологи, селекционеры (Caspari, 1854; Пустовойт, 1926 б; Новопокровский, 1928; Рихтер, 1928; Жданов, 1930; Бейлин, 1947 а; Хатнянский, 1984; Dominguez, 1996 а).

4.1 Продуктивность подсолнечника под влиянием поражения заразихой

При поражении заразихой нарушается водный и питательный режим корней и надземной части растений подсолнечника. Потеря воды приводит к нарушению транспирации у пораженного растения, в несколько раз увеличивается водный дефицит и снижается фотосинтезирующая активность. В результате растения подсолнечника ослабевают, рост, и развитие пораженных растений задерживается (рис. 4.1; 4.2). Листья теряют тургор и преждевременно засыхают (рис. 4.3), что приводит к снижению урожайности, ухудшению качества семенной и товарной продукции, а при сильном поражении даже к гибели посевов (Бейлин, 1947 а; Кукин, 1982; Котт, 1969).

По данным В. С. Пустовойта (1967 б) при испытании в 1947 году на Армавирской опытной станции урожайность выносливого в отношении заразихи сорта подсолнечника ВНИИМК 1646 составляла 11,3 ц/га, а незаразиховыносливого сорта Саратовский 10 – всего 1,5 ц/га. В

Краснодарском крае на Курганинском сортоучастке в 1976 году, сорта подсолнечника, которые поражались практически на 100 %, имели урожайность 1,2 ц/га семян, а при 43 % – 10,5 ц/га (Фисюнов, 1977).

При изучении влияния поражения заразой на продуктивность подсолнечника В. И. Хатнянский (1984) установил, что урожайность семян устойчивых сортов подсолнечника может быть в два раза выше, чем у восприимчивых. По данным J. Dominguez (1996 а), потери урожая, вызываемые этим растением-паразитом, у восприимчивых сортов подсолнечника могут достигать 50 %.



Рисунок 4.1 – Гибриды подсолнечника с различной устойчивостью к заразе: слева и справа – к 7, в центре к 5 расам *O. cumana* Wallr. (Новоаннинский район, Волгоградской области, демонстрация гибридов подсолнечника)

На рисунке 4.1 следует отметить здоровое растение подсолнечника в фазе начала цветения среди угнетённых заражихой. Вероятно, это примесь семян устойчивого гибрида, которая попала при посеве. Таким образом, на рисунке 4.1 отчётливо видно преимущество устойчивого генотипа подсолнечника в сравнении с восприимчивым.

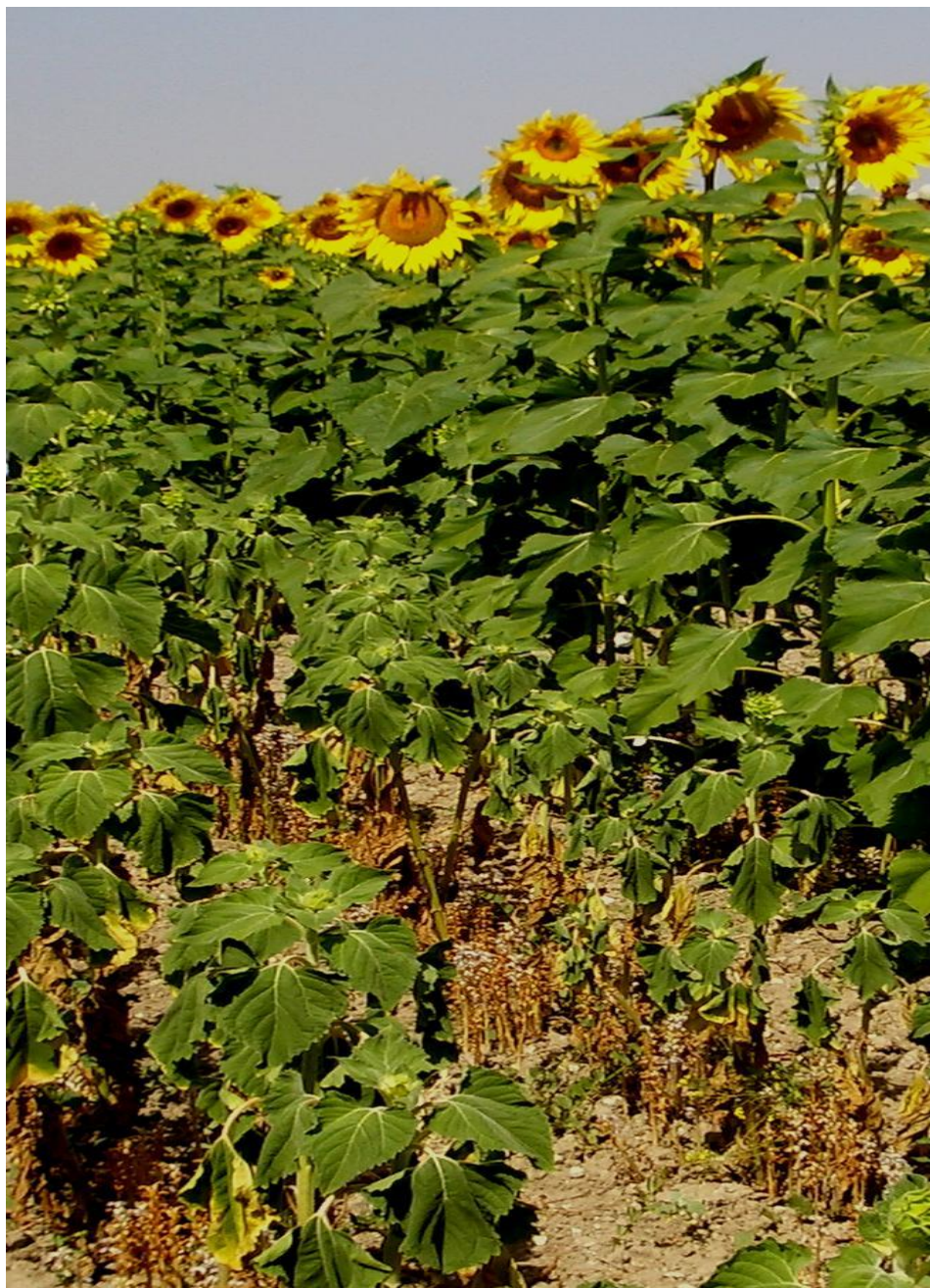


Рисунок 4.2 – Увядание листьев у растений подсолнечника с большим количеством особей *O. citana* Wallr. на его корнях

При обследовании посевов подсолнечника, пораженных заразихой, наблюдали характерную потерю листьями тургора. Листья подсолнечника увядают и поникают в результате дефицита воды, через некоторое время они желтеют (рис. 4.2).



Рисунок 4.3 – Реакция растений подсолнечника на поражение заразихой

При поражении растений подсолнечника заразихой замедляется их рост и развитие, что в свою очередь приводит к значительным потерям урожая (рис. 4.3).

При появлении в некоторых южных регионах Российской Федерации новых высоковирулентных биотипов заразики, гибриды подсолнечника, которые в недавнем прошлом были устойчивы к ней, сейчас сильно поражаются этим растением-паразитом.

Нами была проведена оценка гибридов подсолнечника отечественной и иностранной селекции в открытом грунте на искусственно инфицированном семенами заразики участке центральной экспериментальной базы ВНИИМК (рис. 4.4).



Рисунок 4.4 – Заразиха на подсолнечнике (инфекционный фон ЦЭБ ВНИИМК, 2012 г.)

Испытание некоторых, допущенных к производству в нашей стране, гибридов подсолнечника в условиях жёсткого инфекционного фона (рис. 4.4) показало, что большинство из них в сильной степени поражается высоковирулентной заразой из Тацинского района Ростовской области. В результате, замедляется рост и развитие растений подсолнечника, что приводит к снижению их продуктивности и, как следствие, уменьшению сбора масла с гектара (табл. 4.1)

Таблица 4.1 – Результаты испытания гибридов подсолнечника на инфицированном высоковирулентной заразой фоне

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Гибрид	Высота растений, см	Диаметр корзинки, см	Масса семянков с одной корзинки, г	Масса 1000 семянков, г	Масличность семян, %	Поражено растений, %	*Степень поражения, шт.
Трансол	192,5	24,2	153,6	70,3	47,2	7	1
Босфора	180,7	18,5	86,4	60,8	48,0	50	1
Легион	192,8	19,3	87,9	52,8	49,4	100	2
Альтаир	187,0	16,3	47,9	33,6	49,2	100	12
Паритет	158,3	13,2	39,2	29,9	48,2	100	16
Меркурий	180,0	16,7	63,6	35,7	49,0	100	18
Альянс-Трио	139,3	11,0	15,4	20,2	49,2	100	18
Донской 151	162,8	15,8	45,3	28,2	46,5	100	21
Колорадо	157,0	13,5	26,4	31,6	46,0	100	22
Мечта	154,5	15,3	42,8	27,0	46,5	100	23
Юпитер	147,8	11,3	25,6	27,2	47,2	100	26
Авангард	171,5	12,2	25,7	29,2	46,3	100	26
Факел (st)	162,2	14,7	36,4	25,8	48,2	100	34
ВНИИМК 8883 (сорт, восприимчивый контроль)	172,5	16,7	56,4	33,7	46,5	100	36
НСР ₀₅	8,8	2,2	16,4	5,9	3,8	-	-
* - среднее количество особей заразы (штук) на одно растение							

Из результатов, представленных в таблице 4.1, видно, что самую высокую в данном эксперименте массу семянков с одной корзинки – 153,6 г (НСР₀₅ = 16,4) и массу 1000 семянков – 70,3 г (НСР₀₅ = 5,9) показал гибрид

Трансол при 7 % пораженных растений и степени поражения 1. При поражении 50 % растений со степенью 1 масса семян с одной корзинки была близка к гибридам Босфора и Легион и составила 86,4 и 89,7 граммов соответственно, хотя масса 1000 семян у Босфоры существенно выше.

Гибрид Легион по количеству особей заразили на одно растение был поражен в 17 раз слабее гибрида Факел (стандарт) и превысил его по массе семян с одной корзинки в 2 раза.

Среди изученных гибридов существенных различий по масличности семян не выявлено. Масличность семян представленных гибридов подсолнечника варьирует от 46,0 % (Колорадо) до 49,4 % (Легион).

4.2 Влияние степени поражения на урожайность подсолнечника

В рамках изучения вредоносности *O. cumana* Wallr. для подсолнечника было проведено исследование влияния степени поражения заразой на его продуктивность. Исследование проводили на искусственно инфицированном участке семенами популяции заразили из Тащинского района Ростовской. Для изучения влияния степени поражения на урожайность подсолнечника использовали следующие гибриды: «Гарант», «Партнёр», «НК Брио» и «НК Делфи».

«Гарант» – среднеспелый, простой межлинейный гибрид подсолнечника. Оригинатор гибрида: Донская ОС г. Ростов-на-Дону.

«Партнёр» – раннеспелый, простой межлинейный гибрид подсолнечника, допущенный к использованию по Северо-Кавказскому и Средневолжскому регионам. Создан селекционерами Голландии в содружестве с Донской ОС г. Ростов-на-Дону.

«НК Брио» – среднеспелый, высокоурожайный, простой межлинейный гибрид подсолнечника, высокоинтенсивного типа выращивания с отличной стабильностью. Оригинатор гибрида: «Сингента».

«НК Делфи» – среднеранний, простой межлинейный гибрид подсолнечника, умеренно интенсивного типа выращивания. Оригинатор гибрида: «Сингента».

В процессе вегетации были отобраны растения с количеством особей заразики 2; 3 и 8 штук, в конце цветения их изолировали. Использовали индивидуальные изоляторы. При уборке каждой корзинки урожай учитывался отдельно. Контролем являлись растения этих же гибридов, которые не были поражены заразой. На каждом из гибридов проведены учеты заразики и урожая в трехкратной повторности с делянок площадью по 14 м².

Из представленных в таблице 4.2 данных видно, что снижение продуктивности с одного растения у гибрида Гарант при минимальном поражении (2 особи заразики) составило 2,6 г или 60 кг/га.

Таблица 4.2 – Влияние степени поражения заразой на продуктивность гибридов подсолнечника

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Гибрид	*Степень поражения, шт.	Масса семянков с одной корзинки, г		Снижение массы семянков в корзинке к контролю, %	Урожайность, т/га		Снижение урожайности, %
		без заразики	с заразой		без заразики	с заразой	
Гарант (st)	2	19,7±1,9	17,1±1,0	13	0,76±0,08	0,69±0,19	8
Партнёр	3	45,4±3,0	39,0±2,8	14	1,81±0,23	1,55±0,26	14
НК Брио	3	41,3±2,5	16,8±4,0	59	1,61±0,25	0,66±0,02	59
НК Делфи	8	43,4±3,0	37,5±1,5	14	1,73±0,12	1,38±0,24	20
НСР ₀₅	-	0,5	1,2	-	0,08	0,07	-
* - количество особей заразики (штук) на одно растение							

При степени поражения – 8 особей заразики у гибрида НК Делфи продуктивность с одного растения снижалась на 5,9 г или на 350 кг/га. Однако резкое снижение урожайности по сравнению с контролем отмечено

при степени поражения – 3 у гибрида НК Брио (24,5 г или 960 кг/га) и достигало 60 % (табл. 4.2).

Наиболее продуктивный гибрид подсолнечника Партнёр на фоне без заразики сформировал массу семян с одной корзинки в среднем 45,46 г, а с заразой она составляла 39,00 граммов. Разность массы семян с одной корзинки между вариантами составляет 6,46 г, данное различие является статистически достоверным ($НСР_{05} = 0,88$) (табл. 4.3).

Таблица 4.3 – Изменчивость массы семян с растения гибридов подсолнечника под влиянием инфекционного фона

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Инфекционный фон (фактор А)	Гибрид (фактор В)	Средняя масса семян с одной корзинки (г) по:			Эффект взаимодействия АВ
		вариантам	фактору А	фактору В	
Без заразики	Гарант (st)	19,68	37,48	18,41	-3,65
	Партнёр	45,46		42,23	-1,69
	НК Брио	41,34		29,09	7,32
	НК Делфи	43,44		40,48	-1,96
С заразой	Гарант (st)	17,14	27,62	-	3,65
	Партнёр	39,00			1,69
	НК Брио	16,84			-7,32
	НК Делфи	37,52			1,96
$НСР_{05}$		0,88	0,33	0,58	0,88

По фактору А (инфекционный фон) на фоне без заразики продуктивность растений гибридов подсолнечника в среднем составила 37,48 г, а с заразой 27,62 г. Эти различия были статистически достоверны ($НСР_{05} = 0,33$). На инфицированном семенами заразики фоне гибриды Партнёр и НК Делфи оказались лучшими по продуктивности (табл. 4.3).

По фактору В (гибриды) масса семян с одной корзинки варьирует от 18,41 г (Гарант (стандарт)) до 42,23 г (Партнёр). Гибриды подсолнечника Партнёр и НК Делфи сформировали массу семян с одной корзинки более

чем сорок граммов. Эти значения значительно превышают значение стандарта (табл. 4.3).

По результатам типов дисперсии были определены доли вкладов при формировании массы семян с одной корзинки. Анализ показал, что доля вклада общего варьирования (сюда мы включаем все экологические факторы) при формировании массы семян с одной корзинки составляет 33,9 %. Это значительный вклад. Доля вклада вариантов опыта (инфекционный фон + гибриды) в массу семян с одной корзинки составляет 33,0 %. Это усредненное значение реакции гибридов подсолнечника на поражение заразой. Доля вклада фактора А (инфекционный фон) при формировании массы семян с одной корзинки составляет в среднем 5,8 %. Это низкий вклад. Это связано с низкой реакцией гибридов на поражение их заразой. Доля вклада фактора В (гибриды) при формировании продуктивности растений составляет 22,5 %. Это слабый вклад. Доля вклада эффектов взаимодействия АВ в продуктивность растений составляет 4,4 % (табл. 4.3).

На инфицированном семенами заразы фоне урожайность гибридов варьировала от 0,66 т/га (НК Брио) до 1,55 т/га (Партнёр). Гибриды Партнёр (1,55 т/га) и НК Делфи (1,38 т/га) достоверно превысили урожайность стандарта Гарант (0,69 т/га) ($НСП_{05} = 0,07$) (табл. 4.4).

По фактору А (инфекционный фон) в среднем все гибриды имели достоверные различия, выращенные без заразы и на инфицированном семенами заразы фоне. У них урожайность составила в среднем 1,48 т/га (без заразы) и 1,07 т/га (с заразой), $НСП_{05} = 0,02$. По фактору В (гибриды) урожайность у них варьировала от 0,73 т/га (Гарант (стандарт)) до 1,68 т/га (Партнёр) ($НСП_{05} = 0,04$) (табл. 4.4).

На основе двухфакторного дисперсионного анализа урожайности гибридов подсолнечника по значениям типов дисперсии были определены их доли вкладов (влияния) при формировании величины признака. Анализ показал, что общее варьирование при формировании урожая составляет

35,5 %. Это значительный вклад экологических факторов. Доля вклада вариантов опыта в урожайность составляет 32,4 %. Это усредненное значение реакции гибридов на их поражение заразой (табл. 4.4).

Таблица 4.4 – Изменчивость урожайности гибридов подсолнечника под влиянием инфекционного фона

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Инфекционный фон (фактор А)	Гибрид (фактор В)	Средняя урожайность (т/га) по:			Эффект взаимодействия АВ
		вариантам	фактору А	фактору В	
Без заразы	Гарант (st)	0,76	1,48	0,73	-0,17
	Партнёр	1,81		1,68	-0,07
	НК Брио	1,61		1,13	0,27
	НК Делфи	1,73		1,55	-0,03
С заразой	Гарант (st)	0,69	1,07	-	0,17
	Партнёр	1,55			0,07
	НК Брио	0,66			-0,27
	НК Делфи	1,38			0,03
НСР ₀₅		0,07	0,02	0,04	0,07

Доля вклада фактора А (инфекционный фон) в урожайность гибридов составляет 5,9 %. Доля вклада фактора В (генотип) в урожайность составляет 21,2 %. Эти гибриды подсолнечника обладают средней реакцией на поражение их заразой. Однако ситуация может измениться если увеличится степень поражения. Доля вклада эффектов взаимодействий факторов АВ в продуктивность растений составляет только 3,5 %. Суммарная доля вклада регулируемых факторов в урожайность гибридов подсолнечника составляет 61,5 %. На долю нерегулируемых факторов (сюда относим все экологические факторы среды) приходится 38,5 % (табл. 4.4).

Таким образом, снижение продуктивности подсолнечника при поражении заразой зависит в большей степени от генотипа и его устойчивости к *O. citrana* Wallr.. Приведённые данные свидетельствуют о преимуществе устойчивых к заразе гибридов подсолнечника, используемых в производстве.

5 АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫСОКОВИРУЛЕНТНОЙ ЗАРАЗИХИ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ЕЁ СЕМЯН

5.1 Морфологические отклонения от нормального развития

O. cumana Wallr.

При сборе семян заразики в разных регионах для идентификации расовой структуры популяций были обнаружены морфологические отклонения от нормального развития растений.

Являясь видом-полифагом, *O. cumana* Wallr. имеет свойственные ему различия морфологических признаков при развитии на разных видах растений (Кабулов, 1961). Данное явление у видов-полифагов отражает способность к освоению новых, весьма разнородных видов растений-хозяев (Терёхин, Иванова, 1965). Нами было обнаружено, что в настоящее время на подсолнечнике также наблюдается разнообразие морфологических признаков у этого вида заразики. Так, среди изученных популяций *O. cumana* Wallr. отчетливо выражен полиморфизм соцветий.

Колосовидное соцветие *O. cumana* Wallr. на подсолнечнике обычно рыхлое, с широким расположением нижних цветков, равным основной части стебля или длиннее её (Новопокровский, Цвелёв, 1958).

Мы наблюдали по большей части обычные, свойственные этому виду заразики, рыхлые соцветия с широко расположенными цветками (рис. 5.1; 5.2 а). Однако часто встречались соцветия с плотным расположением многочисленных цветков (рис. 5.2 б, в, г, д). Такого рода разнообразие морфологических признаков заразики (*O. cumana* Wallr.) могло встречаться на одном и том же растении подсолнечника.

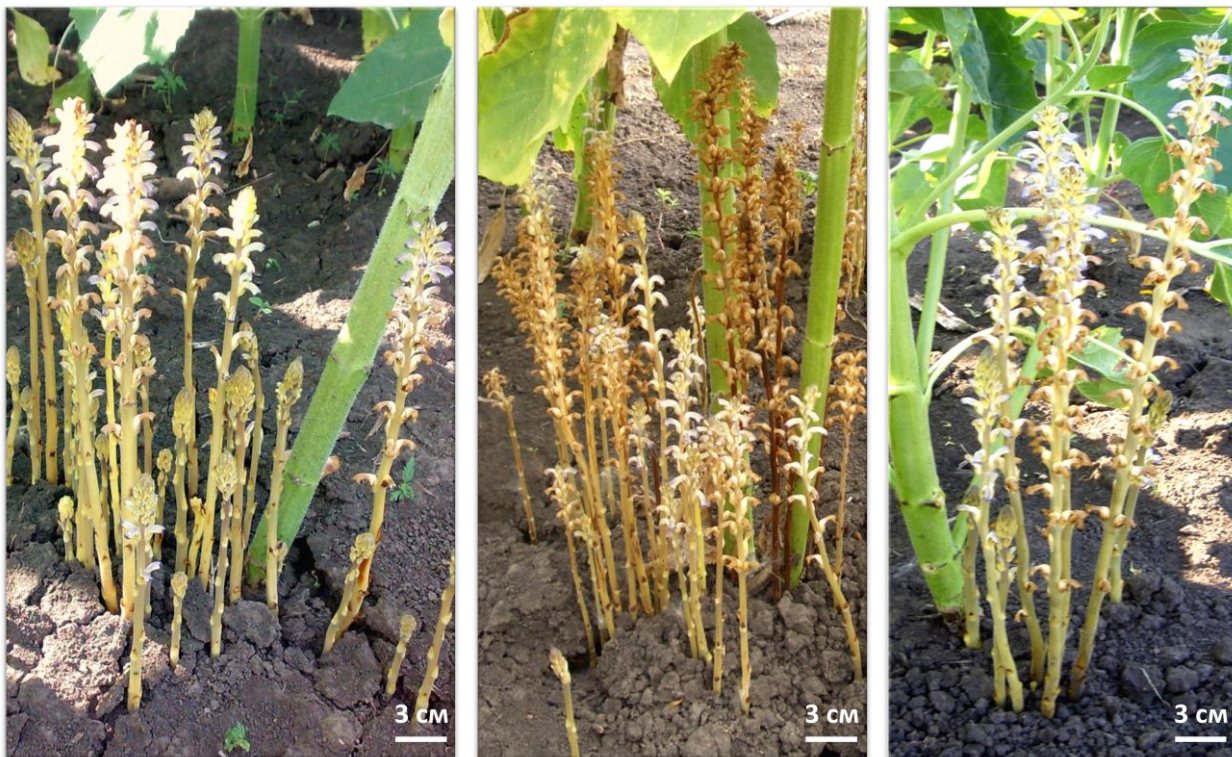


Рисунок 5.1 – Типичные побеги *O. cymata* Wallr., имеющие рыхлое соцветие с широко расположенными цветками



Рисунок 5.2 – Соцветия *O. cymata* Wallr.: а – с типичным расположением цветков; б, в, г, д – с близко расположенными цветками

Часто встречались побеги *O. cymana* Wallr. с расположением цветков на всём стебле и даже ниже уровня почвы (рис. 5.3 а, б). В норме у этого вида заразики нижняя треть стебля лишена цветков (рис. 5.1).



Рисунок 5.3 – Соцветие *O. cymana* Wallr. с цветками, располагающимися по всему стеблю: а – на всей надземной части; б – ниже уровня почвы (белые стрелки указывают на цветки, скрытые в почве)

Часто встречались многостебельные формы *O. cymana* Wallr. И выявлена способность этого вида заразики, формировать множественные адвентивные побеги из клубенька (рис. 5.4). Между тем Э. С. Терёхин и С. И. Чубаров (1996) сообщали, что этот вид заразики, паразитирующий на подсолнечнике, имеет слабый потенциал для формирования побегов из тканей клубенька.



Рисунок 5.4 – Множественные адвентивные побеги *O. cumana* Wallr.
выросшие из одного клубенька

Вегетативное размножение *O. cumana* Wallr. на подсолнечнике ограничено формированием 1-3 побегов из клубенька (Терёхин, Чубаров, 1996). Как правило, для *O. cumana* Wallr. свойственна одностебельная форма с полным доминированием одного побега.

Обычно после созревания семян стебли заразихи засыхают вместе с клубеньком, из которого выросли. Обнаружено, что клубенёк *O. cumana* Wallr. после высыхания двух стеблей и созревания семян (рис. 5.5) может оставаться жизнеспособным и формировать новые побеги. Данное явление может свидетельствовать о том, что, помимо запасавшей функции, клубенёк способен обеспечить формирование новых побегов, при условии дальнейшей совместной вегетации с подсолнечником. В свою очередь, формирование дополнительных побегов *O. cumana* Wallr. способствует увеличению её семенной продуктивности. Это косвенное подтверждение того, что когда-то *O. cumana* Wallr. паразитировала на многолетних видах растений.

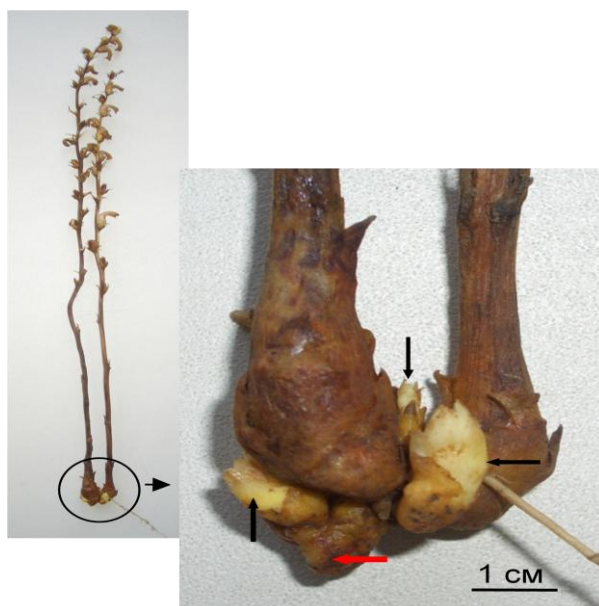


Рисунок 5.5 – Развитие апексов новых побегов (чёрные стрелки) из клубенька (красная стрелка) после созревания семян и окончания вегетации двух выросших из него побегов.

Проведенные наблюдения показали, что апексы адвентивных побегов *O. cumana* Wallr. на подсолнечнике могут формироваться в большом количестве, как в апикальной и базальной зонах клубня, так и в зачатках рудиментарных корней. Формирование их непосредственно из рудиментарных корней ускоряет выход дополнительных стеблей паразита за счёт исключения основной функции этого рудиментарного корня (рис. 5.6).

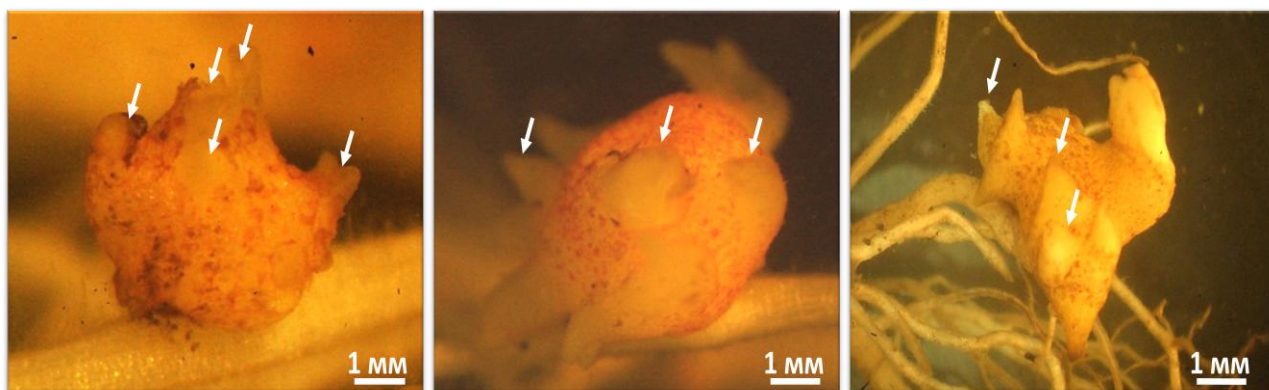


Рисунок 5.6 – Множественные апексы адвентивных побегов, развивающиеся из одного клубенька *O. cumana* Wallr.

Как указывали Э. С. Терёхин и С. И. Чубаров (1996) у *O. cumana* Wallr. вегетативное размножение на подсолнечнике в европейских странах является редуцированной формой многолетнего гаусториально-корневого типа. Данный тип вегетативного размножения состоит в том, что рудиментарные корни клубенька вступают в контакт с ризосферой подсолнечника (рис. 5.7), проникают в них, формируя вторичные гаустории. В месте проникновения гаустории формируется молодой клубенёк, из которого в дальнейшем развивается новый побег.



Рисунок 5.7 – Рудиментарные корни клубенька *O. cumana* Wallr. (стрелки) выполняющие свою обычную функцию

Обнаружено, что зачатки рудиментарных корней заразики приобрели способность трансформирования в стеблевые апексы, из которых сразу вырастают адвентивные побеги, минуя стадию проникновения в корень подсолнечника (рис. 5.8). Таким образом, исключается время проникновения его в корень растения-хозяина и образования нового клубенька. По-видимому, клубенёк и гаусториальный орган усилили запасную функцию, которая позволяет дополнительным побегам, вырасти и сформировать семена. В итоге, это значительно ускоряет формирование дополнительного количества семян.

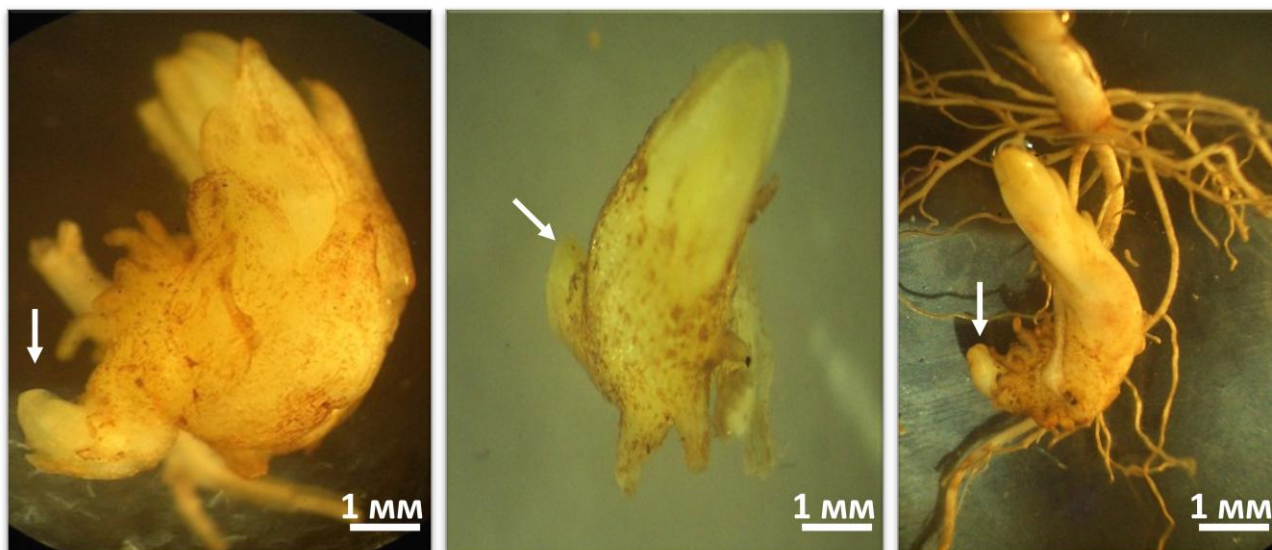


Рисунок 5.8 – Апекс рудиментарного корня клубенька *O. cumana* Wallr. развивается сразу в побег (стрелки), минуя стадии проникновения в корень подсолнечника, развития гаусториального органа и формирования нового клубенька

Выявленные особенности развития *O. cumana* Wallr., отклоняющиеся от типичного, свидетельствуют о тенденции к увеличению семенной продуктивности в процессе адаптации этого растения-паразита к условиям постоянного истребления на подсолнечном поле. Это растение-паразит за сравнительно короткий период времени претерпело эволюционный скачок, огромный для высшего растения, которым она является. Её высочайшая вредоносность и быстрая адаптация к новым генотипам подсолнечника требуют самого пристального внимания к её свойствам.

Как указывал И. И. Шмальгаузен (1982) «Обусловленные нормой реакции адаптивные модификации дают возможность организму выжить и оставить потомство. При наличии такой возможности последующие генокопии модификаций, т. е. мутации, фенотипическое проявление которых копирует модификация, подхватываются естественным отбором и тем самым возрастает приспособленность организма к новым изменившимся условиям».

5.2 Температурный оптимум прорастания семян высоковирулентных популяций заразихи

Оптимальный температурный режим для прорастания семян заразихи имеет немаловажное значение при испытании устойчивости к ней селекционного материала подсолнечника. Он напрямую связан с периодом выращивания растений подсолнечника в тепличных условиях в почвенно-песчаной смеси, содержащей семена заразихи. Быстрое прорастание и рост паразита после проникновения его проростка в корень обеспечивают уменьшение срока выращивания растений подсолнечника до их выкапывания и подсчёта клубеньков заразихи. По данным И. Г. Бейлина (1967; 1968) и А. Я. Панченко (1975 а) семена заразихи интенсивно прорастают при снижении влажности пахотного горизонта, которое сопровождается повышением концентрации корневых экссудатов, и при оптимальной температуре около 26 °С. Известно, что повышенная температура почвы способствует массовому прорастанию семян заразихи. Этим и объясняется особенно высокая вредоносность её в засушливое лето. При температуре почвы ниже 20 °С семена не прорастают (Попкова и др., 2005). В некоторых работах было показано, что оптимальная температура для прорастания семян *O. cumana* Wallr. 6-25 °С, а менее 10 °С и более 35 °С они не прорастают (Шпаар и др., 1999; Якуткин, 2001). Таким образом, в литературе наблюдается некоторый разброс данных, характеризующих оптимальную температуру для прорастания семян *O. cumana* Wallr.

Основной задачей проращивания семян *O. cumana* Wallr. в лабораторных условиях является получение достоверных данных о всхожести её семян, которые необходимо учитывать при оценке устойчивости селекционного материала подсолнечника, корректируя количество вносимых семян этого растения-паразита в почву.

Для определения всхожести *O. cumana* Wallr., Т. С. Антоновой и Н. М. Араслановой (2012) был предложен способ, заключающийся в

проращивании семян заразики, размещённых в чашках Петри на поролоновых подложках, покрытых фильтровальной бумагой и пропитанных водным раствором корневых выделений подсолнечника. Однако в лаборатории иммунитета и молекулярного маркирования нами был разработан и испытан альтернативный рулонный метод проращивания семян *O. cumana* Wallr. За основу был взят и модифицирован рулонный метод проращивания семян, который впервые предложил Н. Germ. Этот метод предназначен в основном для проращивания зерновых и зернобобовых культур (Germ, 1960; Лихачёв и др., 1989). Наша модификация этого метода заключается в возможности совместного проращивания проростков подсолнечника с семенами заразики в рулонах фильтровальной бумаги.

Рулоны изготавливали следующим образом: лист плотной фильтровальной бумаги размером 20х30 см складывали по ширине вдвое, чтобы получился двойной лист 20х15 см и увлажняли его отстоявшейся водопроводной водой (рис. 5.9).

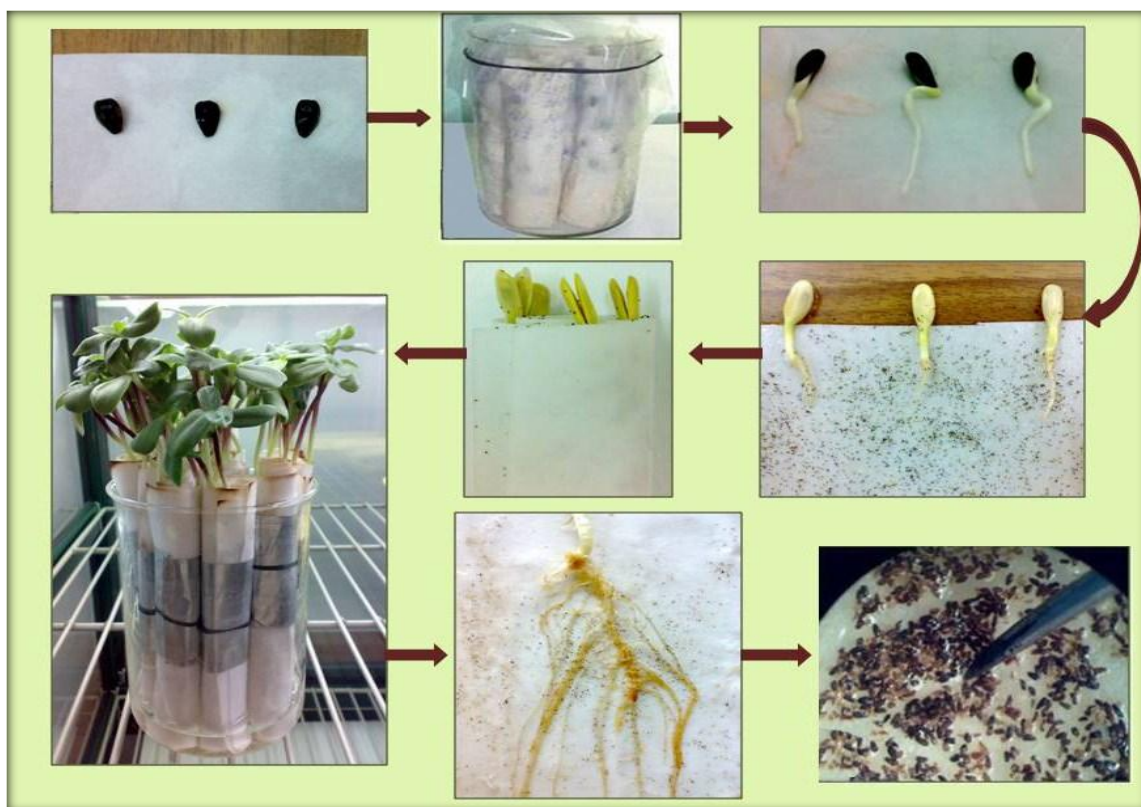


Рисунок 5.9 – Рулонный метод определения всхожести семян *O. cumana* Wallr.

Двухдневные проростки подсолнечника сорта ВНИИМК 8883 раскладывали так, чтобы семядоли выходили за край листа, и расстояние между проростками было 3,0-4,5 см. В каждом рулоне по 15 проростков. На корни и фильтровальную бумагу равномерно тонким слоем насыпали семена заразили. Проростки накрывали отогнутой половиной листа бумаги и изготавливали рулон. Рулоны помещали вертикально в стеклянный сосуд с небольшим количеством воды на дне. Затем сосуд с рулонами помещали в камеру искусственного климата (рис. 5.9).

При сопоставлении полученных данных по проращиванию семян заразили предложенным нами вариантом рулонного метода были выявлены различия по всхожести при изменяемых температурных режимах (табл. 5.1).

Таблица 5.1 – Проращивание семян *O. cumana* Wallr. в присутствии корневых выделений подсолнечника при различных температурных режимах

ВНИИМК, Краснодар, 2014 г.

Место и год сбора семян	Температурный режим, °С	Проросло семян, % на:		НСР ₀₅
		5-е сутки	10-е сутки	
Каневской район Краснодарского края, 2003	20	32,4	57,1	3,7
	25	47,0	63,9	3,3
	30	49,6	65,2	3,5
	35	0	0	-
НСР ₀₅	-	3,2	1,2	-
Киквидзенский район Волгоградской области, 2011	20	34,4	75,3	1,5
	25	64,2	80,7	3,6
	30	69,3	83,8	3,5
	35	0	0	-
НСР ₀₅	-	2,8	2,7	-
Азовский район Ростовской области, 2012	20	13,4	53,8	1,7
	25	45,5	63,2	2,2
	30	56,3	64,1	2,2
	35	0	0	-
НСР ₀₅	-	1,6	1,8	-

При проращивании семян заразики из Каневского района Краснодарского края при температурном режиме 30 °С существенно более высокое количество проростков было отмечено на десятые сутки ($HSP_{05} = 1,8$). Существенно более высокое количество проросших семян было отмечено в популяции заразики из Киквидзенского района Волгоградской области, как на пятые, так и на десятые сутки ($HSP_{05} = 2,8; 2,7$ соответственно) при температуре проращивания 30 °С в сравнении с режимом 25 °С, а из Азовского района Ростовской области, лишь на пятые сутки. В этой популяции заразики различия по всхожести на десятые сутки при температуре проращивания 25 и 30 °С оказались несущественными (табл. 5.1).

Прорастания семян исследуемых популяций *O. cumana* Wallr. в рулонах фильтровальной бумаги при температуре 35 °С не обнаружено. Следует отметить, что при дальнейшем проращивании более 10 суток количество проростков не увеличилось.

Таким образом, проращивание семян *O. cumana* Wallr. в лабораторных условиях для определения их всхожести необходимо проводить при температуре 30 °С.

Полученные результаты проращивания семян *O. cumana* Wallr. из современных популяций при разных температурных режимах свидетельствуют о том, что в технологическом процессе тепличной оценки селекционного материала подсолнечника на устойчивость к заразику, оптимальной, является температура в пределах 25-30 °С. Кроме того, в эксперименте показана различная всхожесть семян представленных в таблице 5.1 популяций, что необходимо учитывать при подготовке норм инфекционной нагрузки. В свою очередь слабая всхожесть может искажать результаты оценки устойчивости селекционного материала подсолнечника.

5.3 Результаты проращивания семян *O. cumanana* Wallr. в присутствии корневых экссудатов сельскохозяйственных культур, не являющихся её хозяевами

Ещё в середине прошлого века было отмечено, что в присутствии корней растений кукурузы семена *O. cumanana* Wallr. могли прорасти, но проростки были не способны проникать в корни, и погибали (Бейлин, 1947 а). Впоследствии уже многими авторами было показано, что экссудаты корней кукурузы могут содержать стимуляторы прорастания семян заразиховых. Также имеются сообщения о наличии стимуляторов прорастания семян заразиховых в корневых экссудатах растений проса, сорго и суданской травы. В связи с этим нами были выполнены эксперименты по сравнению в лабораторных условиях способности корневых экссудатов растений разных сельскохозяйственных культур, стимулировать прорастание семян *O. cumanana* Wallr. из популяций РФ.

Для получения корневых выделений, семена сельскохозяйственных культур проращивали в рулонах увлажнённой фильтровальной бумаги, в течение 3-5 суток при температуре 25-26 °С.



Рисунок 5.10 – Получение корневых выделений кукурузы

В эксперименте использовали проростки, корни которых достигали 2-3 см. Равное количество проростков каждого генотипа одной культуры помещали корнями в сосуд с водой объёмом 150 мл (рис. 5.10). В воде проростки выращивали в течение 5 суток при температуре 22-24 °С и естественном освещении.

Воду, в которой находились корни, использовали в качестве корневых выделений. Полученные таким образом растворы корневых выделений различных сельскохозяйственных культур наливали в чашки Петри, помещали туда кусочки поролона, накрытые фильтровальной бумагой, на которую насыпали семена заразики (рис. 5.11) по методу Т. С. Антоновой и Н. М. Араслановой (2012). Семена заразики проращивали в термостате при температуре 25 °С. На 10-й день, учитывали количество проросших семян.



Рисунок 5.11 – Проращивание семян заразики в присутствии корневых выделений разных сельскохозяйственных культур

Корневые выделения 22 гибридов кукурузы по-разному стимулировали прорастание семян *O. citana* Wallr. представленных в таблице 5.2 популяций паразита. В эксперименте были выдержаны равные условия при получении корневых выделений гибридов. Семена разных популяций заразики (хранившиеся в замороженном состоянии для сохранения их

всхожести) также помещали в одинаковые условия – одну чашку Петри с раствором корневых выделений одного гибрида. Поэтому различия по указанным выше гибридам кукурузы, вызвавшим максимальное и минимальное прорастание семян заразики, по-видимому, могут быть связаны с их генотипическими особенностями, например, как с разной концентрацией стимулятора, так и с возможным наличием ингибитора в корневых выделениях. По данным R. Brown с соавторами (1951) и P. J. Whitney (1978) возрастание концентрации корневых экссудатов растения-хозяина в жидком растворе, способствовало увеличению доли проросших семян у сорных заразиковых до некоторого оптимального количества, после чего наблюдалось замедление прорастания. Данное явление объясняется тем, что в экссудатах содержится не только стимулятор, но и ингибитор прорастания семян заразики. Соотношение этих компонентов могло варьировать в зависимости от сорта или разновидности хозяина (Brown *et al.*, 1951; Whitney, 1978).

Таблица 5.2 – Происхождение популяций заразики и их вирулентность

Номер	Место сбора	Год сбора	Степень поражения* дифференциатора устойчивого к расе G
1	Константиновский район Ростовской области	2008	31
2	Белокалитвинский район Ростовской области	2008	36
3	Тагинский район Ростовской области	2008	35
4	Волгоградский район Волгоградской области	2008	11
5	Светлоградский район Ставропольского края	2005	5
6	Ейский район Краснодарского края	2006	3
7	Каневской район Краснодарского края	2003	1
8	Европейская часть Турции	2008	4
* - среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение			

Данные таблицы 5.3 показывают, что в корневых выделениях одного и того же гибрида прорастание семян заразики из разных популяций было различным. Эти различия нельзя связать с разной всхожестью семян, так как

все они имели 98-100 % прорастания в контрольном растворе корневых выделений подсолнечника сорта ВНИИМК 8883.

Таблица 5.3 – Прорастание семян заразики из разных популяций под влиянием корневых экссудатов гибридов кукурузы

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Гибрид	Проросло семян <i>O. sativa</i> Wallr., % из популяции:							
	1*	2*	3*	4*	5*	6*	7*	8*
Кукуруза								
Аробаз	80,0	20,0	17,0	5,0	7,8	6,0	59,4	20,6
Доллар	49,8	10,0	10,0	5,2	10,8	19,8	49,8	20,0
Целест	19,8	5,0	1,8	5,2	10,0	10,0	50,0	10,0
Галина	40,2	5,0	2,0	5,4	10,0	20,0	50,2	19,8
СЗТК 191	29,6	6,0	5,0	2,0	2,0	6,0	34,4	7,2
ЗПТК 196	13,6	6,0	7,6	2,2	1,8	1,0	25,0	10,8
ЗПТК 209	7,2	4,0	1,0	2,8	1,0	4,4	18,6	11,2
ЗПТК 260	10,0	4,4	6,0	1,8	2,8	1,0	17,0	8,2
ЗПСК 341	73,0	47,2	10,0	5,0	53,0	29,6	49,8	19,8
Сплэндис	49,8	29,6	5,0	6,0	10,0	30,0	50,4	20,0
Деррик	19,8	5,0	10,2	1,0	2,2	2,6	19,8	10,2
МАС 271	18,0	2,6	4,0	2,0	20,0	3,0	8,8	13,6
ПРЗ9Р86	64,0	35,0	23,0	10,0	2,6	20,0	75,2	20,2
НСР ₀₅	1,8	1,5	1,6	1,3	1,6	1,7	2,5	2,2
Подсолнечник								
ВНИИМК 8883 (сорт, контроль)	100,0	96,0	96,0	98,0	98,0	97,0	100,0	99,0
* - 1 - Константиновского района Ростовской области; 2 - Белокалитвинского района Ростовской области; 3 - Тацинского района Ростовской области; 4 - Волгоградского района Волгоградской области; 5 - Светлоградского района Ставропольского края; 6 - Ейского района Краснодарского края; 7 - Каневского района Краснодарского края; 8 - Европейской части Турции								

Корневые экссудаты гибридов кукурузы Аробаз, ЗПСК 341 и ПРЗ9Р86 (табл. 5.3) существенно отличались по стимулированию прорастания семян заразики. Всхожесть семян Константиновской популяции в их присутствии достигала 80,0; 73,0 и 64,0 % соответственно (НСР₀₅ = 1,8). Семена других популяций заразики также лучше прорастали под влиянием экссудатов из корней этих гибридов, чем других. В то же время корневые выделения гибридов ЛГ 2372 и Краснодарский 194 МВ вообще не вызвали прорастания

семян из некоторых популяций заразики, а из других всхожесть составила от 1 до 5 % (табл. 5.4).

Таблица 5.4 – Проращение семян заразики из разных популяций под влиянием корневых экссудатов гибридов кукурузы

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Гибрид	Проросло семян <i>O. citana</i> Wallr., % из популяции:							
	1*	2*	3*	4*	5*	6*	7*	8*
Кукуруза								
Краснодарский 194 МВ	1,0	1,0	0	0	2,6	1,0	5,0	4,2
Делитоп	2,6	0	0	0	28,0	2,0	8,2	2,0
ЛГ 2372	1,0	0	0	0	2,0	0	2,8	0
Габи	11,4	2,0	3,2	1,0	0	4,0	40,2	15,0
ЗПТК	6,8	2,2	0	2,0	0	2,6	10,4	0
ЗПСК 434	2,0	1,0	0	1,0	0	1,0	25,6	2,2
Антарес	20,6	2,4	6,2	0	1,0	0	46,8	1,0
НССЦ 444	15,6	0	1,0	0	0	0	10,2	5,0
Лексор	2,6	7,4	0	0	1,0	1,0	25,0	3,0
НСР ₀₅	1,2	-	-	-	-	-	1,9	-
Подсолнечник								
ВНИИМК 8883 (контроль)	100,0	96,0	96,0	98,0	98,0	97,0	100,0	99,0
* - 1 - Константиновского района Ростовской области; 2 - Белокалитвинского района Ростовской области; 3 - Тацинского района Ростовской области; 4 - Волгоградского района Волгоградской области; 5 - Светлоградского района Ставропольского края; 6 - Ейского района Краснодарского края; 7 - Каневского района Краснодарского края; 8 - Европейской части Турции								

Семена заразики из Константиновского района Ростовской области и из Каневского района Краснодарского края прорастали в наибольшем количестве. Следует отметить, что заразики из этих популяций имеют разную вирулентность в отношении дифференциатора, устойчивого к расе G: № 7 - слабую, а № 1 - сильную степень поражения (среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение 1 и 31 соответственно). По-видимому, вирулентность заразики в настоящее время никак не отражается на способности семян прорасти или не прорасти под влиянием экссудатов корней кукурузы (табл. 5.3; 5.4).

В то же время под воздействием экссудатов из корней всех гибридов кукурузы, представленных в таблицах 5.3 и 5.4, всхожесть семян заразики из Волгоградской области была слабой и варьировала от 0 до 10 %. Объяснить этот факт можно лишь нечувствительностью большинства семян этой популяции к экссудатам корней кукурузы.

Таким образом, гибриды Аробаз, ЗПСК 341 и ПР39Р86 можно использовать в качестве провокационных посевов для уничтожения семян заразики в почве. Но для этого необходимо предварительно определять, как прорастают семена заразики с конкретного поля под действием их выделений.

Таблица 5.5 – Прорастание семян заразики из разных популяций под влиянием корневых экссудатов масличных культур

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Культура	Сорт	Проросло семян <i>O. cymana</i> Wallr., % из популяции:							
		1*	2*	3*	4*	5*	6*	7*	8*
Озимая сурепица	–	2	0	0	0	0	0	2	0
Яровая сурепица	–	10	2	2	0	5	5	10	5
Горчица сарептская	Росинка	10	2	2	3	5	3	5	2
Горчица белая	Колла	0	4	0	0	0	0	0	2
Озимый рапс	–	0	0	0	0	0	0	0	0
Яровой рапс	–	0	0	2	0	0	0	2	1
Соя	Лира	0	0	0	0	1	0	3	0
	Лакта	0	0	0	0	0	0	0	0
	Вилана	0	0	0	0	0	0	1	5
	Фора	0	1	0	0	0	0	0	1
	Парма	7	5	1	0	0	0	2	5
Клещевина	–	0	0	0	0	0	0	0	0
Лён	ВНИИМК 620	2	0	0	0	10	0	0	0
	ВНИИМК 630	1	0	0	0	5	0	0	0
Подсолнечник (контроль)	ВНИИМК 8883	100	96	96	98	98	97	100	99
* - 1 - Константиновского района Ростовской области; 2 - Белокалитвинского района Ростовской области; 3 - Тацинского района Ростовской области; 4 - Волгоградского района Волгоградской области; 5 - Светлоградского района Ставропольского края; 6 - Ейского района Краснодарского края; 7 - Каневского района Краснодарского края; 8 - Европейской части Турции									

Аналогичным образом проращивали семена заразики в корневых выделениях 5 сортов сои, 2 сортов масличного льна, горчицы сарептской и белой, озимого и ярового рапса, озимой и яровой сурепицы. Корневые выделения: клещевины, озимого рапса и сорта сои Лакта не влияли на прорастание семян заразики (табл. 5.5). Доля проросших семян заразики, в целом, была невысока, на экссудатах из корней некоторых культур составляя от 0 до 10 % (табл. 5.5). Это указывает на непригодность этих культур для очистки полей от семян заразики

Также были испытаны сафлор, горох, нут и люцерна. В середине прошлого века сафлор упоминался в литературе, как культура, поражаемая этим видом заразики. Однако в наших опытах семена лишь одной популяции заразики прорастали в присутствии экссудатов корней сафлора и то на 18 %. Это слишком мало, чтобы использовать сафлор в качестве провокатора. Горох, нут, донник, вика и люцерна не вызывали прорастания семян заразики (табл. 5.6).

Таблица 5.6 – Прорастание семян заразики из разных популяций под влиянием корневых экссудатов сафлора и некоторых культур из семейства бобовых

ВНИИМК, Краснодар, 2013 г.

Культура	Сорт	Проросло семян <i>O. cymata</i> Wallr., % из популяции:							
		1*	2*	3*	4*	5*	6*	7*	8*
Сафлор	Александрит	8	0	1	0	0	0	18	1
Горох	Аргон	5	0	1	0	1	0	0	0
Нут	–	0	0	0	0	0	0	0	0
Вика	–	0	0	0	0	0	0	0	0
Донник	–	0	0	0	0	0	0	0	0
Люцерна	Фея	0	0	0	0	0	0	0	0
Подсолнечник (контроль)	ВНИИМК 8883	100	96	98	96	97	98	100	99
* - 1 - Константиновского района Ростовской области; 2 - Белокалитвинского района Ростовской области; 3 - Тагинского района Ростовской области; 4 - Волгоградского района Волгоградской области; 5 - Светлоградского района Ставропольского края; 6 - Ейского района Краснодарского края; 7 - Каневского района Краснодарского края; 8 - Европейской части Турции									

Таким образом, семена изученных популяций заразики имеют разную чувствительность к воздействию корневых выделений гибридов кукурузы и ряда масличных культур, что не связано с их вирулентностью. Гибриды кукурузы различаются по способности их корневых выделений вызывать прорастание семян заразики из разных популяций. Проростки заразики способны проникать в корни кукурузы, однако погибают в наружных слоях кортекса. Гибриды Аробаз, ЗПСК 341 и ПР39Р86 наиболее пригодны для использования их в качестве провокационных посевов при уничтожении семян заразики в почве. Однако действие гибридов избирательно и необходимо проводить предварительное тестирование, как влияют экссудаты их корней на способность к прорастанию семян заразики, собранных на каждом конкретном поле. Для определения способности корневых выделений сорго, суданской травы и проса стимулировать прорастание семян *O. cumana* Wallr. использовали разработанный нами рулонный метод проращивания семян.

Семена *O. cumana* Wallr. из популяции: Константиновского и Тацинского районов Ростовской области, Каневского района Краснодарского края (номер: 1; 3 и 7), представленных в таблице 5.2, проращивали в рулонах фильтровальной бумаги отдельно друг от друга. В качестве контроля для определения всхожести семян заразики использовали сорт подсолнечника ВНИИМК 8883.

Из результатов проведенных исследований, представленных в таблице 5.7 видно, что корневые экссудаты растений разных сортов, как сорго, так и проса, по-разному влияют на прорастание семян заразики указанных популяций *O. cumana* Wallr.. Можно предположить, что заразики из разных популяций неодинаково реагирует на экссудаты корней сортов испытанных культур. На данное явление указывает разность между популяциями заразики по реакции их семян на экссудаты корней большинства сортов зернового сорго: Бригга, Зерноградское 53, Зерноградское 88, Лучистое; двух сортов сорго сахарного: Дебют и Лиственит; суданской травы: Александрина; просо:

Гуреевой (табл. 5.7). В то же время корневые выделения разных сортов сорго, проса и суданской травы могут различаться как качественным, так и количественным соотношением вторичных метаболитов, выделяемых корнями.

Таблица 5.7 – Прорастание семян заразики из разных популяций под влиянием корневых экссудатов сорго, суданской травы и проса

ВНИИМК, Краснодар, 2014 г.

Сорт	Проросло семян заразики, % из популяции:		
	Ростовской области		Краснодарского края, Каневского района
	Константиновского района	Тацинского района	
Зерновое сорго			
Бригга	5,7	14,8	18,6
Куэйрас (гибрид)	8,1	9,1	11,0
Великан	11,1	12,7	1,9
Зерноградское 53	6,7	16,1	7,7
Зерноградское 88	12,9	18,5	15,0
Лучистое	3,7	12,1	9,4
Орловское	13,9	14,3	14,4
Хазине 28	23,2	22,1	2,0
НСР ₀₅	1,7	1,6	2,1
Сорго сахарное			
Дебют	7,7	6,5	2,8
Зерноградский янтарь	6,4	5,1	11,6
Лиственит	18,4	16,1	29,6
НСР ₀₅	1,0	0,9	1,8
Суданская трава			
Анастасия	34,7	34,4	24,6
Александрина	16,4	31,9	21,0
НСР ₀₅	3,5	7,7	3,2
Просо посевное			
Саратовское 10	14,3	14,7	19,6
Саратовское 12	1,8	11,1	11,2
Саратовское желтое	4,0	1,9	11,6
Золотистое	15,4	44,7	2,5
Гуреевой	68,8	26,1	32,9
НСР ₀₅	3,8	6,2	3,7
Подсолнечник			
ВНИИМК 8883 (контроль)	71,1	80,5	66,9

Сорт зернового сорго Хазине 28 существенно отличался от других по стимулированию прорастания семян двух популяций заразики из Константиновского ($НСР_{05} = 1,7$) и Тацинского района Ростовской области ($НСР_{05} = 1,6$), их всхожесть составила 23,2 и 22,1 % соответственно. В то же время семена третьей популяции заразики из Каневского района Краснодарского края под действием корневых выделений этого сорта прорастали слабо, всего 2,0 %. Максимальное прорастание семян из этой популяции было под действием корневых выделений сорта Бригга и составило 18,6 % ($НСР_{05} = 2,1$) (табл. 5.7).

Среди сортов сорго сахарного наибольшее количество проросших семян заразики из всех трёх популяций показывал сорт Лиственит.

Корневые выделения обоих сортов суданской травы Анастасия и Александрина одинаково хорошо стимулировали прорастание семян трёх представленных популяций *O. cumana* Wallr.. Однако семена популяции из Константиновского района Ростовской области существенно лучше отзывались на корневые экссудаты сорта Анастасия, чем Александрина (34,7 и 16,4 % соответственно).

Из всех генотипов проса посевного сорт Гуреевой существенно обладал более высоким количеством проросших семян изученных популяций заразики (68,8; 26,1 и 32,9 %), хотя заметна и существенная межпопуляционная разница. При этом сорт проса Золотистое вызывал наиболее высокое количество проросших семян у одной популяции заразики – из Тацинского района Ростовской области.

За исключением проса Гуреевой (для популяции заразики из Константиновского района Ростовской области), экссудаты корней изученных культур имели меньший стимулирующий эффект на семена *O. cumana* Wallr., чем корневые выделения подсолнечника, которые в данном эксперименте стимулировали к прорастанию от 63,8 до 80,5 % (табл. 5.7). Это, по-видимому, можно объяснить недавними исследованиями, которые показали, что корни растений подсолнечника выделяют наружу

сесквитерпеновые лактоны, обладающие более сильным стимулирующим действием на семена *O. cumana* Wallr., чем стриголактоны, имеющиеся у других культур, и искусственный стимулятор GR 24 (Joel *et al.*, 2011, Raupp *et al.*, 2013). Хотя стриголактоны, так же, как и GR 24, тоже способны провоцировать прорастание семян *O. cumana* Wallr., но у подсолнечника они не были обнаружены (Raupp *et al.*, 2013).

Таким образом, хотя корневые экссудаты растений изученных генотипов представленных в таблице 5.7 по-разному стимулировали прорастание семян *O. cumana* Wallr., эти культуры пригодны для уменьшения концентрации семян паразита почве.

5.4 Способность проростков заразики проникать в корень культуры, вызывающей её прорастание

При изучении прорастания семян заразики в присутствии корневых экссудатов разных сельскохозяйственных растений выделились некоторые культуры, вызывающие массовое прорастание её семян. Мы продолжили эксперимент с гибридом кукурузы ПР39Р86, вызвавшим 64 % прорастания семян заразики из наиболее вирулентной Константиновской популяции (номер 20). Пятидневные проростки этого гибрида помещали между двумя пластинами пенопласта, выстланными льняной тканью, скрепляли их между собой и помещали в сосуд с питательным раствором Кноппа (Антонова, 1978), где выращивали в течение 20 дней. Общий вид экспериментальной установки с растениями кукурузы представлен на (рис. 5.12 а).

Через 4 дня проращивания пластины раскрывали, насыпали на растущие корни семена заразики Константиновской популяции (номер 20) и вновь помещали в сосуд с питательным раствором. Растения выращивали в оптимальных условиях освещённости и температуры. Через 21 день доля проросших семян заразики составила 93 %. При этом проростки её проникали в поверхностные слои кортекса корней кукурузы. Однако далее

развитие паразита прекращалось (рис. 5.12 б), стадия клубенька не наступала, а проростки бурели и погибали.

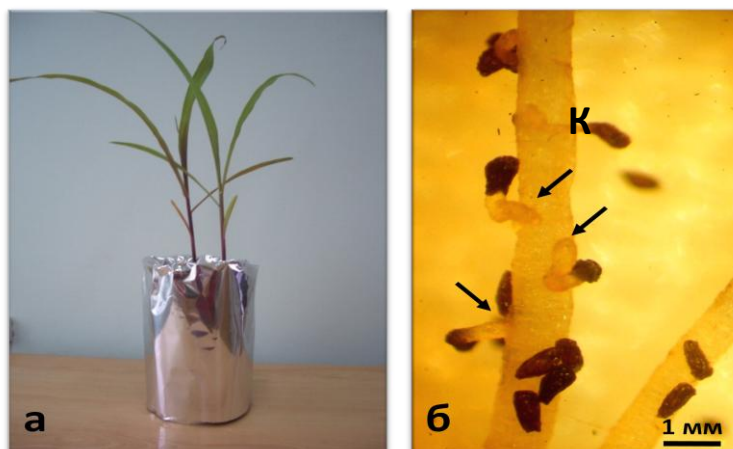


Рисунок 5.12 а – Растения кукурузы в экспериментальной установке для проращивания семян заразихи; б – прорастание семян *O. cumana* Wallr. в присутствии корней кукурузы, побурение проростков (показаны стрелками), свидетельствующее об их гибели, на ранней стадии проникновения в наружные слои коровой паренхимы

Этот эксперимент показал, что конкретно данный гибрид, а также Аробаз и ЗПСК 341 можно применять в качестве провокационных посевов для очистки почвы от семян заразихи, в частности, в Константиновском районе Ростовской области, где она имеет самую высокую степень вирулентности. Говорить о возможности применения для такой цели других гибридов кукурузы можно только после предварительного изучения реакции семян заразихи из конкретных мест сбора на их корневые экссудаты, что не представляет особой сложности. Поскольку это экологически чистый способ очистки почвы от семян заразихи, то его можно взять на вооружение там, где удаётся получать высокие урожаи кукурузы. Аналогичные результаты получены у сорго, просо и суданской травы. Они также могут быть использованы для уничтожения семян заразихи в почве в севообороте с подсолнечником там, где это возможно.

6 УСТОЙЧИВОСТЬ ГЕНОТИПОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ К ВЫСОКОВИРУЛЕНТНЫМ БИОТИПАМ ЗАРАЗИХИ

6.1 Устойчивость культурных и дикорастущих образцов подсолнечника коллекции ВИР, а также гибридов иностранного происхождения к поражению расой G заразики

Выявление генотипов подсолнечника, обладающих устойчивостью к современным расам заразики – необходимое условие для создания исходного материала при селекции гибридов, не поражающихся этим паразитом. Коллекционные образцы высевали на двух инфекционных фонах. Для создания двух отдельных инфекционных фонов в закрытом грунте были использованы семена заразики из Ростовской области и Краснодарского края.

Собранная в 2009 году заразика из Тацинского района Ростовской области, проявила себя одной из самых вирулентных в отношении как отечественного, так и зарубежного сортимента подсолнечника. Заразика этой популяции преодолевает действие всех известных генов устойчивости. В этой популяции концентрация биотипа, преодолевающего устойчивость к расе G – одна из самых высоких (Антонова и др., 2009). Заразика из Ейского района Краснодарского края менее вирулентна и не превышает реакции расы Е.

Из представленных в таблице 6.1 данных видно, что некоторые образцы культурного подсолнечника из Франции, Испании, Мексики и Венгрии поразились заразикой на 100 %. Степень поражения этих образцов подсолнечника составила от 65 до 121 особей заразики на одно поражённое растение.

Таблица 6.1 – Поражение некоторых образцов культурного подсолнечника коллекции ВИР высоковирулентной расой G заразики (*O. citana* Wallr.) из Тацинского района Ростовской области

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Номер по каталогу	Происхождение	Количество учётных растений, шт.	Количество восприимчивых растений, шт.	Поражено растений, %	*Степень поражения, шт.
667	Кабардино-Балкария, РФ	30	8	26,6	2
769	Армения	30	8	26,6	1
1010	Великобритания	30	24	80,0	5
3300	Краснодарский край, РФ, (линия ВИР-221)	30	10	33,3	4
3475	Краснодарский край, РФ, (ВИР-665)	30	3	10,0	2
2005	Приморский край, РФ	26	7	26,9	2
3109	Болгария	23	4	17,3	2
3301	Краснодарский край, РФ, (линия ВИР-222)	30	15	50,0	3
1434	Болгария	28	17	60,7	6
3046	Аргентина	22	2	9,1	2
2954	Аргентина	30	25	83,3	12
2925	Франция	30	30	100,0	110
2982	Испания	30	30	100,0	121
3080	Мексика	30	30	100,0	115
2978	Испания	30	30	100,0	62
3015	Венгрия	29	29	100,0	65
Р96 (линия, контроль)	Испания	30	24	80,0	12
ВНИИМК 8883 (сорт, контроль)	Краснодарский край, РФ	30	30	100,0	115
* - среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение					

В результате проведенных исследований среди приведенного в таблице 6.1 материала можно отметить образцы местной селекции из Краснодарского края: линии ВИР-665, ВИР-221, ВИР-222, Кабардино-Балкарии (№ 667 по каталогу), Армении (№ 769 по каталогу) и Аргентины (№ 3046 по каталогу) из которых можно выделить материал устойчивый к расе G заразики. Они имели степень поражения от 1 до 4 особей заразики на одно поражённое растение. У данных образцов наблюдалось разделение на слабо поражаемые и устойчивые, при дальнейшей работе с которыми, можно создать линии,

обладающие иммунитетом к расе G. В таблице 6.1 приведена выборка таких образцов подсолнечника отечественного и иностранного происхождения, полные данные приведены в приложении 1, 2. Полученные данные показывают, что имеется реальная возможность отбирать не поразившиеся растения некоторых образцов для последующей оценки на инфекционном фоне потомств, и с самоопылением устойчивых растений. Среди приведенного материала привлекают внимание образцы местной селекции из Краснодарского края: линии ВИР-665, ВИР-221, ВИР-222, Кабардино-Балкарии (№ 667 по каталогу), Армении (№ 769 по каталогу) и Аргентины (№ 3046 по каталогу) (табл. 6.1).

В связи со сложившейся структурой популяций заразики в южных регионах России, а точнее преобладанием расы G на многих полях, мы провели оценку поражения гибридов подсолнечника разного происхождения в закрытом грунте. Для создания жёсткого инфекционного фона использовали семена популяции заразики собранной в 2009 году в Тацинском районе Ростовской области. Проверка районированных в нашей стране гибридов подсолнечника, представленных в таблице 6.2, в условиях жёсткого инфекционного фона показала, что: Армада КІ, Дуэт, ЕС Шерпа, Орфей, ПР64ЛЕ25 поразились заразой на 100 %. Гибриды Армада КІ и ЕС Шерпа имели самую высокую степень поражения близкую к контролю (табл. 6.2). Гибриды: ЕС Артик, ЛГ 5400, СИ Купава, СИ Ласкала и (NX 32328), проявили устойчивость к расе G заразики.

Большинство из 33 гибридов подсолнечника разных учреждений-оригинаторов, испытанных в аналогичных условиях на устойчивость к расе G, показали разделение на восприимчивые и резистентные растения (табл. 6.2). При этом выделялись гибриды с незначительной степенью поражения восприимчивых растений (до 4-х особей заразики на одно поражённое растение): как например, ПР64Ф66, ПР64ЛЕ20, Вулкан ОР, Оракул, Макстор, Метеор, ЕС Бессана, ЛГ 5580, ЛГ 5452 ХО, ЛГ 5632, ЛГ 5662, ЛГ 5631, Голдсан, Эстрадо и СИ Кадикс (табл. 6.2).

Таблица 6.2 – Поражение гибридов подсолнечника разного происхождения высоковирулентной заразой

ВНИИМК, Краснодар, 2014 г.

Гибрид	Количество учётных растений, шт.	Количество восприимчивых растений, шт.	Поражено растений, %	*Степень поражения, шт.
ПР64Ф66	12	2	16,7	1
ПР64ЛЕ20	10	4	40,0	4
ПР64ЛЕ25	10	10	100,0	8
Вулкан OR	11	7	63,6	3
Анюта OR	12	7	58,3	10
Орфей	12	12	100,0	6
Оракул	12	6	50,0	3
Орнамент	12	5	41,7	13
Армада КІ	12	12	100,0	42
Макстор	12	2	16,7	2
Рейна	11	4	36,4	6
Дуэт	12	12	100,0	21
Метеор	11	6	54,5	2
ЕС Артик	12	0	0	0
ЕС Бессана	12	1	8,3	2
ЕС Белла	12	2	16,7	25
ЕС Шерпа	12	12	100,0	45
ЕС Петунья	12	2	16,7	27
Тунка	12	3	25,0	12
ЛГ 5550	12	2	16,7	12
ЛГ 5580	12	4	33,3	1
ЛГ 5452 ХО	12	1	8,3	2
ЛГ 5632	12	8	66,7	3
ЛГ 5662	12	5	41,7	1
ЛГ 5631	10	5	50,0	2
ЛГ 5400	13	0	0	0
Голдсан	14	8	57,1	2
Эстрадо	13	11	84,6	2
СИ Кадикс	12	4	33,3	2
СИ Купава	11	0	0	0
СИ Ласкала	12	0	0	0
(NX 32328)	12	0	0	0
ВНИИМК 8883 (сорт, восприим- чивый контроль)	12	12	100,0	70
* - среднее количество особей заразы (штук) на одно поражённое растение				

Гибриды с незначительной степенью поражения восприимчивых растений со степенью поражения до четырёх особей заразики на одно растение, можно рекомендовать для возделывания. Следует отметить, что слабая степень поражения не спасает поля от засорения семенами заразики. Более того, при частом возврате подсолнечника на прежнее поле севооборота накапливаться в почве будут преимущественно семена биотипа заразики, преодолевающего устойчивость конкретного гибрида. В данном случае при интенсивном возделывании гибридов, приведенных в таблице 6.2, накапливаться будут семена расы G с быстрой элиминацией более слабых биотипов и выравниванием расовой структуры популяции паразита в сторону доминирования этой расы.

Изученные образцы дикорастущего однолетнего подсолнечника сильно поражаются заразихой из Тацинского района Ростовской области (табл. 6.3). Три образца *H. petiolaris* Nutt. так же, как образцы *H. debilis* Nutt. и *H. praecox* Engelm. & A. Gray, проявили полную устойчивость к заразихе из Ейского района Краснодарского края (табл. 6.3). Однако лишь *H. petiolaris* Nutt. имел незначительную степень поражения – 1-3 (табл. 6.3) при заражении заразихой из Тацинского района Ростовской области (рис. 6.1). Остальные однолетние виды поражались этой заразихой с высокой степенью.



Рисунок 6.1 – Поражение однолетних дикорастущих видов рода *Helianthus* заразихой из Тацинского района Ростовской области

Таблица 6.3 – Поражение однолетних дикорастущих видов рода *Helianthus* из коллекции ВИР заразой из двух популяций: Краснодарского края и Ростовской области

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Вид	Номер интродукции	Количество учётных растений, шт.	Происхождение популяций <i>O. cumana</i> Wallr.:			
			Краснодарский край, Ейский район		Ростовская область, Тагинский район	
			поражено растений, шт.	*степень поражения, шт.	поражено растений, шт.	*степень поражения, шт.
<i>H. annuus</i> L.	398940	30	8	2	30	57
<i>H. annuus</i> L.	407260	30	11	3	30	48
<i>H. annuus</i> L.	440524	30	9	5	30	76
<i>H. annuus</i> L.	441082	29	13	11	29	103
<i>H. annuus</i> L.	545580	30	12	7	30	97
<i>H. petiolaris</i> Nutt.	440560	30	0	0	24	1
<i>H. petiolaris</i> Nutt.	440612	28	0	0	26	2
<i>H. petiolaris</i> Nutt.	503232	30	0	0	26	3
<i>H. debilis</i> Nutt.	545666	30	0	0	22	38
<i>H. debilis</i> Nutt.	560388	29	0	0	19	27
<i>H. debilis</i> Nutt.	560395	30	8	3	30	23
<i>H. praecox</i> Engelm & A. Gray	560400	30	0	0	26	30
<i>H. argophyllus</i> T. et G.	545664	30	10	4	30	57
<i>H. argophyllus</i> T. et G.	ARY mosambik 1809	30	12	6	30	22
ВНИИМК 8883 (сорт, контроль)	-	30	30	36	30	115
* - среднее количество особей заразы (штук) на одно поражённое растение						

В исследованиях, проведенных в Сербии в 2010 году, было показано, что эти, указанные выше однолетние виды проявляют устойчивость к расе Е *O. cumana* Wallr. (Terzić *et al.*, 2010). Наши данные согласуются с этим. Передача генов устойчивости к заразе от однолетних дикорастущих видов культурным линиям может быть достигнута в результате прямых и обратных скрещиваний (Jan, Fernandez-Martinez, 2002). Однако наличие на юге РФ высоковирулентных биотипов заразы, преодолевших устойчивость представленных однолетних видов, делает нецелесообразным использование

их в скрещиваниях с культурным подсолнечником с целью улучшения иммунитета.

Таблица 6.4 – Устойчивость многолетних диплоидных видов рода *Helianthus* из коллекции ВИР к поражению заразой из двух популяций: Краснодарского края и Ростовской области

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Вид	Номер интродукции	Количество учётных растений, шт.	Происхождение популяций <i>O. cumanus</i> Wallr.:			
			Краснодарский край, Ейский район		Ростовская область, Тацинский район	
			поражено растений, шт.	* степень поражения, шт.	поражено растений, шт.	* степень поражения, шт.
<i>H. floridanus</i> A. Gray	-	30	0	0	0	0
<i>H. decapetalus</i> L.	440439	30	0	0	0	0
<i>H. decapetalus</i> L.	-	30	0	0	0	0
<i>H. divaricatus</i> (ВИР)	545674	30	0	0	0	0
<i>H. hirsutus</i> Raf.	560389	30	0	0	0	0
<i>H. mollis</i> Lam.	530453	30	0	0	30	1
<i>H. laetiflorus</i> Pers.	1886	30	0	0	0	0
<i>H. tuberosus</i> L.	441026	30	0	0	0	0
<i>H. californicus</i> D. C.	530447	30	0	0	0	0
<i>H. giganteus</i> L.	489253	30	0	0	0	0
<i>H. giganteus</i> L.	-	29	0	0	0	0
<i>H. giganteus</i> L.	-	30	0	0	30	1
<i>H. giganteus</i> L.	441029	30	0	0	0	0
<i>H. grosseserratus</i> M.	545698	28	0	0	28	2
<i>H. grosseserratus</i> M.	545711	30	0	0	0	0
<i>H. grosseserratus</i> M.	-	30	0	0	0	0
<i>H. maximiliani</i> Schrad.	440553	30	0	0	0	0
<i>H. maximiliani</i> Schrad.	2099	30	0	0	19	2
<i>H. maximiliani</i> Schrad.	-	30	0	0	0	0
<i>H. nuttallii</i> T. et G.	-	30	0	0	0	0
<i>H. nuttallii</i> T. et G.	-	30	0	0	0	0
<i>H. salicifolius</i> A. Dietr.	440074	30	0	0	0	0
<i>H. salicifolius</i> A. Dietr.	-	29	0	0	0	0
<i>H. salicifolius</i> A. Dietr.	-	30	0	0	30	1
<i>H. glaucophyllus</i> D.M.Sm	-	30	0	0	0	0
<i>H. multiflorus</i> Hook.	-	30	0	0	30	2
<i>H. occidentalis</i> Riddell.	611801	30	0	0	0	0
ВНИИМК 8883 (сорт, контроль)	-	30	30	36	30	115
* - среднее количество особей заразы на одно поражённое растение						

Большинство многолетних диплоидных видов рода *Helianthus* из коллекции ВИР проявили полную устойчивость к заразице из обеих популяций, за исключением незначительного поражения *H. mollis* Lam. и отдельных интродуцентов из видов *H. giganteus* L., *H. grosseserratus* Martens, *H. maximiliani* Schrad., *H. salicifolius* A. Dietr. и *H. multiflorus* Hook. (табл. 6.4).

Незначительное поражение некоторых многолетних интродуцентов можно рассматривать как следствие гетерогенности дикорастущих видов и возможности проявления изменчивости их признаков, в частности, устойчивости или восприимчивости (Ruso *et al.*, 1996). Данные интродуценты не следует использовать для создания исходного материала устойчивого к заразице (табл. 6.4).

Большинство многолетних видов, изучавшихся в данной работе, были испытаны ранее в Испании на их устойчивость к заразице (Ruso *et al.*, 1996). Наши данные показывают, что в настоящее время в России они устойчивы к расе G заразицы.

На устойчивость к заразице из разных стран многолетних видов и гибридов F_1 с участием культурного подсолнечника указывали многие учёные (Ruso *et al.*, 1996; Fernandez-Martinez *et al.*, 1997; Sukno *et al.*, 1998; Fernandez-Martinez *et al.*, 2008; Christov *et al.*, 2009; Terzič *et al.*, 2010). Было показано, что скрещиваемость видов с разными уровнями плоидности и передача заразицустойчивости в F_1 и бэкросс-поколениям практически осуществимы. Осуществима и передача устойчивости к заразице культурному подсолнечнику от дикорастущих многолетних видов с разными уровнями плоидности (Sukno *et al.*, 1998). Однако скрещивание многолетних видов *Helianthus* с культурным подсолнечником является весьма затруднительным из-за не приживаемости эмбриона гибрида, а так же высокой стерильности в F_1 или BC_1F_1 поколения. Эти проблемы могут быть преодолены с использованием технологии *in vitro*, удвоением числа хромосом в F_1 и созданием амфидиплоидов (Jan *et al.*, 2002 a). В связи с этим необходимо развивать экспериментальную работу в этом направлении для

осуществления селекционных программ по созданию сортимента подсолнечника, устойчивого к высоковирулентным расам *O. cumana* Wallr. в России.

Существует мнение, что устойчивость к заразице у подсолнечника может выражаться в отсутствии у корней способности стимулировать прорастание семян паразита (Labrousse *et al.*, 2001; 2004; Echevarria-Zomeno *et al.*, 2006). Поэтому представляло интерес выяснить, прорастают ли семена заразицы из изученных популяций в присутствии корней многолетних видов подсолнечника: *H. decapetalus* L., *H. laetiflorus* Pers., *H. californicus* D. C., *H. giganteus* L., *H. grosseserratus* Martens, *H. salicifolius* A. Dietr. и *H. occidentalis* Riddell..



Рисунок 6.2 – Прорастание семян расы G заразицы (*O. cumana* Wallr.) в присутствии корней дикорастущих видов подсолнечника

H. californicus D. C. (А) и *H. laetiflorus* Pers. (Б)

20-дневного возраста, увеличение 21х

В модельном эксперименте с применением нашей модификации рулонного проращивания семена обеих популяций заразили активно прорастали как на корнях проростков, так и на всей площади фильтровальной бумаги, пропитавшейся корневыми выделениями растений подсолнечника. Проростки заразили начинали проникать в корни подсолнечника, однако развитие клубенька не происходило (рис. 6.2).

Проникшие в корень гаусториальные клетки паразита погибали в наружных слоях кортикальной паренхимы. Они отличались от окружающих клеток корня светло-бурым цветом. Это свидетельствует о том, что иммунитет изученных дикорастущих многолетних образцов подсолнечника к заразили не связан с отсутствием у них стимулирующего воздействия корневых выделений на семена паразита. Устойчивость скорее связана с физиолого-биохимическими особенностями кортикальных клеток корня.

Таким образом, большинство образцов культурного подсолнечника из коллекции ВИР поражаются расой G заразили. Однако имеются образцы, разделяющиеся на восприимчивые и устойчивые генотипы. Последние необходимо использовать для дальнейшего изучения их способности сохранять резистентность в следующих поколениях. Их целесообразно использовать в качестве родительских особей для создания иммунных сортов и гибридов подсолнечника.

Среди гибридов подсолнечника разных учреждений оригинаторов имеются образцы, слабо поражаемые расой G заразили. Среди однолетних дикорастущих видов подсолнечника лишь образцы *H. petiolaris* Nutt. разделяются на устойчивые и восприимчивые, остальные поражаются с высокой степенью. Изученные многолетние диплоидные виды дикорастущего подсолнечника проявили к расе G полный иммунитет, который обусловлен физиолого-биохимическими особенностями кортикальных клеток их корней и они могут служить источниками разнообразных генов устойчивости к *O. cumana* Wallr. расы G при селекции новых сортов и гибридов.

6.2 Создание резистентной константной инцухт-линии подсолнечника RG

На протяжении последних пяти лет на центральной экспериментальной базе ВНИИМК выполнялся скрининг устойчивых к расе G генотипов подсолнечника среди образцов мировой коллекции ВИР, дикорастущих видов, а также линий, гибридов и сортов отечественной и зарубежной селекции. В работе использовали искусственный инфекционный фон, в котором доминировали семена заразики расы G (Antonova *et al.*, 2011; Челюстникова и др., 2011). В результате проведенного скрининга были выделены некоторые растения подсолнечника, обладающие устойчивостью к этой расе заразики. На основе выделенного устойчивого материала методом многократного инцухта с отбором резистентных форм (рис. 6.3), нами была создана линия подсолнечника, не поражающаяся расой G, впоследствии названная RG (Resistant to race G).



Рисунок 6.3 – Схема создания линий подсолнечника устойчивых к заразики

Применение инцухта имеет большое значение в селекции подсолнечника. Практически все исследователи, которые занимались инбридингом на подсолнечнике, стремились к получению гомозиготных линий и их последующим использованием в гибридизации (Писарев, 1935; Жданов, 1939; Плачек, 1936; Пустовойт, 1937; Шарова, 1969; Воскобойник и др., 1979).

При создании гомозиготной линии подсолнечника мы отбирали и самоопыляли лишь резистентные к расе G растения из каждого поколения согласно схеме представленной на рисунке 6.3. Установлено, что количество устойчивых растений при самоопылении от поколения к поколению увеличивается и к I₆ достигает 100 % (табл. 6.5).

Таблица 6.5 – Поражение расой G заразики (*O. citana* Wallr.) выделенного источника устойчивости подсолнечника при его инбридинге

ВНИИМК, Краснодар, 2012-2016 гг.

Поколение	Количество растений в анализе, шт.	Устойчивых растений		Восприимчивых растений		* Степень поражения, шт.
		шт.	%	шт.	%	
I ₁	150	45	30,0	105	70,0	6
I ₂	148	81	54,7	67	45,3	3
I ₃	152	124	81,8	28	18,4	1
I ₄	154	140	90,9	14	9,1	1
I ₅	149	147	98,7	2	1,3	1
I ₆	151	151	100,0	0	0	0
I ₇	145	145	100,0	0	0	0
* - среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение						

У самоопылённых растений подсолнечника иммунитет начинает проявляться с первого поколения и при отборе закрепляется в последующих поколениях. Самоопыление полезно при дифференциации растений и отборе наиболее ценных генотипов. Однако при самоопылении неизбежно наступает

депрессия по элементам продуктивности. Депрессия проявляется в уменьшении числа семян, понижении их всхожести, ослаблении роста, появлении всходов лишённых хлорофилла и как следствие, снижение общей продуктивности. При создании линии устойчивой к заразице мы стремимся к достижению гомозиготности по этому признаку. Это приводит к закреплению ряда рецессивных генов, вредно влияющих на общую мощность и продуктивность растений (Хаджинов, 1935).

У потомств, полученных от самоопыления, были отмечены отклонения по морфологическим признакам. Некоторые растения имели различной формы хлорофилльную недостаточность. Также были отмечены растения потомств, отличающиеся друг от друга по форме листьев, степени облиственности и габитусу. Аналогичное варьирование морфологических признаков при изучении потомств, полученных от самоопыления, было отмечено в работах ряда авторов (Hamilton, 1926; Плачек, 1930; Гундаев, 1965).

Использование инцухт-метода с одновременной оценкой устойчивости к заразице на инфекционном фоне в условиях фитотронно-тепличного комплекса (рис. 6.3), позволило сравнительно быстро (4 года) выделить константный по резистентности к расе G, селекционный материал подсолнечника. Практическим результатом данной работы является создание устойчивой к заразице расы G и всем предыдущим линии подсолнечника RG.

Вегетационный период линии RG от всходов до цветения равен 60 и до физиологической спелости – 100 дней, высота растений 155 см, диаметр корзинки 17,8 см масличность семян составляет 46,6 %, лужистость – 27,7 %, масса семян с центральной корзинки – 52,8 г и масса 1000 – 40,1 г.

Характерной особенностью линии RG является её устойчивость к высоковирулентной расе G заразицы и всем предыдущим. Морфологические особенности линии RG представлены на (рис. 6.4; приложение 3, 4), а также в виде описания 42-х признаков (табл. 6.6).



Рисунок 6.4 – Линия подсолнечника RG на селекционном участке в фазу цветения (ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2016 г.)

Таблица 6.6 – Характеристика линии RG по форме Госкомиссии RTG
№ 0081_2 ПОДСОЛНЕЧНИК

ВНИИМК, Краснодар, 2015-2016 гг.

Признак		Проявление
1	Гипокотиль: антоциановая окраска	отсутствует
2	Гипокотиль: интенсивность антоциановой окраски	отсутствует
3	Лист: размер	среднего размера
4	Лист: зеленая окраска	средняя
5	Лист: пузырчатость	отсутствует или очень слабая
6	Лист: зубчатость	средняя
7	Лист: форма поперечного сечения	вогнутый
8	Лист: форма верхушки	узко-треугольная
9	Лист: размер ушек	маленькие
10	Лист: боковые крыльевидные сегменты	слабо выражены
11	Лист: угол между нижними боковыми жилками	острый
12	Лист: высота кончика пластинки относительно прикрепления черешка (на 2/3 высоты растения)	высокая (выше)
13	Стебель: опушение в верхней части (последние 5 см)	слабое
14	Время цветения	позднее
15	Язычковые цветки: плотность	средней плотности
16	Язычковый цветок: форма	веретенообразный
17	Язычковый цветок: расположение в пространстве	плоское (в одной плоскости)
18	Язычковый цветок: длина	средней длины
19	Язычковый цветок: окраска	жёлтый
20	Трубчатый цветок: окраска	жёлтый
21	Трубчатый цветок: антоциановая окраска рыльца	отсутствует
22	Трубчатый цветок: интенсивность антоциановой окраски	отсутствует
23	Трубчатый цветок: образование пыльца	имеется
24	Листочек обертки: форма	не явно удлинённый и не явно округлый
25	Листочек обертки: длина кончика	длинный
26	Листочек обертки: зеленая окраска внешней стороны	средняя
27	Листочек обертки: положение по отношению к корзинке	слабо охватывает
28	Растение: высота (при созревании)	средней высоты
29	Растение: ветвление	имеется
30	Растение: тип ветвления	преимущественно у основания
31	Растение: естественное положение наивысшей боковой корзинки к центральной корзинке	ниже
32	Корзинка: положение	горизонтальная
33	Корзинка: размер	среднего размера
34	Корзинка: форма семенной стороны	плоская
35	Семянка: размер	среднего размера
36	Семянка: форма	узко-яйцевидная
37	Семянка: толщина относительно ширины	средней толщины
38	Семянка: основная окраска	чёрная
39	Семянка: краевые полосы	слабо выражены
40	Семянка: полосы между краями	слабо выражены
41	Семянка: окраска полосок	серые
42	Семянка: пятна на семенной коже	отсутствуют

При сопоставлении основных селекционных признаков продуктивности линии RG с отцовскими формами подсолнечника были получены данные о допустимых для семеноводческой работы уровне значениях признаков указанных в таблице 6.7.

Таблица 6.7 – Характеристика константных отцовских линий подсолнечника
ВНИИМК, Краснодар, 2014-2015 гг.

Линия	Период, сутки		Высота растений, см	Диаметр центральной корзинки, см	Масса 1000 семян, г	Урожайность, т/га	Масличность, %
	всходы - начало цветения	всходы - полная спелость					
RG	60	100	154,8	17,8	40,1	1,79	46,6
BK551	51	95	115,0	11,2	23,3	1,17	48,0
BK301	54	100	117,6	10,4	28,1	1,58	47,7
BK930	58	100	143,7	8,9	21,3	0,99	47,8
НСР ₀₅	-	-	-	-	-	0,12	-

Начало цветения линии RG наступает позже отцовских линий BK930, BK301 и BK551 на 2, 6 и 9 дней соответственно, что не позволяет использовать одновременный посев данных родительских форм при гибридизации для передачи им гена резистентности к расе G *O. citrana* Wallr..

После создания линии подсолнечника RG обладающей устойчивостью к высоковирулентной расе G заразики, необходимо было перейти к изучению наследования данного признака.

6.3 Наследование признака устойчивости к расе G заразики у линии подсолнечника RG

Важной задачей при создании исходного материала подсолнечника, устойчивого к высоковирулентным расам *O. cumana* Wallr., является установление закономерности наследственной передачи данного признака.

В задачу наших исследований входило изучение наследования признака устойчивости подсолнечника к высоковирулентной расе G заразики.

При изучении наследования признака устойчивости культурного подсолнечника к расе G заразики были выполнены скрещивания линии RG с восприимчивыми формами подсолнечника селекции ВНИИМК: ВК551, ВК301, ВК1-imiБ и ВК678Б, в результате которых получено 8 комбинаций скрещиваний, по 3-6 семей каждого гибрида. Десять растений каждой семьи были оценены на устойчивость к заразику. Следует отметить, что степень поражения линии RG высоковирулентной расой G заразики соответствовала - 0. Степень поражения линий: ВК551, ВК301, ВК1-imiБ и ВК678Б варьировала от 20,1 до 29,5 клубеньков заразики на одно пораженное растение. При этом вышеуказанные линии поразились на 100 %.

Тестирование устойчивости к заразику индивидуальных растений F_1 , F_2 , BC_1 и родительских форм проводили методом ранней диагностики заразикуустойчивости (Панченко, 1975 б) при искусственном заражении в условиях теплицы (табл. 6.8-6.12).

Все полученные гибриды первого поколения имели невысокую степень поражения заразику, независимо от генотипа восприимчивой родительской линии и особи, использованной в качестве материнской. В каждой семье наблюдалось расщепление на устойчивые и неполно устойчивые растения (табл. 6.8-6.11).

Таблица 6.8 – Изменение значений поражения и степени доминирования признака резистентности к расе G заразики гибридных комбинаций подсолнечника F₁ от скрещивания устойчивой линии RG с селекционной линией BK551

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Генотип	Количество оцененных семей, шт.	Количество растений, шт.			Поражено растений, %	* Степень поражения, шт.	hp
		всего	устойчивых	восприимчивых			
RG x BK551	3	30	13	17	56,7	4,7	0,68
BK551 x RG	6	60	2	58	96,7	11,5	0,22
HCP ₀₅	-	-	-	-	11,9	7,5	-
RG	-	20	20	0	0	0	-
BK551	-	20	0	20	100,0	29,5	-
* - среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение; hp - степень доминирования признака устойчивости к заразики							

Из представленных в таблице 6.8 данных видно, что наибольшее количество поражённых растений, а также наибольшее количество клубеньков заразики на одно растение выявлено в гибридной комбинации первого поколения BK551 x RG.

При скрещивании линий подсолнечника BK551 x RG – 96,7 % растений потомства F₁ были поражены заразики. Среднее количество клубеньков заразики на одно поражённое растение составило 11,5 штук. В данной гибридной комбинации проявилось частичное доминирование признака устойчивости к расе G заразики, степень доминирования (hp) 0,22 (табл. 6.8).

Из 30 оцененных растений гибридной комбинации RG x BK551 – 56,7 % были поражены со степенью 4,7. В данной гибридной комбинации выявлено неполное доминирование признака устойчивости к заразики, hp = 0,68 (табл. 6.8).

Таблица 6.9 – Изменение значений поражения и степени доминирования признака резистентности к расе G заразики гибридных комбинаций подсолнечника F₁ от скрещивания устойчивой линии RG с селекционной линией ВК301

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Генотип	Количество оцененных семей, шт.	Количество растений, шт.			Поражено растений, %	* Степень поражения, шт.	hr
		всего	устой- чивых	восприим- чивых			
RG x ВК301	3	30	8	22	26,7	0,2	0,98
ВК301 x RG	3	30	10	20	67,0	3,2	0,71
НСП ₀₅	-	-	-	-	16,0	3,3	-
RG	-	20	20	0	0	0	-
ВК301	-	20	0	20	100,0	22,0	-
* - среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение; hr - степень доминирования признака устойчивости к заразики							

Среди оцененных растений гибридной комбинации первого поколения RG x ВК301 количество пораженных растений в среднем составило 26,7 %, а усреднённое число клубеньков заразики на одно пораженное растение 0,2 штуки. В этой гибридной комбинации выявлено почти полное доминирование признака устойчивости к заразики, hr = 0,98 (табл. 6.9).

Однако при гибридизации используя линию подсолнечника ВК301 в качестве материнской формы, а RG в качестве отцовской особи, было отмечено увеличение количества пораженных растений на 41,3 %. Растения потомства F₁ были поражены заразики со средним количеством клубеньков заразики 3,2 штуки на одно пораженное растение. В гибриде ВК301 x RG проявилось неполное доминирование признака устойчивости к паразиту. Степень доминирования признака устойчивости к заразики составила (hr) 0,71 (табл. 6.9).

Таблица 6.10 – Изменение значений поражения и степени доминирования признака резистентности к расе G заразики гибридных комбинаций подсолнечника F₁ от скрещивания устойчивой линии RG с селекционной линией BK1-imib

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Генотип	Количество оцененных семей, шт.	Количество растений, шт.			Поражено растений, %	* Степень поражения, шт.	hr
		всего	устой- чивых	восприим- чивых			
RG x BK1-imib	3	30	14	16	53,3	1,4	0,86
BK1-imib x RG	5	50	19	31	62,0	2,3	0,77
HCP ₀₅	-	-	-	-	11,1	1,1	-
RG	-	20	20	0	0	0	-
BK1-imib	-	20	0	20	100,0	20,1	-
* - среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение; hr - степень доминирования признака устойчивости к заразики							

В результате гибридизации линий подсолнечника RG x BK1-imib – 53,3 % растений первого поколения были поражены заразики со степенью 1,4 штуки. Увеличение степени поражения и количества зараженных растений в гибридной комбинации BK1-imib x RG оказались недостоверны на 5 % уровне значимости. В этих гибридных комбинациях проявилось неполное доминирование признака устойчивости к расе G заразики, степень доминирования (hr) 0,86 и 0,77 соответственно (табл. 6.10).

В случае с комбинациями скрещиваний RG x BK678Б и BK678Б x RG – 90,0 и 88,4 % растений были поражены заразики со степенью 2,8 и 3,3 штуки, соответственно. Различия по этим признакам также были недостоверны на 5 % уровне значимости. Степень доминирования (hr) 0,77 и 0,73, что соответствует неполному доминированию признака устойчивости к заразики (табл. 6.11).

Таблица 6.11 – Изменение значений поражения и степени доминирования признака резистентности к расе G заразики гибридных комбинаций подсолнечника F₁ от скрещивания устойчивой линии RG с селекционной линией ВК678Б

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Генотип	Количество оцененных семей, шт.	Количество растений, шт.			Поражено растений, %	* Степень поражения, шт.	h _p
		всего	устой- чивых	восприим- чивых			
RG x ВК678Б	3	30	3	27	90,0	2,8	0,77
ВК678Б x RG	6	60	7	53	88,4	3,3	0,73
НСР ₀₅	-	-	-	-	3,7	0,9	-
RG	-	20	20	0	0	0	-
ВК678Б	-	20	0	20	100,0	24,2	-
* - среднее количество особей заразики (штук) на одно поражённое растение; h _p - степень доминирования признака устойчивости к заразику							

Для определения влияния генотипа восприимчивой родительской линии на доминирование признака устойчивости при изучении реципрокного эффекта по количеству поражённых растений и среднему количеству клубеньков заразики на одно растение был осуществлен расчет наименьшей существенной разности. В результате, для восприимчивых родительских линий подсолнечника ВК1-имБ (табл. 6.10) и ВК678Б (табл. 6.11) различия по данным признакам были недостоверны на 5 % уровне значимости, что указывает на отсутствие реципрокного эффекта и зависимости устойчивости от генетической плазмы восприимчивой родительской линии, участвовавшей в гибридизации. Однако по признаку поражённых растений для линий ВК551 (табл. 6.8) и ВК301 (табл. 6.9) различия были достоверны на 5 % уровне значимости, что может свидетельствовать о наличии материнского эффекта у этих генотипов.

Для уточнения типа наследования и установления количества генов, ответственных за генетический контроль устойчивости у линии RG был осуществлён гибридологический анализ. Степень соответствия фактического расщепления по изучаемому признаку теоретически ожидаемому осуществляли с помощью χ^2 -критерия. Результаты гибридологического анализа признака устойчивости подсолнечника к расе G заразики при искусственном заражении представлены в таблице 6.12.

Таблица 6.12 – Изменчивость признака устойчивости к расе G заразики (*O. cumana* Wallr.) у линии подсолнечника RG

ВНИИМК, Краснодар, 2015 г.

Генотип	Поко- ление	Растения, шт.			Ожидаемое соотно- шение	χ^2	df	P
		устой- чивые (0)*	проме- жуточные (1-5)*	воспри- имчивые (> 6)*				
BK1-imiБ x RG	F ₂	66	136	104	1:2:1	0,96	2	0,50-0,30
RG x BK1-imiБ	F ₂	50	162	76	1:2:1	4,57	2	0,20-0,10
RG x BK678Б	F ₂	52	130	70	1:2:1	1,40	2	0,50-0,30
F ₁ BK1-imiБ x RG) x BK1-imiБ	BC ₁	0	24	22	1:1	0,04	1	0,90-0,80
F ₁ BK678Б x RG) x BK678Б	BC ₁	0	32	34	1:1	0,03	1	0,90-0,80
F ₁ BK680Б x RG) x RG	BC ₁	110	118	0	1:1	0,14	1	0,70
F ₁ BKIPO2 x RG) x RG	BC ₁	72	64	0	1:1	0,24	1	0,70

* степень поражения - среднее количество особей заразики на одно поражённое растение, шт.

В первом поколении от скрещивания устойчивой к расе G линии RG с восприимчивыми линиями BK1-imiБ и BK678Б наблюдалось неполное доминирование признака резистентности. В F₂ поколениях в комбинациях BK1-imiБ x RG, RG x BK1-imiБ и RG x BK678Б наблюдали расщепление на 3 фенотипических класса растений: устойчивый, промежуточный и восприимчивый, фактическое соотношение которых соответствует

теоретически ожидаемому 1:2:1 ($\chi^2 = 0,96$, $\chi^2 = 4,57$ и $\chi^2 = 1,40$ соответственно, при $p > 0,05$) (табл. 6.12). Выявленное расщепление на фенотипические классы соответствовало моногенному контролю признака устойчивости с неполным доминированием.

Необходимо отметить, что устойчивыми считались растения, на корнях которых не было обнаружено здоровых клубеньков и побегов, но были видны многочисленные некрозы клеток в области проникновения заразики и погибшие клубеньки. Растения подсолнечника с менее чем 6-ю клубеньками заразики были определены как генотипы с неполной устойчивостью (промежуточный класс). Восприимчивыми считались растения, на корнях которых было обнаружено более 6-ти клубеньков или сформировавшихся побегов заразики (табл. 6.12).

При возвратном скрещивании поколения F_1 ВК1-imiБ x RG с линией ВК1-imiБ и F_1 ВК678Б x RG с линией ВК678Б выявлено расщепление на 2 фенотипических класса растений. Класс устойчивых растений отсутствовал. В данных комбинациях скрещиваний фактические соотношения в BC_1 также соответствовали теоретически ожидаемым 1:1 ($\chi^2 = 0,04$ и $\chi^2 = 0,03$ соответственно, при $p > 0,05$) (табл. 6.12).

При анализе поколения BC_1 (F_1 ВК680Б x RG) x RG) и (F_1 ВКПРО2 x RG) x RG) выявлено отсутствие восприимчивого класса растений. В данных комбинациях фактические соотношения также соответствовали теоретически ожидаемым 1:1 ($\chi^2 = 0,14$ и $\chi^2 = 0,24$ соответственно, при $p > 0,05$) (табл. 6.12).

Таким образом, признак устойчивости к расе G заразики линии RG контролируется одним геном с неполным доминированием. Линию RG можно использовать в качестве донора резистентности к расе G заразики.

Данный тип наследования устойчивости к расе G у линии RG отличается от типа наследования у образцов подсолнечника, изученных зарубежными исследователями.

Тип наследования признака устойчивости подсолнечника к болезням определяет эффективность селекционной работы. Например, при доминантном наследовании болезнестойкости для создания устойчивого селекционного материала достаточно одной линии, резистентной к болезням. Вторая родительская линия, обладая хозяйственно-ценными признаками, может и не быть устойчивой. Следует отметить, что каждая из двух линий может использоваться в скрещивании и в качестве материнской и в качестве отцовской формы. Причем, при материнском эффекте, устойчивая линия должна использоваться обязательно как материнская. В нашем же случае для обеспечения максимальной степени резистентности при создании устойчивых к расе G болезней гибридов подсолнечника необходимо, чтобы обе скрещиваемые родительские линии имели данный ген устойчивости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Во всех изученных регионах юга РФ: Краснодарском и Ставропольском краях, Ростовской и Волгоградской областях, присутствуют высоковирулентные биотипы *O. citrana* Wallr. F, G и H. На многих полях доминирует раса G. Она обнаружена также в Саратовской, Воронежской и Оренбургской областях.

2. Структура популяций *O. citrana* Wallr. в настоящее время на разных полях даже одного района может включать расы от слабовирулентных до высоковирулентных. На полях Краснодарского края ещё встречаются менее вирулентные расы D и E в смеси с высоковирулентными F и G.

3. У высоковирулентных рас *O. citrana* Wallr. в онтогенезе выявлены адаптивные отклонения от нормы, способствующие увеличению семенной продуктивности особи и ускорению её развития. Среди отклонений наибольшее значение имеют: формирование множественных стеблевых апексов в клубеньке, расширение функции рудиментарных корней, увеличение количества цветков в соцветии.

4. Разработан рулонный метод для определения всхожести семян заразики в присутствии корневых экссудатов подсолнечника. Массовое прорастание семян *O. citrana* Wallr. отмечено при температурном режиме 30 °C.

5. Семена *O. citrana* Wallr. могут прорасти под влиянием корневых экссудатов полевых культур: кукурузы, сорго, просо и суданской травы, не являющихся её хозяевами. Однако проростки погибают при попытке проникнуть в корень растения. Эти культуры можно использовать для безгербицидной очистки полей от семян заразики.

6. Гибриды кукурузы – Аробаз, ЗПСК 341, ПР39Р86, сорта зернового сорго – Хазине 28, сахарного – Лиственит, суданской травы – Анастасия и Александрина, просо посевного – Гуреевой и Золотистое наиболее пригодны

для очистки полей от семян *O. cumana* Wallr., но необходимо проводить предварительное тестирование прорастания семян заразики, собранных на каждом конкретном поле.

7. Среди образцов культурного подсолнечника коллекции ВИР имеются расщепляющиеся генотипы, которые можно использовать для создания исходного материала, устойчивого к высоковирулентной *O. cumana* Wallr..

8. Большинство изученных однолетних дикорастущих видов подсолнечника коллекции ВИР поразились с высокой степенью высоковирулентной заразики. Лишь *H. petiolaris* Nutt. имел незначительную степень поражения и расщеплялся на восприимчивые и устойчивые.

9. Изученные многолетние диплоидные виды подсолнечника обладают иммунитетом к высоковирулентной *O. cumana* Wallr., распространённой в настоящее время в регионах юга РФ. Семена заразики прорастают в присутствии их корневых экссудатов и погибают на ранних этапах проникновения в корень.

10. Выделены генотипы подсолнечника, устойчивые к высоковирулентной расе G заразики (и всем предыдущим) и создана константная по этому признаку линия RG.

11. Признак устойчивости к расе G заразики у линии RG контролируется одним геном с неполным доминированием. Линию RG можно использовать в качестве донора устойчивости к расе G заразики.

ПРЕДЛОЖЕНИЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКЕ И ПРОИЗВОДСТВУ

1. Необходимо определять расовую структуру каждого конкретного образца семян заразики и использовать для создания инфекционных фонов только те из них, где высока концентрация высоковирулентных биотипов *O. cumana* Wallr..

2. Для создания инфекционных фонов при тестировании селекционного материала подсолнечника на устойчивость к заразики использовать семена паразита из популяций, где доминирует высоковирулентная и широко распространённая в настоящее время раса G.

3. При отборе устойчивых к заразики форм подсолнечника для создания жёсткого инфекционного фона её семян необходимо учитывать их всхожесть и в зависимости от этого корректировать дозу инфекционной нагрузки.

4. Для оптимизации доз инфекционной нагрузки применять предложенный лабораторный метод определения всхожести семян заразики, используемых в приготовлении инфекционных фонов при отборах устойчивого селекционного материала подсолнечника.

5. Использовать линию подсолнечника RG, резистентную к расе G заразики и ко всем предыдущим, для создания исходного материала, обладающего устойчивостью к паразиту.

6. Использовать безгербицидный способ уничтожения семян заразики в почве, применяя в севообороте с подсолнечником (там, где это возможно) посевы сортов и гибридов сорго, проса, суданской травы и кукурузы, стимулирующих семена паразита к прорастанию и последующей гибели проростков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. – Краснодар, 1961. – 162 с.
2. Антонова, Т. С. Экстрацеллюлярные ферменты заразики подсолнечной при проникновении её в корень хозяина и защитная реакция устойчивых форм подсолнечника / Т. С. Антонова, А. Я. Панченко // Сельскохозяйственная биология. – 1976. – Т.9. – № 5. – С. 685-688.
3. Антонова, Т. С. Реакция клеток корней подсолнечника на внедрение заразики и возбудителя ложной мучнистой росы / Т. С. Антонова // Научн.-техн. бюл. ВНИИМК. – Краснодар, 1977. – Вып. 1. – С. 36-39.
4. Антонова, Т. С. Развитие гаусторий *Orobanchaceae cumana* Wallr. в корнях иммунных и поражаемых форм подсолнечника / Т. С. Антонова // Дисс. канд. биол. наук. – Краснодар, 1978. – 146 с. (а).
5. Антонова, Т. С. Развитие гаусторий *Orobanche cumana* Wallr. в корнях иммунных и поражаемых форм подсолнечника / Т. С. Антонова // Ботанический журнал. – 1978. – Т. 63. – № 7. – С. 1025-1030 (б).
6. Антонова, Т. С. К вопросу о роли экстрацеллюлярных ферментов проростка заразики подсолнечной при проникновении в его корни / Т. С. Антонова // Научн.-техн. бюл. ВНИИМК. – Краснодар, 1996. – Вып. 117. – С. 38-43.
7. Антонова, Т. С. Вирулентность популяций заразики на подсолнечнике в регионах Северного Кавказа / Т. С. Антонова, Н. М. Арасланова, С. З. Гучетль и др. // Вестник Россельхозакадемии. – 2009. – № 3. – С. 66-69.
8. Антонова, Т. С. Вирулентность заразики, поражающей подсолнечник, в Волгоградской и Ростовской областях / Т. С. Антонова, Н. М. Арасланова, С. А. Рамазанова и др. // Масличные культуры: Научн.-техн. бюл. ВНИИМК. – 2011. – № 1 (146-147). – С. 127-130.

9. Антонова, Т. С. Адаптивные особенности в онтогенезе заразики *Orobancha cuman* Wallr., на подсолнечнике / Т. С. Антонова, Е. А. Стрельников, Н. М. Арасланова, С. А. Рамазанова // Масличные культуры: Научн.-техн. бюл. ВНИИМК. – 2012. – № 1 (150). – С. 110-116.
10. Антонова, Т. С. Распространение высоковирулентных рас заразики *O. cuman* Wallr., поражающей подсолнечник на Юге Российской Федерации / Т. С. Антонова, Н. М. Арасланова, Е. А. Стрельников и др. // Доклады Российской Академии Сельскохозяйственных Наук. – 2012. – С. 40-44.
11. Антонова, Т. С. К вопросу о расовой структуре некоторых популяций заразики (*Orobancha cuman* Wallr.), паразитирующей на подсолнечнике в России и Румынии / Т. С. Антонова, Е. А. Стрельников, Н. М. Арасланова // Масличные культуры: Научн.-техн. бюл. ВНИИМК. – 2015. – № 3 (163). – С. 9-15.
12. Архипов, Л. А. Селекция подсолнечника на Армавирском опорном пункте / Л. А. Архипов, В. И. Щербина // Масличные культуры. – Краснодар. – 1940. – С. 265.
13. Барцинский, Р. М. К вопросу физиологии прорастания семян заразики «злой» Донской / Р. М. Барцинский // Масличные культуры, сборник ВНИИМК. – 1932. – 2-3. – С. 42-47.
14. Барцинский, Р. М. Изучение условий борьбы с заразихой, поражающей подсолнечник / Р. М. Барцинский // Труды ВНИИМК, вопросы агрофизиологии масличных. – М.: 1936. – С. 3-14.
15. Бейлин, И. Г. Заразики и борьба с ними / И. Г. Бейлин. – М.: Сельхозиздат. – 1947. – 76 с. (а).
16. Бейлин, И. Г. К вопросу о физиологических расах отдельных видов рода *Orobanchace* (*O. aegyptiaca* Pers.) / И. Г. Бейлин // Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г. Отделение биологических наук АН СССР. – М.: 1947. – С. 109 (б).

17. Бейлин, И. Г. Борьба с повиликами и заразихами / И. Г. Бейлин. – М.: Колос. – 1967. – 88 с.
18. Бейлин, И. Г. Цветковые полупаразиты и паразиты / И. Г. Бейлин. – М.: Наука. – 1968. – 1-118 с.
19. Блажний, Е. С. Почвы равнинной и предгорной степной части Краснодарского края / В. С. Блажний // Тр. Кубанского СХИ. – Краснодар. – 1958. – Вып. 4 (32). – С. 7-84.
20. Бухерович, П. Г. Изучение вирулентности заразихи разного происхождения и устойчивость к ней ряда сортов подсолнечника / П. Г. Бухерович // Сборник работ по масличным культурам. – Краснодарское книж. изд-во. – 1966. – № 3. – С. 22.
21. Бурлов, В. В. Наследование устойчивости к местной расе заразихи (*Orobanche cumanica* Wallr.) у подсолнечника / В. В. Бурлов, С. В. Костюк // Генетика. – 1976. – Т.12. – № 2. – С. 44-51.
22. Васильев, Д. С. Агротехника подсолнечника / Д. С. Васильев // М.: Колос. – 1983. – 97 с.
23. Васильев, Д. С. Подсолнечник / Д. С. Васильев // М.: Агропромиздат. – 1990. – 174 с.
24. Венцлавович, Ф. С. Подсолнечник. Культурная флора СССР / Ф. С. Венцлавович // Масличные культуры. – М.: Сельхозгиз. – 1941. – № 7. – С. 142.
25. Воскобойник, Л. К. Селекция самоопылённых линий подсолнечника на заразиоустойчивость / Л. К. Воскобойник, А. Я. Панченко, П. И. Ткаченко // Вест. с.-х. науки. – 1979. – № 9. – С. 11-13.
26. Гершензон, С. М. Основы современной генетики / С. М. Гершензон // Киев: Наукова думка. – 1979. – 508 с.
27. Гешеле, Э. Э. Генетические основы селекции подсолнечника на иммунитет / Э. Э. Гешеле, Г. В. Пустовойт // Генетика и селекция болезнеустойчивых сортов культурных растений. – М.: Наука. – 1974. – С. 226-224.

28. Гундаев, А. И. Линейно-гибридизационный метод в селекции подсолнечника / А. И. Гундаев // Вестн. с.-х. науки. – 1965. – № 3. – С. 124-129.
29. Гундаев, А. И. Основные принципы селекции подсолнечника / А. И. Гундаев // Генетические основы селекции растений, М. Наука. – 1971. – С. 417-465.
30. Данные элементов погодных условий за 2012-2015 годы, метеостанция «Круглик». – Краснодар, 2012-2015.
31. Дзюба, В. А. Планирование многофакторных опытов и методы статистической обработки экспериментальных данных / В. А. Дзюба, Б. Н. Шемелев // Методические рекомендации. Краснодар – 2004. – 83 с.
32. Дзюба, В. А. Теоретическое и прикладное растениеводство: на примере пшеницы, ячменя и риса / В.А. Дзюба // Краснодар. – 2010. – 483 с.
33. Ефименко, С. Г. Особенности масличного сырья, полученного из высокоолеинового подсолнечника / С. Г. Ефименко // Масла и жиры. – 2008. – № 9. – С. 8-10.
34. Жданов, Л. А. Подсолнечник и зарази́ха: Материалы по селекции подсолнечника на зарази́хоустойчивость / Л. А. Жданов // Ростов н/Д. – 1927. – 22 с.
35. Жданов, Л. А. Результаты работы по селекции подсолнечника на устойчивость к «злой» зарази́хе / Л. А. Жданов // Тверь. – 1930. – 25 с.
36. Жданов, Л. А. Результаты работ по селекции подсолнечника на устойчивость к зарази́хе / Л. А. Жданов // Селекция и семеноводство масличных культур. – 1935. – № 1 (9). – С. – 41-49.
37. Жданов, Л. А. Селекция подсолнечника. Агротехника и селекция масличных культур / Л. А. Жданов // Труды VI пленума секции зерновых, масличных и кормовых культур, 1938. – М. – 1939. – С. 87-95.
38. Зайцев, В. А. Эффективность проращивания семян в рулонах / В. А. Зайцев и др. // Селекция и семеноводство. – 1983. – №11. – С. 39-40.

39. Кабулов, Д. Т. Материалы к познанию заражих Узбекистана / Д. Т. Кабулов // Труды Самаркандского университета. – 1961. – № 109. – С. 92-117.
40. Кириченко, К. С. Почвы Краснодарского края / К. С. Кириченко // Краснодар. – 1953. – С. 47-87.
41. Кондратьев, В. И. Сроки посева и площади питания подсолнечника / В. И. Кондратьев, П. Г. Семихненко // Материалы VII Международной конференции по подсолнечнику М.: Колос. – 1978. – С. 251-254.
42. Котт, С. А. Сорные растения и борьба с ними / С. А. Котт // М.: 1969. – 200 с.
43. Кузнецов, И. А. Пути регулирования водного режима почв Краснодарского края / И. А. Кузнецов // Краснодар, Краснодарское книжное изд.-во, – 1959. – 40 с.
44. Кукин, В. Ф. Об иммунитете подсолнечника к заражихе / В. Ф. Кукин // Вопросы генетики, селекции и семеноводства. – Киев. – 1966. – № 7. – С. 173-180.
45. Кукин, В. Ф. Болезни подсолнечника и меры борьбы с ними / В. Ф. Кукин // М.: Колос. – 1982. – С. 1-75.
46. Лисицын, А. Н. Перспективы развития сырьевой базы производства новых типов пищевых растительных масел / А. Н. Лисицын., С. Ф. Быкова, Е. К. Давиденко, С. Г. Ефименко // Вестник ВНИИЖ. – 2013. – № 2. – С. 9-13.
47. Лихачев, Б. С. Модернизация рулонного способа проращивания семян зерновых культур / Б. С. Лихачев и др. // Селекция и семеноводство. – 1989. – № 1. – С. 45.
48. Лобачев, Ю. В. Селекционная оценка гибридов подсолнечника с высоким содержанием олеиновой кислоты в масле / Ю. В. Лобачев, А. В. Коваленко, С. П. Кудряшов // Вестник Саратовского агроуниверситета им. Н. И. Вавилова. – 2011. – № 9. – С. 3-5.

49. Лукомец, В. М. Методика проведения полевых агротехнических опытов с масличными культурами / Под общ. ред. В. М. Лукомца: 2-е изд., прераб. и доп. – Краснодар, 2010. – С. 238-245.
50. Лященко, И. Ф. Изменение устойчивости подсолнечника к заразихе под влиянием прививок / И. Ф. Лященко, Е. Ф. Шубина // Агробиология. – 1947. – № 3. – С. 122-124.
51. Мальцев, А. К вопросу об *O. citana* Wallr. на подсолнечнике / А. Мальцев // Тр. Бюро по прикладной ботанике. – 1913. – Т. 62. – С. 111-119.
52. Ничипорович, А. А. К физиологии Донской Заразихи / А. А. Ничипорович // Известия по опытному делу Дона и Северного Кавказа. – 1929. – №15-16. – С. 237-247.
53. Новопокровский, И. В. О видах заразихи *Orobanchace*, поражающих культурные растения Дона и Северного Кавказа / И. В. Новопокровский // Изв. Донск. ин-та сельского хозяйства и мелиорации. – 1928. – Т. 8. – С. 49-58.
54. Новопокровский, И. В. Семейство *Orobanchaceae*/ И. В. Новопокровский, Н. Н. Цвелёв // Флора СССР. – М.; Л., 1958. – Т. 23. – С. 19-117.
55. Олдамов, А. Волчёк / А. Олдамов // Воронежские губернские ведомости. – 1866. – С. 62.
56. Панченко, А. Я. Роль корня и надземной части подсолнечника в устойчивости к заразихе / А. Я. Панченко // Докл. АН СССР. – 1947. – Т. 58. – № 5. – С. 911-913.
57. Панченко, А. Я. Особенности защитной реакции устойчивых форм подсолнечника на внедрение заразихи / А. Я. Панченко, Т. С. Антонова // С.-х. биология. – 1974. – Т. 9. – № 4. – С. 554-558.
58. Панченко, А. Я. Защитная реакция устойчивых форм подсолнечника к новым расам заразихи (в России) / А. Я. Панченко, Т. С. Антонова // Краснодар: Сборник ВНИИМК. – 1975. – С. 5-6. 19 (а).

59. Панченко, А. Я. Ранняя диагностика заразиоустойчивости при селекции и улучшающем семеноводстве подсолнечника / А. Я. Панченко // Вестн. с.-х. науки. – 1975. – № 2. – С. 107-115 (б).
60. Писарев, В. Е. Инцухт / В. Е. Писарев // Теоретические основы селекции растений. – М.-Л. – 1935. – Т. 1. – С. 597-644.
61. Плачек, Е. М. К вопросу о способности подсолнечника противостоять поражению заразой / Е. М. Плачек // Известия Саратовской обл. с.-х. оп. Станции. – 1919. – Т. 2. – № 1-3. – С. 1-10.
62. Плачек, Е. М. Селекция подсолнечника на заразиоустойчивость, молеустойчивость / Е. М. Плачек // Тр. III Всесоюзного съезда по селекции и семеноводству. – Саратов. – 1920. – С 15-28.
63. Плачек, Е. М. Иммуитет подсолнечника к поражению заразой / Е. М. Плачек // Известия Саратовской областной с.-х. опытной станции. – 1921. – Вып. 3. – 1-2. – С. 65-82.
64. Плачек, Е. М. К вопросу об иммуитете подсолнечника / Е. М. Плачек // Маслобойно-жировое дело. – 1928. – № 3. – С. 29-34.
65. Плачек, Е. М. Формообразовательные процессы у подсолнечника под влиянием гибридизации и инцухта / Е. М. Плачек // Тр. Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. – Л. – 1930. – Т. 4. – С. 289.
66. Плачек, Е. М. Задачи инцухта, как метода селекции подсолнечника / Е. М. Плачек // Селекция и семеноводство. – 1936. – № 1. – С. 17-18.
67. Плачек, Е. М. Подсолнечник (*Helianthus annuus*) / Е. М. Плачек, А. И. Стебут // Тр. Саратовской с.-х. опытной станции. – 1975. – № 5. – С. 1-67.
68. Погорлецкий Е. М. Об иммуитете подсолнечника к заразе / Е. М. Погорлецкий, Э. Э. Гешеле // Генетика. – 1978. – Т. 11. – № 7. – С. 18-26.
69. Попкова, К. В. Общая фитопатология: учебник для вузов / К. В. Попкова, В. А. Шкаликов, Ю. М. Стройков и др. // 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Дрофа., 2005. – 445 с.

70. Посыпанов, Г. С. Растениеводство / Г. С. Посыпанов и др. – М.: КолосС. – 2006. – 612 с.
71. Прогноз структуры посевных площадей 2016 года [Электронный ресурс]. – Режим доступа. – http://www.mcx.ru/documents/document/v7_show/34609.htm.
72. Производство семян подсолнечника в России по регионам. Итоги 2014 года [Электронный ресурс]. – Режим доступа – <http://ab-centre.ru/articles/proizvodstvo-semyan-podsolnechnika-v-2014-godu>.
73. Пустовойт, В. С. Краткий обзор работ с масличным подсолнечником за период 1912-1915 гг. / В. С. Пустовойт // Тр. Кубан.-Черн. НИИ и селекции. Станции «Круглик». Кубан. СХИ. – 1926. – Вып. 38 – 16 с. (а).
74. Пустовойт, В. С. Подсолнечник и его возделывание на Кубани / В. С. Пустовойт. – Краснодар. – 1926. – 62 с. (б).
75. Пустовойт, В. С. Результаты работы ВНИИМК по селекции подсолнечника / В. С. Пустовойт // Селекция и семеноводство. – 1937. – № 1. – С. 12-20.
76. Пустовойт, В. С. Подсолнечник / В. С. Пустовойт // Селекция, агротехника и механизация масличных культур. – Краснодар. – 1939. – С. 3-24.
77. Пустовойт, В. С. Селекция подсолнечника / В. С. Пустовойт // Подсолнечник. – Краснодар. – 1940. – С. 7-43.
78. Пустовойт, В. С. Итоги работ Всесоюзного института масличных и эфиромасличных культур по селекции и семеноводству подсолнечника / В. С. Пустовойт // Мичуринский сборник. – Краснодар. – 1957. – С. 142-157.
79. Пустовойт, В. С. Методы выведения сортов подсолнечника, иммунных к основным болезням и вредителям / В. С. Пустовойт // Вестник с.-х. науки. 1960. – № 10. – С. 26-38.
80. Пустовойт, В. С. Итоги работ по селекции и семеноводству подсолнечника / В. С. Пустовойт // Масличные и эфиромасличные культуры. - М., 1963 – С. 20-36.

81. Пустовойт, В. С. Избранные труды: Селекция, семеноводство и некоторые вопросы агротехники подсолнечника / В. С. Пустовойт // М.: Колос. – 1966. – 368 с.
82. Пустовойт, В. С. Подсолнечник / В. С. Пустовойт // Руководство по селекции и семеноводству масличных культур. – М.: Колос. – 1967. – С. 7-44 (а).
83. Пустовойт, В. С. Селекция и семеноводство подсолнечника / В. С. Пустовойт // Успехи советской селекции. – М. – 1967. – С. 15-33 (б).
84. Пустовойт, В. С. Подсолнечник / В. С. Пустовойт // Монография под общ. ред. акад. В. С. Пустовойта. – М.: Колос. – 1975. – 592с.
85. Пустовойт, Г. В. Использование устойчивых к заразице сортов подсолнечника для удаления семян паразита из почвы / Г. В. Пустовойт, Т. С. Антонова, В. И. Хатнянский // Сообщения ВАСХНИЛ. – 1983. – № 10. – С. 20-21.
86. Пушкарёва, К. В. К характеристике семян разных биологических форм заразицы / К. В. Пушкарёва // Бюл. Северо-Кавказской краевой с.-х. опытной станции. – 1930. – № 306. – 12 с.
87. Решетняк, Н. В. *Orobanchе ситана* Wallr. в посевах подсолнечника и борьба с ней / Н. В. Решетняк, Т. М. Косонова, Ю. А. Ганзий, А. А. Легкодух, В. Н. Фурсов, И. И. Малыхин // Науковий вісник Луганського національного аграрного університету. – 2012. – № 36. – С. 107-110.
88. Рихтер, А. А. К физиологии заразицы, поражающей подсолнечник / А. А. Рихтер // Труды Саратовского Госуниверситета. – 1924. – № 2. – С. 33-42.
89. Рихтер, А. А. К вопросу о заразице на подсолнечнике / А. А. Рихтер // Маслобойно-жировое дело. – 1928. – №1 (30). – С. 36-41.
90. Россия 2015: Стат. справочник / Р 76 Росстат. – М.: 2015. – 62 с.
91. Россия в цифрах. 2015: Крат. стат. сб./ Р 76 Росстат. – М.: 2015. – 543 с.
92. Рошин, А. М. Изучение расового состава заразицы в связи с селекцией подсолнечника / А. М. Рошин // Отчет ВНИИМК. – 1940. – С. 301-334.

93. Рубин, Б. А. Биохимия и физиология иммунитета растений / Б. А. Рубин, Е. В. Арциховская // 2-е изд., переработанное. – М.: 1968. – 412 с.
94. Серебровский, А. С. Генетический анализ / А. С. Серебровский // М.: Наука. – 1970. – 342 с.
95. Симакин, А. И. Агрохимическая характеристика кубанских черноземов и удобрений / А. И. Симакин // Краснодар. – 1969. – 278 с.
96. Способ определения всхожести семян заразики подсолнечной. Т. С. Антонова, Н. М. Арасланова. Патент на изобретение № 2442318, зарегистрирован 20.02.2012 г.
97. Стебут, А. И. Подсолнечник и заразики / А. И. Стебут // Юбилейный сборник в честь К. А. Тимирязева. – М.: 1916. – С. 59-75.
98. Степанова, Т. А. Оценка изменений объемов производства подсолнечника в РФ [Электронный ресурс] / Т. А. Степанова, С. Г. Панин, Т. А. Зубкова // Журнал научных публикаций аспирантов и докторантов. – 2014. – Режим доступа. – <http://jurnal.org/articles/2014/ekon120.html>.
99. Стоянова, Й. Слънчогледът в България. / Й. Стоянова, Б. Симеонов, Г. Събев // София. – 1977. – 227 с.
100. Сукачев, В. Н. Подсолнечная заразики / В. Н. Сукачев // СПб. – 1899. – 12 с.
101. Сухоруков, К. Т. Энзиматическая активность растительного организма и некоторые явления физиологического иммунитета / К. Т. Сухоруков // Журн. опытной агрономии Юго-Востока. – 1930. – 7 – Вып. 2. – С. 237–266.
102. Тахтаджян, А. Л. Система и филогения цветковых растений / А. Л. Тахтаджян // Академия наук СССР. Ботанический институт имени В. Л. Комарова. – М.; Л.: Наука. – 1966. – 611 с.
103. Терёхин, Э. С. К систематике кавказских заразих / Э. С. Терёхин, Г. И. Иванова // Ботан. журн. – 1965. – Т. 50. – № 8. – С. 1105-1112.

104. Терёхин, Э. С. Происхождение и эволюция основных типов и форм паразитизма цветковых растений / Э. С. Терёхин // Ботанический журнал. – 1977. – № 6 (62). – С. 777-792.
105. Терёхин, Э. С. Семейство *Orobanchaceae* / Э. С. Терёхин, З. И. Никитичева // Онтогенез и филогенез. – Л.: Наука. – 1981. – 228 с.
106. Терёхин, Э. С. Репродуктивная биология сорных заразиховых (справочное пособие). – Л.: Наука. – 1988. – 143 с.
107. Толмачёв, В.В. Генетический контроль устойчивости подсолнечника к заразихе – *Orobanche cumana* Wallr. / В.В. Толмачёв // Дис. к.б.н. – Л. – 1990. – 148 с.
108. Украинский, В. Т. К вопросу селекции и семеноводства подсолнечника, иммунного к заразихе / В.Т. Украинский // Семеноводство. – 1934. – № 3. – С. 43–47.
109. Украинский, В. Т. О заразихе на подсолнечнике и мерах борьбы с ней / В. Т. Украинский // Селекция и семеноводство. – 1938. – № 1. – С. 36-43.
110. Успенский, Н. А. Борьба с заразихой в ЦЧО: Бюл. Сессии ВАСХНИЛ / Н. А. Успенский // Воронеж. – 1933. – № 1. – С. 16-17.
111. Филиппов, Д. И. Изменение заразихоустойчивости у привитых растений подсолнечника / Д. И. Филиппов // Яровизация. – 1939. – № 3. – С. 58-62.
112. Фирсова, М. К. Семенной контроль / М. К. Фирсова // М.: Колос. – 1969. – 292 с.
113. Фисюнов, А. В. Сорняки – паразиты и борьба с ними / А. В. Фисюнов // Россельхозиздат. М., 1977. – 70 с.
114. Фоканов, А. М. Совершенствование метода определения всхожести семян / А. М. Фоканов // Селекция и семеноводство. – 1983. – № 1. – С. 39-42.
115. Хаджинов, М. И. Селекция перекрестноопыляющихся растений / М. И. Хаджинов, Б. А. Паншин // Теоретические основы селекции растений. – М. – 1935. – Т. 1. – С. 568-596.

116. Хатнянский, В. И. Создание исходного материала подсолнечника, устойчивого к зарази́хе / В. И. Хатнянский // Дисс. канд. с/х. наук. – Краснодар. – 1984. – 147 с.
117. Челюстникова, Т. А. Поражение зарази́хой (*Orobanche cumaná* Wallr.) образцов подсолнечника коллекции ВИР и молекулярное дифференцирование контрастных по устойчивости растений / Т. А. Челюстникова, С. З. Гучетль, Н. М. Арасланова, Т. С. Антонова // Масличные культуры: Научн.-техн. бюл. ВНИИМК. – 2011. – № 2 (148-149). – С. 134-137.
118. Шарова, П. Г. Селекция подсолнечника на иммунитет к агрессивным расам молдавской популяции зарази́х / П. Г. Шарова // Тр. V Всесоюзн. Сопещания по иммунитету растений. – Киев. – 1969. – С. 28-31.
119. Шарова, П. Г. Селекция подсолнечника на устойчивость к зарази́хе в условиях Молдавии / П. Г. Шарова // Итоги научн.-исслед. работ с масличными культурами на Молдавской оп. ст. ВНИИМК. – Кишинёв. – 1970. – Вып. 1. – С. 5-7.
120. Шкода, Э. И. Агрохимическая характеристика основных типов почв СССР / Э. И. Шкода М.: Наука. – 1974. – С. 190-198.
121. Шмальгаузен, И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии / И. И. Шмальгаузен // Значение модификаций. – 1982. – С. 217
122. Шпаар, Д. Яровые масличные культуры / Д. Шпаар, Л. Адам, Х. Гинапп и др. // Минск: ФУА информ. – 1999. – 288 с.
123. Шрейнер, Я. Ф. Подсолнечная зарази́ха (*O. cumaná* Wallr.) и способы борьбы с ней / Я. Ф. Шрейнер // СПб. – 1904. – 28 с.
124. Шувалов, Е. И. Краткий очерк истории культуры / Е. И. Шувалов // Подсолнечник. Труды ВАСХНИЛ. – М.: 1975. – С. 6-14.
125. Щербина, В. И. Селекция на иммунитет к зарази́хе расы Б / В. И. Щербина // Маслобойно-жировое дело. – 1931. – № 4-5. – С. 19-24.

126. Якуткин, В. И. Болезни подсолнечника в России и борьба с ними / В. И. Якуткин // Защита и карантин растений. – 2001. – № 10 – С. 26-29.
127. Aćimović, M. Sunflower diseases in Europe, the United States and Australia, 1981-1983 / M. Aćimović // Helia. – 1984. – Vol. 7. – P. 45-54.
128. Akhtouch, B. Inheritance of resistance to race F of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in sunflower lines of different origin / B. Akhtouch, J. Muñoz-Ruz, Melero-Vara, J. M. Fernández-Martínez, J. Dominguez // Plant Breeding. – 2002. – Vol. 121. – P. 266-268.
129. Alonso, L. C. New highly virulent sunflower broomrape (*Orobanche cernua* Loeﬂ.) pathotypes in Spain / L. C. Alonso, J. Fernandez-Escobar, G. Lopez et al. // In: Advances in Parasitic Plant Research. Proceedings of the 6th Int. Symposium in Parasitic Weed (eds M. Moreno & J. I. Cubero). Direction General de Investigation Agraria, Consejeria de Agricultura y Pesca, Sevilla, Spain. – 1996. – P. 639-644.
130. Alonso, L. C. Resistance to *Orobanche* and resistance breeding: A review. In: K. Wergman, L. J. Musselman and D. M. Joel (Eds) / L. C. Alonso // Current problems of *Orobanche* research. Proc. 4th Int. Symp. *Orobanche*. Albena, Bulgaria, 23-26 September. – 1998. – P. 233-237.
131. Antonio, J. Comparative studies on *Orobanche cernua* L. and *Orobanche cumana* Wallr. (*Orobanchaceae*) in the Iberian Peninsula / J. Antonio, Pujadas-Salva // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2000. – Vol. 134. – P. 513-527.
132. Antonova, T. S. Biochemical aspects of the development of new virulent forms in the Moldavian population (race C) of *Orobanche cumana* Wallr. against the background of resistant sunflower cultivars / T. S. Antonova // Biology and management of *Orobanche*, Proceedings of the Third International Workshop on *Orobanche* and related *Striga* research. A. H. Pieterse, J. A. C. Verkleij and S. J. ter Borg (eds.). Amsterdam, The Netherlands, Royal Tropical Institute. – 1994. – P. 290-292.

133. Antonova, T. S. The role of peroxidase in the resistance of sunflower against *Orobanche cumana* in Russia / T. S. Antonova, S. J. Ter Borg // Weed Research. – 1996. – Vol. 36. – P. 113-121.
134. Antonova, T. S. Virulens of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in some regions of northern Caucasus / T. S. Antonova, N. M. Araslanova, S. Z. Guchetl et al. // Helia. – 2009. – Vol. 32, № 51. – P. 101-110.
135. Antonova, T. S. Screening of wild *Helianthus* species for resistance to high virulent *Orobanche cumana* Wallr., affecting sunflower in the Rostov region of the Russian Federation / T. S. Antonova, N. M. Araslanova, E. A. Strelnikov, S. A. Ramazanova, T. A. Tchelustnikova, S. Z. Guchetl // Helia. – 2011. – Vol. 34, № 55. – P. 115-124.
136. Antonova, T. S. Distribution of highly virulent races of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in the Southern regions of the Russian Federation / T. S. Antonova, N. M. Araslanova, E. A. Strelnikov, S. A. Ramazanova, S. Z. Guchetl, T. A. Chelyustnikova, // Russ. Agr. Sci. – 2013. – Vol. 39. – P. 46-50.
137. Antonova, T. S. The history of interconnected evolution of *Orobanche cumana* Wallr. and sunflower in the Russian Federation and Kazakhstan / T. S. Antonova // In: Proc. 3rd Int. Symp. on Broomrape (*Orobanche* spp.) in Sunflower, Córdoba, Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2014. – P. 57-64.
138. Baichun, D. Identification of the races of the sunflower broomrape in the principal sunflower production area of Jilin Province / D. Baichun, S. Honglin, L. Xuejing, L. Tingrui, Y. Haiyan, W. Xinghuan // In: Proc. 14th Int. Sunflower Conf., Beijing / Shenyang. China. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 1996. – Vol. 2. – P. 801-805.
139. Batchvarova, R. Current situation of sunflower broomrape in Bulgaria / R. Batchvarova // In: Proc. 3rd Int. Symp. on Broomrape (*Orobanche* spp.) in

- Sunflower, Córdoba, Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2014. – P.51-54.
140. Beck-Mannagetta, G. R. *Orobanchaceae* /G. R. Beck-Mannagetta // A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig. – 1930. – Bd. 4. – № 261. – S. 1-348.
 141. Beil, G. M. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum / G. M. Beil, R. E. Atkins // Iowa State J. Sci. – 1965. – V. 39, № 3. – P. 345-358.
 142. Brown, R. The stimulation of *Orobanche minor* Sm. I. Assay Technique and bulk preparation of the stimulant / R. Brown, A. D. Greenwood, A. W. Johnson, A. G. Long // Biochem. Journal. – 1951. – Vol. 48. – P. 559-568.
 143. Burlov, V. Breeding of sunflower resistant to new races of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) / V. Burlov, V. Burlov // Helia. – 2010. – Vol. 33, № 53. – P. 165-172.
 144. Caspari, R. Über Samen, Keimung und Nahrpflanzen der Orobanchen / R. Caspari // Flora. – 1854. – Bd. 37. – S. 577-588, 593-603.
 145. Castejón-Muñoz, M. *Orobanche cernua* seed dispersal through sunflower achenes /M. Castejón-Muñoz, F. Romero-Muñoz, L. Garcia-Torres // Helia. – 1991. – Vol. 14. – P. 51-54.
 146. Christov, M. Phytopathological characterization of wild species in the genus *Helianthus* in view of their use in breeding for resistance / M. Christov, P. Shindrova, V. Encheva // Genet Breed . – 1992. – Vol. 25. – P. 45-51.
 147. Christov, M. Development of fertility restorer lines originating from interspecific hybrids of genus *Helianthus* / M. Christov, P. Shindrova, J. Encheva et al. // Helia. – 1996. – Vol. 19. – P. 65-72.
 148. Christov, M. New sunflower forms resistant to broomrape / M. Christov, P. Shindrova, V. Encheva, R. Bacharova, M. Christova // In: K. Wegmann, L. J. Musselman, and D. M. Joel (eds.). Current problems of *Orobanche* research. Proc. 4th Int. Symp. *Orobanche*. Albena, Bulgaria. – 1998. – P. 317-319.

149. Christov, M. Wild species of *Helianthus* L. - sources of resistance to the parasite *Orobanche cumana* Wallr. / M. Christov, R. Batchvarova, M. Hristova-Cherbadzhi // *Helia*. – 2009. – Vol. 32. – P. 65-74.
150. Christov, M. Contribution of interspecific hybridization to sunflower breeding / M. Christov // *Helia*. – 2012. – Vol. 57. – P. 37-46.
151. Christov, M. Contribution of interspecific and intergeneric hybridization to sunflower breeding / M. Christov // *Helia*. – 2013. – Vol. 58. – P. 1-18.
152. Cvejić, S. Broomrape resistance in newly developed sunflower inbred lines / S. Cvejić, B. Dedić, S. Jocić, D. Miladinović, V. Miklič // In: Proc. 18th Int. Sunflower Conf., Mar del Plata, Argentina. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2012. – P. 1037-1042.
153. Cvejić, S. Determination of resistance to broomrape in newly developed sunflower inbred lines / S. Cvejić, S. Jocić, B. Dedić, I. Radeka, I. Imerovski, D. Miladinović // In: Proc. 3rd Int. Symp. on Broomrape (*Orobanche* spp.) in Sunflower, Córdoba, Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris. – 2014. – P. 184-188.
154. Daniel, M. The attachment organ of the parasitic angiosperms *Orobanche cumana* and *O. aegyptiaca* and its development / M. Daniel // *Can. J. Bot.* – 1994. – Vol. 72. – P. 564-574.
155. Diaz-Celayeta, F. Algunas plantas parasitas de otras de interes agricola o medicinal / F. Diaz-Celayeta // *Anales INIA Serie Proteccion Vegetal*. – 1974. – Vol. 4. – P. 143-160.
156. Dominguez, J. Estimating effects on yield and other agronomic parameters in sunflower hybrids infested with the new races of sunflower broomrape / J. Dominguez // In: *Symposium I: Disease Tolerance in Sunflower* (ed A. Pouzet). The International Sunflower Association, Beijing, China. – 1996. – P. 118-123 (a).
157. Dominguez, J. R-41, a sunflower restorer inbred line, carrying two genes for resistance against a highly virulent Spanish population of *Orobanche cernua* / J. Dominguez // *Plant Breeding*. – 1996. – Vol. 115. – P. 203-204 (b).

158. Dominguez, J. Virulence groups of *Orobanche cernua* in Andalusia (southern Spain) / J. Dominguez, J. M. Melero-Vara, A. Refoyo // In: Advances in Parasitic Plant Research. Proceedings of the 6th 7^{nt}. Symposium in Parasitic Weed (eds M. Moreno & J.I. Cubero). Direction General de Investigation Agraria, Consejeria de Agricultura y Pesca, Sevilla, Spain. – 1996. – P. 633-637 (c).
159. Echevarria-Zomeño, S. Prehaustorial resistance to broomrape (*Orobanche cumana*) in sunflower (*Helianthus annuus*): cytochemical studies / S. Echevarria-Zomeño, A. Pérez-Luque, J. Jorin, A. Maldonado // J. Exp. Bot. – 2006. – Vol. 57. – P. 4189-4200.
160. FAOSTAT. 2014. [Электронный ресурс]. – Режим доступа – <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E> (last accessed 21 March 2015).
161. Fernandez-Escobar, J. Distribution and dissemination of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) race F in Southern Spain / J. Fernandez-Escobar, M. I. Rodriguez-Ojeda, L. C. Alonso // In: Proc. 17th Int. Sunfl. Conf. Cordoba. Spain. – 2008. – P. 231-236.
162. Fernández-Martínez, J. M. Evaluation of wild *Helianthus* species / J. Fernandez-Martinez, J. Ruso // FAO Progress Report 1995-1996, Giessen, Germany. – 1997. – P. 43-46.
163. Fernández-Martínez, J. M. Selection of wild and cultivated sunflower for resistance to a new broomrape race that overcomes resistance to *Or*₅ gene / J. M. Fernández-Martínez, J. M. Melero-Vara, J. Muñoz-Ruz et al. // Crop Sci. – 2000. – Vol. 40. – P. 550-555.
164. Fernández-Martínez, J. M. Registration of four sunflower germplasms resistant to Race F of broomrape / J. M. Fernández-Martínez, B. Pérez-Vich, B. Akhtouch, L. Velasco, J. Muñoz-Ruz, J. M. Melero-Vara, J. Domínguez // Crop Sci. – 2004. – Vol. 44. – P. 1033-1034.
165. Fernández-Martínez, J. M. Update on breeding for resistance to sunflower broomrape / J. M. Fernández-Martínez, J. Dominguez, B. Pérez-Vich, L. Velasco // Helia. – 2008. – Vol. 31. – P. 73-84.

166. Gagne, G. Study of the variability and evolution of *Orobanche cumana* populations infesting sunflower in different European countries / G. Gagne, P. Roeckel-Drevet, B. Grezes-Besset et al. // Theor Appl Genet. – 1998. – Vol. 96. – P. 1216-1222.
167. Germ, H. Methodology of the vigour test for wheat, maize, and barley in rolled filter paper / H. Germ // Proceedings of ISTA. – 1960. – Vol. 25. – P. 515-518.
168. Gontcharov, S. V. Sunflower breeding for resistance to the new broomrape race / S. V. Gontcharov, T. S. Antonova, N. M. Araslanova // Helia. – 2004. – Vol. 40. – P. 193-198.
169. Gontcharov, S. V. Sunflower breeding for resistance to the new broomrape race in the Krasnodar region of Russia / S. V. Gontcharov // Helia. – 2009. – Vol. 51. – P. 75-80.
170. Gonzalez-Torres, R. Distribution and virulence of *Orobanche cernua* in sunflower crops in Spain / R. Gonzalez-Torres, R. M. Jimenez-Diaz, J. M. Melero-Vara // Phytopathologische Zeitschrift. – 1982. – Vol. 104. – P. 78-89.
171. Gulya, T. J. Evaluation of broomrape (*Orobanche cumana*) resistance in sunflower germplasm of the USDA Plant Introduction Collection / T. J. Gulya, A. Aydin, M. Brothers // In: Proc. 16th Sunflower Res. Workshop, Fargo, ND, USA, 13-14 January, 1994. Natl. Sunf. Assoc., Bismarck, ND, USA. – 1994. – pp. 53-55.
172. Hamilton, R. Improving sunflowers by inbreeding / R. Hamilton // Scientific Agriculture. – 1926. – Vol. 6. – P. 190-192.
173. Hargitay, L. Current situation of sunflower broomrape in Hungary / L. Hargitay // In: Proc. 3rd Int. Symp. on Broomrape (*Orobanche* spp.) in Sunflower, Córdoba, Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2014. – P. 32.

174. Heiser, C. B. The North America sunflowers (*Helianthus*) / C. B. Heiser, D. M. Smith, S. B. Clevenger, W. C. Marthin // Memoirs Torrey Botanical Club. – 1969. – P. 218-219.
175. Hladni, N. Using new Rf inbred lines originating from an interspecific population with *H. deserticola* for development of sunflower hybrids resistant to broomrape / N. Hladni, S. Jovic, V. Miklic, D. Saftic-Pankovic, D. Škorić // Helia – 2009. – № 51. – P. 81-90.
176. Höniges, A. *Orobanche* resistance in sunflower / A. Höniges, K. Wegmann, A. Ardelean // Helia. – 2008. – Vol. 31, № 49. – P. 1-12.
177. Imerovski, I. Identification of PCR markers linked to different *Or* genes in sunflower / I. Imerovski, A. Dimitrijevic, D. Miladinovic, B. Dedic, S. Jovic, B. Kovacevic, D. Obreht // Plant Breeding . – 2013. – Vol. 132. – P. 115-120.
178. Imerovski, I. Mapping of a new gene for resistance to broomrape races higher than F / I. Imerovski, A. Dimitrijevic, D. Miladinovic, B. Dedic, J. Sinisa, N. Kocis Tubic, S. Cvejic // Euphytica. – 2015. [Электронный ресурс]. – Режим доступа. – DOI 10.1007/s10681-015-1597-7.
179. Indelen, E. Evaluation of some sunflower genotypes for resistance to *Orobanche cumana* Wallr., In Turkey / E. Indelen, A. O. Vluderc, B. Kiral et al. // Helia. – 1983. – Vol. 6. – P. 27-28.
180. Jan, C. C. Interspecific hybridization, gene transfer, and the development of resistance to broomrape race F in Spain / C. C. Jan, J. M. Fernandez-Martinez // Helia. – 2002. – Vol. 36. – P. 123-136 (a).
181. Jan, C. C. Registration of four sunflower germplasms with resistance to *Orobanche cumana* race F / C. C. Jan, J. M. Fernandez-Martinez, J. Ruso, J. Munoz-Ruz // Crop Sci. – 2002. – Vol. 42. – P. 2217-2218 (b).
182. Jestin, C. Current situation of sunflower broomrape in France / C. Jestin, V. Lecomte, F. Duroueix // In: Proc. 3rd Int. Symp. on Broomrape (*Orobanche* spp.) in Sunflower, Córdoba, Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2014. – P. 28-31.

183. Joel, D. M. Early host-parasite interaction: models and observation of host root penetration by the haustorium of *Orobanche* / D. M. Joel, D. Losner-Goshen // In: Biology and management of *Orobanche*, Proceedings of the Third International Workshop on *Orobanche* and related *Striga* research. A. H. Pieterse, J.A.C. Verkleij and S.J. ter Borg (eds.) Amsterdam, The Netherlands, Royal Tropical Institute. – 1994. – P. 237-247.
184. Joel, D. M. Germination of weedy root parasites / D. M. Joel, J. C. Steffens, D. M. Matthews // In: Seed Development and Germination (eds J. KIGEL & G. GALILI). CRC Press, London, United Kingdom. – 1995. – P. 567-597.
185. Joel, D. M. The haustorium and its development in compatible and resistant hosts / D. M. Joel, D. Losner-Goshen, J. Hershenhorn, Y. Goldwasser, M. Assayag // In: Biology and management of *Orobanche*, Proceedings of the Third International Workshop on *Orobanche* and related *Striga* research. A. H. Pieterse, J.A.C. Verkleij and S.J. ter Borg (eds.) Amsterdam, The Netherlands, Royal Tropical Institute. – 1996. – P. 531-541.
186. Joel, D. M. Dehydrocostus lactone is exuded from sunflower roots and stimulates germination of the root parasite *Orobanche cumana* / D. M. Joel, S. K. Chaudhuri, D. Plakhine et al. // *Phytochemistry*. May 2011. – Vol. 72 (7). – P. 624-634 doi: 10.1016/j.phytochem.2011.01.037. Epub 2011 Feb 24.
187. Kaya, Y. Determining new broomrape infested areas, resistant lines and hybrids in Trakya region of Turkey / Y. Kaya, G. Evci, V. Pekcan, T. Gucer // *Helia*. – 2004. – № 27. – P. 211-218.
188. Kaya, Y. Evaluation of broomrape resistance in sunflower hybrids / Y. Kaya, G. Evci, V. Pekcan, T. Gucer, M. I. Yilmaz // *Helia*. – 2009. – № 32. – P. 161-169.
189. Kaya, Y. The Recent Developments of Chemical Control and Resistance Breeding to Broomrape in Sunflower / Y. Kaya, G. Evci // In: Proc. of the 10th World Congress on Parasitic Plants. – 2009. – P. 212-216.
190. Kaya, Y. The resistance breeding to broomrape parasite and other stress conditions in sunflower / Y. Kaya, G. Evci, V. Pekcan, M. I. Yilmaz // In:

- Proc. 41st Annual Meeting of ESNA. Stará Lesná, High Tatras, Slovak Republic. – 2012. – P. 78.
191. Koch, L. Über die Entwicklung des Sames der Orobanchen / L. Koch // (Pringaseims) Wiss. Bot. – 1887. – Bd. 11. – S. 218-261.
 192. Krenner, I. A. The natural history of the sunflower broomrape (*Orobancha cumana* Wallr.) / I. A. Krenner // Acta Bot. Acad. Sci. Hung. – 1958. – Vol. 4. – F. 1-2. – P. 113-144.
 193. Labrousse, P. Several mechanisms are Involved in Resistance of *Helianthus* to *Orobancha cumana* Wallr. / P. Labrousse, M. C. Armand, H. Serieys et al. // Annals of Botany. – 2001. – Vol. 88. – P. 859-868.
 194. Losner-Goshen, D. Host-parasite interaction: an immunocytochemical approach using antibodies for pectins and pectic enzymes / D. Losner-Goshen, F.M. Mayer, G. Ben-Hod, D. M. Joel // Biology and management of *Orobancha*, Proceedings of the Third International Workshop on *Orobancha* and related *Striga* research. A. H. Pieterse, J. A. C. Verkleij and S. J. ter Borg (eds.). Amsterdam, The Netherlands, Royal Tropical Institute. – 1994. – P. 248-254.
 195. Louarn, J. Toward a better understanding of the genetic architecture of sunflower (*Helianthus annuus*) resistance to the parasitic plant *Orobancha cumana* / J. Louarn, N. Pouilly, M. C. Boniface, N. Blanchet, B. Pérez-Vich, P. Vincourt // In: Proc. 3rd Int. Symp. on Broomrape (*Orobancha* spp.) in Sunflower, Córdoba, Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2014. – P. 178-183.
 196. Lu, Y. H. Development of SCAR markers linked to the gene Or5 conferring resistance to broomrape (*Orobancha cumana* Wallr.) in sunflower / Y. H. Lu, J. M. Melero-Vara, J. A. García-Tejada, P. Blanchard // Theor. Appl. Genet. – 2000. – Vol. 100. – P. 625-632.
 197. Ma, D. T. Distribution and race composition of sunflower broomrape (*Orobancha cumana* Wallr.) in Northern China / D. T. Ma, C. C. Jan // In:

- Proc. 3rd Int. Symp. on Broomrape (*Orobanche* spp.) in Sunflower, Córdoba, Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France.– 2014.– P. 65-69.
198. Márquez-Lema, A. Candidate gene analysis and identification of TRAP and SSR markers linked to the *Or₅* gene, which confers sunflower resistance to race E of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) / A. Márquez-Lema, P. Delavault, P. Letousey, J. Hu, B. Pérez-Vich // In: Proc. 17th Int. Sunflower Conf., Cordoba. Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2008. – P. 661-666.
 199. Matusova, R. Changes in the sensitivity of parasite Weed seeds to germination stimulants / R. Matusova, T. Mourikvan, H. J. Bouwmeester // Seed Science Research. – 2004. – № 14. – P. 335-344.
 200. Melero-Vara, J. M. Evaluation of differential lines and a collection of sunflower parental lines for resistance to broomrape (*Orobanche cernua*) in Spain / J. M. Melero-Vara, J. Dominguez, J. M. Fernandez-Martinez // Plant Breeding. – 1989. – Vol. 102. – P. 322-326.
 201. Melero-Vara, J. M. Update on sunflower broomrape situation in Spain: racial status and sunflower breeding for resistance / J. M. Melero-Vara, J. Dominguez, J. M. Fernandez-Martinez // Helia. – 2000. – Vol. 23, № 33. – P. 45-56.
 202. Mihaljčević, M. Distribution and virulence of *Orobanche* population in Yugoslavia / M. Mihaljčević // In: Proc. EUCARPIA Symp. Breed. Oil Prot. Crop, Zaporozhye, Ukraine. –1996. – P.134-136.
 203. Miladinovic, D. Current situation of sunflower broomrape in Serbia / D. Miladinovic, S. Jocic, B. Dedic, S. Cvejic, A. Dimitrijevic, I. Imerovski, G. Malidza // In: Proc. 3rd Int. Symp. on Broomrape (*Orobanche* spp.) in Sunflower, Córdoba, Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2014. – P. 33-38.
 204. Molinero-Ruiz, M. L. Virulence and aggressiveness of sunflower broomrape (*Orobanche cumana*) populations overcoming the *Or₅* gene / M. L. Molinero-

- Ruiz, J. M. Melero-Vara // In: Proc. Int. Sunflower Conf., Fargo, ND, USA. – 2005. – P.165-169.
205. Molinero-Ruiz, M. L. Pathogenic diversity within field populations of *Orobanche cumana* and different reactions on sunflower genotypes / M. L. Molinero-Ruiz, J. M. Melero-Vara, R. Garcia-Ruiz, J. Dominguez // Weed Research . – 2006. – Vol.46. – P. 462-469.
 206. Molinero-Ruiz, M. L. Indigenous highly virulent accessions of the sunflower root parasitic weed *Orobanche cumana* / M. L.Molinero-Ruiz, B. Perez-Vich, R. Pineda-Martos, J. M. Melero-Vara // Weed Research. – 2008. – Vol. 48. – P. 169-178.
 207. Molinero-Ruiz, M. L. *Orobanche cumana* race F: performance of resistant sunflower hybrids and aggressiveness of populations of the parasitic weed / M. L. Molinero-Ruiz, R. Garcia-Ruiz, J. M. Melero-Vara, J. Dominguez // Weed Research. – 2009. – Vol. 49. – P. 469-478.
 208. Molinero-Ruiz, M. L.Current situation of sunflower broomrape in Spain / Molinero-Ruiz, M. L. Dominguez J // In: Proc. 3rd Int. Symp. on Broomrape (*Orobanche* spp.) in Sunflower, Córdoba, Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2014. – P. 19-27.
 209. Musselman, L. J. The biology of *Striga*, *Orobanche*, and other root parasitic weeds / L. J. Musselman // Annu. Rev. Phytopathol. – 1980. – № 18. – pp. 463. – P. 89.
 210. Păcureanu-Joita, M. The evaluation of the parasite-host interaction in the system *Helianthus annuus* L. *Orobanche cumana* Wallr. in Romania / M. Păcureanu-Joita, A. V. Vrânceanu, G. Soare, A. Marinescu,I. Sandu // In: Proc. 2nd Balkan Symposium on Field Crops. Novi Sad, Yugoslavia. – 1998. – Vol. 1. – P. 153-157.
 211. Păcureanu-Joita, M. Parasite-host plant interaction of *Orobanche cumana* Wallr. (*Orobanche cernua* Loebl) with *Helianthus annuus* / M. Pacureanu-Joita, C. Veronesi, S. Raranciuc, D. Stanciu // In: Proc. 16th Int. Sunflower

- Conf., Fargo, ND, USA. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2004. – P. 171-177.
212. Păcureanu-Joita, M. The impact of the new races of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) parasite in sunflower crop / M. Păcureanu-Joita, S. Raranciuc, E. Procopovici et al. // In: Proc. 17th Int. Sunfl. Conf. Cordoba. Spain. – 2008. – P. 225-230.
213. Păcureanu-Joita, M. Broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.), the most important parasite in sunflower / M. Păcureanu-Joita, J. M. Fernandez-Martinez, E. Sava, S. Raranciuc // National Agricultural Research. – 2009. – P. 49-56 (a).
214. Păcureanu-Joita, M. Virulens and aggressiveness of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) populations in Romania / M. Păcureanu-Joita, S. Raranciuc, E. Sava et al. // Helia. – 2009. – Vol. 32, № 51. – P. 11-118 (b).
215. Pančenko, A. J. Protective reaction of resistant forms of sunflower to new races of broomrape (in Russian) / A. J. Pančenko, T. S. Antonova // Sbornik Vniimk, Krasnodar. – 1975. – P. 5-6.
216. Parker, C. Protection of crops against parasitic weeds / C. Parker // Crop Protection. – 1991. – Vol.10. – P. 6-22.
217. Parker, C. The present state of Orobanche problem / C. Parker // In: Biology and Management of Orobanche. Proceedings of the 3rd Int. Workshop on Orobanche and related Striga research (eds AH Pieterse, JAC Verkleijand & ST Ter Borg). The Royal Tropical Institute. Amsterdam. The Netherlands. – 1994. – P.17-26.
218. Pérez-Vich, B. Inheritance of resistance to a highly virulent race «F» of *Orobanche cumana* Wallr. in a sunflower line derived from interspecific amphiploids / B. Pérez-Vich, B. Akhtouch, J. Muñoz-Ruz, J. M. Fernández-Martínez, C. C. Jan // Helia. – 2002. – Vol.25. – P. 137-144.
219. Pérez-Vich, B. Quantitative trait loci for broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) resistance in sunflower / B. Pérez-Vich, B. Akhtouch, S. J. Knapp,

- A. J. Leon, L. Velasco, J. M. Fernández-Martínez, S. T. Berry // Theor Appl Genet. – 2004. – Vol. 109. – P. 92-102.
220. Pérez-Vich, B. Registration of three sunflower germplasms with quantitative resistance to race F of broomrape / B. Pérez-Vich, V. Velasco, J. Muñoz-Ruz et al. // Crop. Sci. – 2005. – Vol. 46. – P. 1406-1407.
221. Piednoël, M. Next-generation sequencing reveals the impact of repetitive DNA across phylogenetically closely related genomes of *Orobanchaceae* / M. Piednoël, A. J. Aberer, G. M. Schneeweiss, J. Macas, P. Novak, H. Gundlach, E. M. Temsch, S. S. Renner // Mol. Biol. Evol. – 2012. – Vol. 29. – P. 3601-3611.
222. Plaza, L. Micromorphological studies on seeds of *Orobanche* species from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands, and their systematic significance / L. Plaza, I. Fernandez, R. Juan et al. // Annals of Botany. – 2004. – Vol. 94. – P. 167-178.
223. Pototskyi, G. Current situation of sunflower broomrape in Ukraine / G. Pototskyi // In: Proc. 3rd Int. Symp. on Broomrape (*Orobanche* spp.) in Sunflower, Córdoba, Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 2014. – P. 56.
224. Putt, E. D. History and present world status / E. D. Putt // Sunflower science and technology. Agron. Monogr. ASA, CSSA and SSSA, Madison. – 1978. – Vol. 19. – P. 1-30.
225. Raupp, F. M. New sesquiterpene lactones from sunflower root exudates as germination stimulants for *Orobanche cumana* / F. M. Raupp, O. Spring // J. Agric Food Chem. – 2013. – Nov. 6. – Vol. 61 (44). – P. 10481-7. Doi:10.1021/jf402392e. Epub 2013 Oct. 24.
226. Rodríguez-Ojeda, M. I. Sunflower inbred line (KI-374) carrying two recessive genes for resistance against a highly virulent Spanish population of *Orobanche cernua* Loefl. race F / M. I. Rodríguez-Ojeda, J. Fernández-Escobar, L. C. Alonso // In: Proc. 7th Int. Parasitic Weed Symp., Nantes, France. – 2001. – P. 208-211.

227. Rodríguez-Ojeda, M. I. A dominant avirulence gene in *Orobanche cumana* triggers *Or*₅ resistance in sunflower / M. I. Rodríguez-Ojeda, R. Pineda-Martos, L. C. Alonso, J. Fernandez-Escobar, J. M. Fernandez-Martinez, B. Perez-Vich, L. Velasco // Weed Res. – 2013. – Vol. 53 (5). – P. 322-327.
228. Román, B. Genetic relationships among *Orobanche* species as revealed by RAPD analysis / B. Román, C. Alfaro, A. M. Torres, M. T. Moreno, Z. Satovic, A. Pujadas, D. Rubiales // Ann Bot. – 2003. – Vol. 91. – P. 637-642.
229. Ruso, J. Screening of wild *Helianthus* species and derived lines for resistance to several populations of *Orobanche cernua* / J. Ruso, S. Sukno, J. Dominguez-Giménez et al. // Plant Dis. – 1996. – 80. – P. 1165-1169.
230. Schacht, H. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse / H. Schacht // Berlin. – 1854. – S. 1-329.
231. Shi, B. X. First report of race composition and distribution of sunflower broomrape, *Orobanche cumana*, in China / B. X. Shi, G. H. Chen, Z. J. Zhang, J. J. Hao, L. Jing, H. Y. Zhou, J. Zhao // Plant Dis. – 2015. – Vol. 99. – P. 291.
232. Shindrova, P. Broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in Bulgaria - distribution and race composition / P. Shindrova // Helia. – 2006. – Vol. 29, № 44. – P. 111-120.
233. Škorić, D. Sunflower breeding / D. Škorić // Uljarstvo. – 1988. – Vol. 25. – P. 1-90.
234. Škorić, D. Sunflower breeding for resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) / D. Škorić, M. Păcureanu-Joita, E. Sava // Analele I.N.C.D.A. Fundulea. – 2010. – Vol. 78. – P. 63-79.
235. Song, W. J. Germination response of *Orobanche* seeds subjected to conditioning temperature, water potential and growth regulator treatments / W. J. Song, W. J. Zhou, Z. L. Jin et al. // Weed Research. – 2005. – Vol. 45. – P. 467-476.

236. Sukno, S. Reproductive behaviour and broomrape resistance in interspecific hybrids of sunflower / S. Sukno, C. C. Jan, J. M. Melero-Vera, J. M. Fernandez-Martinez // Plant Breeding. – 1998. – Vol. 117. – P. 279-285.
237. Sukno, S. Inheritance of resistance to *Orobanche cumana* Loeﬂ. in six sunflower lines / S. Sukno, J. M. Melero-Vera, J. M. Fernandez-Martinez // Crop Sci. – 1999. – Vol. 39. – P. 674-678.
238. Sukno, S. Temperature effects on the disease reactions of sunflower to infection by *Orobanche cumana*/ S.Sukno, J. M.Fernandez-Martinez, J. M. Melero-Vera //Plant Dis. – 2001. – Vol. 85. – P. 553-556.
239. Tang, S. Simple segnence repeat map of the sunflower genome / S. Tang, J. K. Yu, M. B. Slabaugh et al.// Theor. Appl. Genet. – 2002. Vol. 105. – P. 1124-1136.
240. Tang, S. Genetic mapping of the *Or*₅ gene for resistance to Orobanche race E in sunflower / S. Tang, A. Heesacker, V. K. Kishore et al. // Crop Sci. – 2003. – Vol. 43. – P. 1021-1028.
241. Tang, S. Quantitave trait loci for broomrape (*Orobanche cumana*Wallr.) resistance in sunflower / S. Tang, A. Heesacker, V. K. Kishore et al. // Theor. Appl. Genet. – 2004. – Vol. 109. – P. 92-102.
242. Teryokhin, E. S. Two modes of the vegetative propagation in *Orobanche cernua* (*Orobanchaceae*) / E. S. Teryokhin, S. I. Chubarov // Advances in parasitic plant research. 6th International Parasitic Weed Symposium, Junta de Andalucia, Spain. – 1996. – P. 243-248.
243. Vaucher, J. P. Monographie des Orobanches / J. P. Vaucher // Geneve. Paris. – 1827. – 172 p.
244. Velasco, L. Inheritance of resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) race F in a sunflower line carrying resistance genes from wild sunflower species / L. Velasco, B. Perez-Vich, C. C. Jan, J. M. Fernandez-Martinez // Plant Breed. – 2006. – Vol. 126. – P. 67-71.
245. Velasco, L. Inheritance of resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) race F in a sunflower line derived from wild sunflower species /

- L. Velasco, B. Perez-Vich, C. C. Jan, J. M. Fernandez-Martinez // Plant Breeding. – 2007. – Vol. 126. – P. 67-71.
246. Velasco, L. Inheritance of resistance to sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in an interspecific cross between *Helianthus annuus* & *Helianthus debilis* subsp. *tardiflorus* / L. Velasco, B. Perez-Vich, A. M. Yassein et al. // Plant Breeding. – 2011. – Vol. 131. – P. 220-221.
247. Vrânceanu, A. V. Virulence groups of *Orobanche cumana* Wallr., Differential hosts and resistance sources and genes in sunflower / A. V. Vranceanu, V. A. Tudor, F. M. Stoenescu, N. Pirvu // Proc. Of the 9th International Sunflower conference: Toremolinas.Spain. Int. Sunflower Assoc., Paris, France. – 1980. – Vol. 2. – P. 74-83.
248. Wegmann, K. Tolerance and resistance to *Orobanche* / K. Wegmann, E. von Elert, H. J. Harloff, M. Stadler // In: Wegmann, K. and Musselman, L. J. (eds) Progress in *Orobanche* Research. Proceedings, International Workshop on *Orobanche* Research, Obermarchtal, 1989. Eberhard-Karls-Universität, Tübingen. – 1991. – pp. 318-321.
249. Whitney, P. J. Broomrape (*Orobanche*) seed germination inhibitors from plant roots / P. J. Whitney // Ann Appl. Biol. – 1978. – Vol. 89. – P. 475-478.
250. Zoltán, P. Napraforgószádor - (*Orobanche cumana* Loefl.) populációk patogenitásának vizsgálata / P. Zoltán // Növényvédelem. – 2001. – Vol. 37. – P. 173-182.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Поражение некоторых образцов культурного подсолнечника коллекции ВИР высоковирулентной расой G заразики (*O. citana*) из Тацинского района Ростовской области

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Номер по каталогу	Происхождение	Учётных растений, шт.	Поражено растений, %	*Степень поражения, шт.
65	США (Sunflower)	30	80	29
95	Великобритания	30	90	19
217	Германия	28	67	37
65	США (Sunflower)	30	80	29
280	Приморский край, РФ	30	58	22
429	Алтайский край, РФ	29	89	49
474	Армения	30	50	51
667	Кабардино-Балкария, РФ	30	25	2
710	Япония	30	67	15
769	Армения	30	25	1
882	США	30	90	17
1434	Болгария	26	60	6
1481	Болгария	23	70	8
1693 P1	Минск, Белоруссия	30	14	17
2729	Ростовская область, РФ, (линия ВД-690)	30	73	120
2793	Краснодарский край, РФ, (линия ВИР-172)	30	45	15
2286	Франция (ЦМС от Леклерка)	28	20	5
2432	Австралия	30	88	3
2462	Приморский край, РФ	26	70	6
2529 P1	Краснодарский край РФ, (линия ВИР-129А)	30	36	33
1010	Великобритания	30	80	5
2856	Армения	30	70	24
2866	Армения	30	70	21
2941	Аргентина	30	70	30
2947	Аргентина	22	90	28
3046	Аргентина	30	10	2
3130	Алтайский край, РФ	30	50	6
* - среднее количество особей заразики на одно поражённое растение				

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Поражение некоторых образцов культурного подсолнечника коллекции ВИР высоковирулентной расой G заразики (*O. citana*) из Тацинского района Ростовской области

ВНИИМК, Краснодар, 2012 г.

Номер по каталогу	Происхождение	Учётных растений, шт.	Поражено растений, %	*Степень поражения, шт.
3300	Краснодарский край, РФ, (линия ВИР-221)	30	33	4
3578 P2	Украина, (сорт)	22	60	56
VE-0100114	Молдавия	30	62	32
3478	Краснодарский край, РФ, (ВИР – 346)	23	78	6
3492	Краснодарский край, РФ, (ВИР – 665)	30	56	56
3475	Краснодарский край, РФ, (ВИР – 328)	30	10	2
2361	Боливия, Южная Америка	30	60	36
2430	Кения, Восточная Африка	30	80	23
2005	Приморский край, РФ	30	25	2
3105	США, (линия ДО-164)	26	27	8
3109	Болгария	30	17	2
3127	Алтайский край, РФ	30	0	0
3465	Краснодарский край, РФ, (ВИР – 205Б)	30	89	98
3138	Алтайский край, РФ	28	54	17
3166	Уругвай, Южная Америка	30	78	96
3175	Бельгия	29	40	3
3280	Краснодарский край, РФ, (линия ВИР-183)	30	62	57
3269	Краснодарский край, РФ, (линия ВИР-142)	30	78	6
3301	Краснодарский край, РФ, (линия ВИР-222)	30	50	3
3307	Краснодарский край, РФ, (линия ВИР-234)	30	60	27
3541	Саратов, РФ, (Саратовский 82)	23	80	89
3548	Украина, (сорт Постолянский 6)	30	90	36
VE-0100279	Харьков, Украина	30	50	9
2667	Франция, (56-С3)	26	0	0
2034	Болгария	28	80	4
* - среднее количество особей заразики на одно поражённое растение				



Линия подсолнечника RG (фаза цветения, селекционный участок
ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2016 г.)



Линия подсолнечника RG (семянки)



**Федеральное государственное
бюджетное научное учреждение
«Всероссийский
научно-исследовательский
институт масличных культур
имени В.С. Пустовойта»
(ФГБНУ ВНИИМК)**

350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17
телефон: (861) 255-59-33
коммутатор: (861) 255-64-04, 255-33-08
факс: (861) 254-27-80, 259-15-14
E-mail: vniimk-centr@mail.ru

№ _____
на № _____ от _____

СПРАВКА

Дана Стрельникову Евгению Александровичу о том, что линия подсолнечника RG, устойчивая к расе G заразики (*Orobanche cumana* Wallr.), созданная с его непосредственным участием, используется в селекционном процессе отдела селекции подсолнечника ФГБНУ ВНИИМК для создания устойчивых к паразиту сортов и гибридов.

Зав. Отделом селекции

подсолнечника, д. б. н., профессор

Я.Н. Демури

Подпись Я.Н. Демурина удостоверяю

Учёный секретарь ФГБНУ ВНИИМК



М.В. Трунова