

УДК 633.854.78 : 631.527

UDC 633.854.78 : 631.527

06.01.05 Селекция и семеноводство
сельскохозяйственных растений
(сельскохозяйственные науки)

06.01.05 Breeding and seed production of agricultural
plants (agricultural sciences)

СЕЛЕКЦИЯ РОДИТЕЛЬСКИХ ЛИНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА НА УСТОЙЧИВОСТЬ К ЛОЖНОЙ МУЧНИСТОЙ РОСЕ

BREEDING OF SUNFLOWER PARENTAL LINES FOR RESISTANCE TO DOWNY MILDEW

Шпига Елизавета Юрьевна
старший лаборант кафедры генетики, селекции и
семеноводства
beregovskaya.lizochka@mail.ru
*Кубанский государственный аграрный университет
имени И.Т. Трубилина, Россия, 350044, Краснодар,
Калинина, 13*

Shpiga Elizaveta Yurievna
laboratory assistant
beregovskaya.lizochka@mail.ru
*Kuban State Agrarian University,
Krasnodar, Russia*

Голощапова Наталья Николаевна
кандидат сельскохозяйственных наук,
младший научный сотрудник
Natalyk_matelyk@mail.ru
*ФГБНУ ФНЦ Всероссийский научно-
исследовательский институт масличных культур
имени В.С. Пустовойта, Россия, 350038, г. Краснодар,
Филатова, 17*

Goloschapova Natalya Nikolaevna
Cand.Agr.Sci., junior researcher
Natalyk_matelyk@mail.ru
*All-Russian Research Institute of Oil Crops named
after V.S. Pustovoit, Krasnodar, Russia*

Гончаров Сергей Владимирович
доктор биологических наук, заведующий кафедрой
генетики, селекции и семеноводства
serggontchar@hotmail.com
*Кубанский государственный аграрный университет
имени И.Т. Трубилина, Россия, 350044, Краснодар,
Калинина, 13*

Gontcharov Sergei Vladimirovich
Dr.Sci.Biol., head of department,
serggontchar@hotmail.com
*Kuban State Agrarian University,
Krasnodar, Russia*

Ложная мучнистая роса (ЛМР) – распространенная и вредоносная болезнь подсолнечника. Цель работы заключалась в создании родительских линий подсолнечника с расоспецифической устойчивостью к расам ЛМР, наиболее распространенным в ЮФО. Исследования проводили в период 2016-2021 гг. на центральной экспериментальной базе ВНИИМК. Материалом исследования служили родительские линии селекции ВНИИМК. Посев подсолнечника проводили селекционной сеялкой «Hege 950 T», двухрядковыми делянками, повторность опыта - двухкратная. Идентифицированы 4 линии подсолнечника (L634, L642, L622, L645) с расоспецифической устойчивостью ко всем наиболее распространенным расам возбудителя ЛМР. Показано, что вертикальная устойчивость линий подсолнечника не подвержена влиянию внешней среды, но ее действенность зависит от присутствия вирулентной расы и ее инфекционной нагрузки

Downy mildew (DM) is a widely spread and harmful sunflower disease of high economic importance. The purpose of this work is to develop parental sunflower lines with the race-specific resistance to races of DM, the most common in the south federal district. The studies were carried out in the period 2016-2021 at the central experimental station of V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops. Sunflower parental lines of VNIIMK breeding served as the material for the study. Sowing of sunflower seeds was carried out with a selection planter "Hege 950 T", by 2-row plots with two replications. 4 lines (L622, L634, L642, L645) with the race-specific resistance to the most common races of DM were identified. It was shown that vertical resistance of sunflower lines is not modified by the environment, but it's effect depends on infection load of the virulent race

Ключевые слова: ПОДСОЛНЕЧНИК, ЛИНИЯ,
УСТОЙЧИВОСТЬ, СЕЛЕКЦИЯ, ЛОЖНАЯ
МУЧНИСТАЯ РОСА

Keywords: SUNFLOWER, LINE, RESISTANCE,
BREEDING, DOWNY MILDEW

<http://dx.doi.org/10.21515/1990-4665-183-007>

<http://ej.kubagro.ru/2022/09/pdf/07.pdf>

Введение. Подсолнечник — одна из важнейших масличных культур, возделываемая более чем в 80 странах мира. Основная проблема в производстве подсолнечника связана с распространением болезней. Ложная мучнистая роса (ЛМР) – одно из наиболее важных и экономически значимых заболеваний на подсолнечнике, которое приводит не только к снижению урожая, но и значительному ухудшению качества получаемой продукции [7, 9]. Возбудителем ЛМР является оомицет *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de [9]. Наиболее перспективным подходом к контролю над болезнями растений является селекция на устойчивость к патогенным организмам. Доминантные гены резистентности (*Pl*-гены) чаще всего используются в качестве наиболее действенного средства борьбы с возбудителем ЛМР, но продолжительность их эффективности ограничена появлением новых рас в популяции *P. halstedii* [1, 5, 12]. Это заставляет селекционеров искать новые доноры устойчивости и разрабатывать программы долговременной устойчивости [2, 4, 11, 17].

К настоящему времени в мире известно уже порядка 50 физиологических рас возбудителя ложной мучнистой росы [15, 13]. На изучаемой части территории ЮФО РФ (Краснодарский край, Республика Адыгея, Ростовская область и Ставропольский край) было к настоящему моменту зарегистрировано более 10 рас возбудителя ЛМР, причем наиболее распространенными считаются расы 330, 334, 710 и 730 [1, 3, 6, 14]. Несмотря на выявленную распространенность определенных рас возбудителя ЛМР, их вредоносность проявляется различно. Ежегодный мониторинг вирулентности возбудителя ЛМР хотя и является необходимым условием в селекционном процессе, но его эффективность целиком и полностью зависит от применяемых инструментов мониторинга, а именно использование стандартного набора линий-дифференциаторов для определения вирулентности и в дальнейшем идентификации *Pl*-генов [6, 14].

Цель нашей работы заключалась в создании устойчивых к наиболее распространенным в ЮФО расам ЛМР отцовских форм – родительских линий гибридов подсолнечника.

Материал и методика. Исследования проводили в период с 2016 по 2021 годы на территории центральной экспериментальной базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК города Краснодара. Работу выполняли в полевых и лабораторных условиях, согласно принятых для подсолнечника во ВНИИМК методикам. Материалом для исследования служили 15 константных родительских линий подсолнечника (Л700, Л2018-1, ВК580, ВК551, ВК591, ВК989, ВК930, Л622, Л665, Л687, Л686, Л696, Л634, Л645, Л642) [3, 8, 10], которые, как правило, используются в качестве отцовских форм в селекции гибридов. Лабораторная оценка устойчивости к возбудителю ЛМР проводилась методом искусственного заражения проростков подсолнечника. В качестве инокулюма использовали обнаруженные в нашем регионе расы ЛМР, а именно 330, 710, 730, 334, 337, 713, 733, 734 и 737. Сорт-популяция ВНИИМК 8883, восприимчивый ко всем расам патогена, служил контролем. В полевых условиях, в фазу полных всходов и в фазу цветения на естественном фоне, визуально делали учеты и фиксировали поражаемость растений болезнью. Основным расчетным показателем во время полевых оценок служила распространенность возбудителя ЛМР, выраженная в процентах.

Результаты и обсуждение. Результаты лабораторной оценки родительских линий подсолнечника (линий-восстановителей фертильности пыльцы) устойчивости к возбудителю ЛМР были различными, но вполне ожидаемыми, поскольку исходный материал, используемый в создании этих линий, отличался по расоспецифической устойчивости. В то время как иммунологическая реакция сорта подсолнечника ВНИИМК 8883 (контроль) на заражение различными расами патогена была одинаковой, что свидетельствует не только об абсолютной его восприимчивости к

возбудителю ЛМР (рис.1), но и указывает на высокую достоверность проводимых исследований.



Рисунок 1 – Лабораторная оценка устойчивости подсолнечника к возбудителю ЛМР:

а – проростки подсолнечника до заражения, б – зараженные проростки подсолнечника, в – проростки подсолнечника на момент оценки, г – спороношение на семядольных листьях контрольного образца подсолнечника.

Высокий дифференцирующий эффект в области резистентности подсолнечника к возбудителю ЛМР позволил ранжировать родительские линии согласно их устойчивости к различным расам популяции *P. halstedii* (таб. 1).

Только 4 линии подсолнечника (Л622, Л634, Л642, Л645) обладали вертикальной (расоспецифической) устойчивостью ко всем зарегистрированным в южном федеральном округе расам возбудителя ЛМР.

В своих исследованиях независимо от условий года на отдельных генотипах мы наблюдали различные симптомы ЛМР (рис.2).

Таблица 1– Лабораторная оценка устойчивости к возбудителю ЛМР линий подсолнечника

ВНИИМК, 2016 – 2021 гг.

Линия	Расы <i>P. halstedii</i>							
	330	Смесь (расы 330,710,730)	334	337	713	733	734	737
Контроль*	В**	В	В	В	В	В	В	В
ВК 551	У***	В	В	В	В	В	В	В
ВК 580	У	В	В	В	В	В	В	В
ВК 591	У	В	В	В	В	В	В	В
ВК 930	У	В	В	В	В	В	В	В
ВК 989	У	В	В	В	В	В	В	В
Л 665	У	У	В	У	У	В	В	В
Л 680	У	У	В	У	У	В	В	В
Л 687	У	У	В	У	У	В	В	В
Л 696	У	У	В	У	В	В	В	В
Л 700	У	У	В	У	В	В	В	В
Л 2018-1	У	У	У	В	В	В	В	В
Л 622	У	У	У	У	У	У	У	У
Л 634	У	У	У	У	У	У	У	У
Л 642	У	У	У	У	У	У	У	У
Л 645	У	У	У	У	У	У	У	У

*Контроль – восприимчивый сорт подсолнечника ВНИИМК 8883

Реакция линий подсолнечника на заражение конкретной расой патогена:

У – устойчив; *В – восприимчив



а б в г
Рисунок 2 – Симптомы ЛМР на подсолнечнике:

а – фаза 1 пара настоящих листьев, б – фаза 3 пара настоящих листьев, в – фаза бутонизации, д – фаза цветения.

В период проводимых исследований фенотипические различия по признаку иммунитета наблюдались только на отдельных линиях подсолнечника. В основном симптомы поражения ЛМР в поле отмечались

на родительских линиях подсолнечника, несущих гены вертикальной устойчивости к расам 330, 710 и 730, которые ранее преобладали. При этом линии Л622, Л634, Л642 и Л645 с вертикальной (расоспецифической) устойчивостью ко всем идентифицированным в местной популяции *P. halstedii* расам за весь период проводимых исследований симптомов ЛМР обнаружено не было, распространенность болезни имела нулевое значение (рис.3).

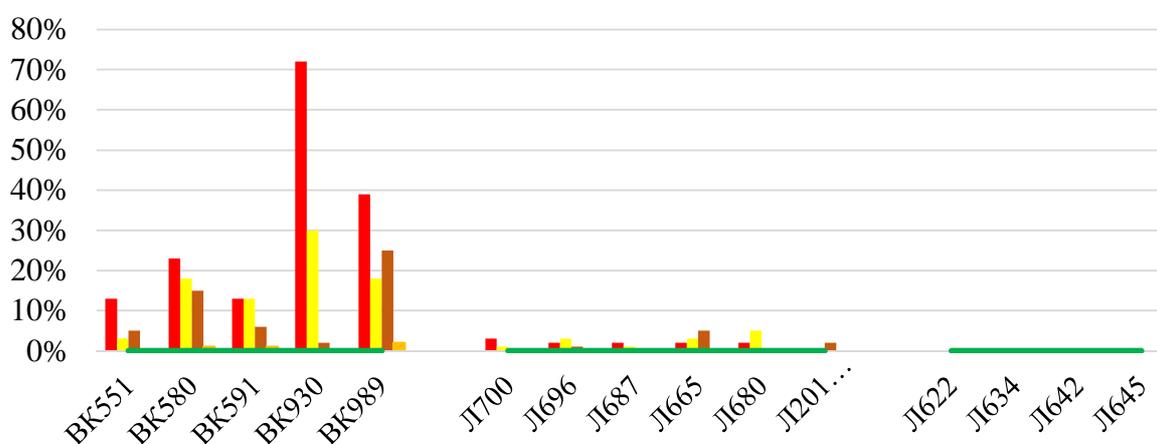


Рисунок 3 – Распространенность ЛМР в годы исследований:



Наличие симптомов поражения ЛМР только на линиях VK551, VK580, VK591, VK930, VK989, Л700, Л696, Л 687, Л 665, Л 680, Л 2018-1, вероятно, детермировано лишь узкоспецифичностью имеющих в них *Рl*-генов. Кроме того, частота встречаемости болезни на этих линиях доказывает не только неоднородность расового состава местной популяции, но и присутствие вирулентной расы возбудителя ЛМР.

Чтобы установить, насколько поражение ЛМР зависит от собственно генотипа линии и конкретных условий года, был проведен двухфакторный дисперсионный анализ данных, полученных в четырехлетнем полевом эксперименте. Данные по распространенности болезни, выраженные в

процентах, преобразовывали по общепринятой методике через угол, синус которого является квадратным корнем процента поражения (таб.2).

Таблица 2– Распространенность ложной мучнистой росы

Линия подсолнечника	ВНИИМК, 2016 – 2019 гг.				
	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	Среднее значение по фактору В
ВК 551	21,60	10,75	4,05	0,00	9,10
ВК 989	38,95	24,70	19,60	8,10	22,84
ВК 580	28,20	24,20	12,90	2,85	17,04
ВК 591	21,50	14,10	6,45	6,90	12,24
ВК 930	55,60	9,95	7,65	8,10	20,32
Л 665	6,90	6,90	8,10	0,00	5,19
Л 680	0,00	7,85	2,85	0,00	2,67
Л 687	5,70	4,05	0,00	0,00	2,44
Л 696	6,90	6,90	2,85	0,00	4,16
Л 700	5,70	0,00	2,85	0,00	2,14
Л 2018-1	2,85	0,00	6,90	0,00	2,44
Л 622-15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Л 634-15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Л 642-15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Л 645-15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Среднее значение по фактору А	12,93	7,22	4,95	1,73	6,70
НСР по фактору А (год)					1,88
НСР по фактору В (линия)					3,64

Однако в расчетах учитывались экспериментальные данные только за 4 года, поскольку в 2020 г. распространенность болезни имела нулевые значения. Результаты анализа данных полевого эксперимента за 4 года показали, что как условия года, так и генотип линии достоверно влияют на их поражение возбудителем ЛМР. Значение $F_{\text{факт.}}$ как для фактора А (50,6) так и для фактора В (36,8) было выше чем $F_{\text{таб.}}$ фактор А (2,8), фактор В (1,9). Аналогичным образом, взаимодействие этих двух факторов так же было достоверным (таб. 3).

Сравнение долей влияния факторов А и В позволило обнаружить, что доля влияния фактора В значительно выше (49%) чем фактора А (15%), соответственно, поражение ЛМР изучаемых линий подсолнечника зависело, главным образом, от расового состава популяции *P. halstedii*

(точнее, их количественного соотношения). Таким образом, действие внешних условий не изменяет вертикальную устойчивость линий подсолнечника, но эффективность устойчивости зависит от расового состава патогена и его инфекционной нагрузки.

Таблица 3– Результаты дисперсионного анализа

ВНИИМК, 2016 – 2019 гг.

Источник варьирования	df	SS	mS	Дисп.	Доля влияния	F _{фак.}	F _{таб.}
Общее	119	13908,0					
Повторность	1	2,6					
Год испытаний (фактор А)	3	2004,4	668,1	23,4	0,15	50,6	2,8
Генотип линии (фактор В)	14	6807,9	486,3	78,8	0,49	36,8	1,9
Взаимодействие факторов	42	4313,4	102,7	44,7	0,28	7,8	1,6
Остаточная изменчивость	59	779,7	13,2	13,2	0,08		

Заключение. В результате работы созданы 4 линии подсолнечника (Л634, Л622, Л642, Л645) с расоспецифической устойчивостью ко всем расам возбудителя ЛМР, идентифицированным в ЮФО. Анализ распространенности возбудителя ЛМР на линиях подсолнечника, не полностью защищенных расоспецифической устойчивостью показал, что вероятность заражения растений прежде всего зависит от расового состава местной популяции *P. halstedii* (количественного соотношения присутствующих рас). Таким образом, вертикальная (расоспецифическая) устойчивость линий подсолнечника не подвержена изменению из-за условий среды, но эффективность ее может варьировать в зависимости от инфекционной нагрузки и расового состава патогена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонова Т.С. Новые расы возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника на Северном Кавказе / Т. С. Антонова, Н. М. Арасланова, М. В. Ивебор, С. З. Гучетль, Т. А. Челюстникова, С. А. Рамазанова // Масличные культуры. Науч.-техн. бюллетень ВНИИМК. – 2006. – Вып. 1 (134). – С. 18–23.
2. Голощапова Н.Н. Селекция подсолнечника на долговременную устойчивость к ложной мучнистой росе / Н.Н. Голощапова, С.В. Гончаров // Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования. II международная научно-практическая интернет-конференция. ФГБНУ «Прикаспийский НИИ аридного земледелия». 2017. С. 1383-1386.
3. Голощапова, Н. Н. Ложная мучнистая роса: заражение, симптомы и устойчивость подсолнечника к возбудителю болезни / Н. Н. Голощапова, С. В. Гончаров, Е. Г. Самелик // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. – 2022. – № 175. – С. 56-68. – DOI 10.21515/1990-4665-175-004. – EDN TQDFLV.
4. Гончаров С.В. Долговременная устойчивость подсолнечника к ложной мучнистой росе / С.В. Гончаров, Н.Н. Голощапова // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2019. № 80. С. 93-97.
5. Дьяков Ю.Т. Механизмы сопряженной эволюции растений-хозяев и их паразитов / Ю.Т. Дьяков // Генетические основы селекции растений на иммунитет. – М.: Наука, 1973. – С. 150–180.
6. Ивебор М.В. Идентификация рас возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника в регионах Северного Кавказа и выделение устойчивого к ним исходного материала для селекции: Автореферат дис. ... канд. с.-х. наук. – Краснодар, 2009. – 24 с.
7. Лукомец, В. М. Атлас болезней подсолнечника / В. М. Лукомец, И. А. Котлярова, Г. А. Терещенко. – Краснодар : Просвещение-Юг, 2015. – 67 с.
8. Пирогова Е.А. Предварительные данные по наследованию горизонтальной устойчивости линий подсолнечника к ложной мучнистой росе / Е.А. Пирогова, С.В. Гончаров, Н.Н. Голощапова // Научное обеспечение агропромышленного комплекса: сборник статей по материалам XI Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 95-летию Кубанского ГАУ и 80-летию со дня образования Краснодарского края. – Краснодар: КубГАУ, 2017. – С. 77–78.
9. Новотельнова, Н. С. Ложная мучнистая роса подсолнечника / Н. С.Новотельнова. – М.-Л. : Наука, 1966. – 150 с.
10. Создание линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника, устойчивых к наиболее распространенным расам ложной мучнистой росы в Краснодарском крае / Н. Н. Голощапова, С. В. Гончаров, В. Д. Савченко, М. В. Ивебор // Масличные культуры. – 2019. – № 3(179). – С. 3-10. – EDN LTNEAY.
11. Тигай К.И. Получение исходного селекционного материала подсолнечника, устойчивого к ложной мучнистой росе и заразице / К.И. Тигай, С.В. Гончаров // Аграрный научный журнал. – 2018. – № 8. – С. 46–50.
12. Borojević S. 1990. Principles and methods of plant breeding. Elsevier: Amsterdam. 368 p.
13. Gontcharov, S. Evaluation of horizontal resistance of sunflower (*Helianthus annuus* L.) to downy mildew (*Plasmopara halstedii*) / S. Gontcharov, N. Goloschapova // OCL - Oilseeds and fats, crops and lipids. – 2021. – Vol. 28. – P. 2021047. – DOI 10.1051/ocl/2021047. – EDN QWBOZL.

14. Iwebor M. Changes in the racial structure of *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et De Toni population in the south of the Russian Federation / M. Iwebor, T.S. Antonova, S. Saukova // *Helia*. – 2016. – V. 39, № 64. – С. 113–121.
15. Molinero-Ruiz L, 2022. Sustainable and efficient control of sunflower downy mildew by means of genetic resistance: a review. *Theorl Appl Genet*, doi.org/10.1007/s00122-022-04038-7.
16. Plank Van der JE. 1984. Disease resistance in plants. Orlando, FL, USA: Academic Press,. 194 p.
17. Vear F. Breeding for durable resistance to the main diseases of sunflower // Proc. 17th Int. Sunflower Conf., USA, Fargo. 2004. P. 125-130.

References

1. Antonova T.S. Nove rasy vozбудitelya lozhnoj muchnistoj rosy podsolnechnika na Severnom Kavkaze / T. S. Antonova, N. M. Araslanova, M. V. Ivebor, S. Z. Guchetl', T. A. Chelyustnikova, S. A. Ramazanova // *Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byulleten' VNIIMK*. – 2006. – 1 (134). – P. 18–23. [in Russian].
2. Goloschapova N.N. Selekcija podsolnechnika na dolgovremennuyu ustojchivost' k lozhnoj muchnistoj rose / N.N. Goloschapova, S.V. Gontcharov // *Sovremennoe ekologicheskoe sostoyanie prirodnoj sredy i nauchno-prakticheskie aspekty racional'nogo prirodopol'zovaniya. II mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya internet-konferenciya. FGBNU «Prikaspijskij NII aridnogo zemledeliya»*. 2017. P. 1383-1386. [in Russian].
3. Goloschapova N.N. Downy mildew: infection, symptoms and resistance of sunflower to the disease agent/ N.N. Goloschapova, S.V. Gontcharov, E.G. Samelik // *Polytematicheskij setevoy elektronnyy nauchnyy zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. – 2022. 175/ P. 93-97. [in Russian].
4. Gontcharov S.V. Dolgovremennaya ustojchivost' podsolnechnika k lozhnoj muchnistoj rose / S.V. Goncharov, N.N. Goloshchapova // *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2019. № 80. P. 93-97. [in Russian].
5. D'yakov Yu.T. Mekhanizmy sopryazhennoj evolyucii rastenij-hozyaev i ih parazitov / Yu.T. D'yakov // *Geneticheskie osnovy selekcii rastenij na immunitet*. – M.: Nauka, 1973. – P. 150–180. [in Russian].
6. Ivebor M.V. Identifikaciya ras vozбудitelya lozhnoj muchnistoj rosy podsolnechnika v regionah Severnogo Kavkaza i vydelenie ustojchivogo k nim iskhodnogo materiala dlya selekcii: Avtoreferat dis. ... kand. s.-h. nauk. – Krasnodar, 2009. – 24 p. [in Russian].
7. Lukometc V.M. Atlas boleznej podsolnechnika / V.M. Lukometc, I.A. Kotljarova, G.A. Teraschenko // *Krasnodar. Prosvescheniye-Yug*. 2015. 67 P. [in Russian].
8. Pirogova E.A. Predvaritel'nye dannye po nasledovaniyu gorizontal'noj ustojchivosti linij podsolnechnika k lozhnoj muchnistoj rose / E.A. Pirogova, S.V. Gontcharov, N.N. Goloschapova // *Nauchnoe obespechenie agropromyshlennogo kompleksa: sbornik statej po materialam HI Vserossijskoj konferencii molodyh uchenyh, posvyashchennoj 95-letiyu Kubanskogo GAU i 80-letiyu so dnya obrazovaniya Krasnodarskogo kraja*. – Krasnodar: KubGAU, 2017. – P. 77–78. [in Russian].
9. Novotel'nova, N. S. Lozhnaya muchnistaya rosa podsolnechnika / N. S. Novotel'nova. – M.-L. : Nauka, 1966. – 150 p. [in Russian].
10. Sozdanie linij-vosstanovitelej fertil'nosti pyl'cy podsolnechnika, ustojchivyh k naibolee rasprostranennym rasam lozhnoj muchnistoj rosy v Krasnodarskom krae / N.N. Goloschapova, S.V. Gontcharov, V.D. Savchenko, M.V. Ivebor // *Maslichnye kul'tury*. 2019. № 3 (179). P. 3-10. [in Russian].

11. Tigaj K.I. Poluchenie iskhodnogo selekcionnogo materiala podsolnechnika, ustojchivogo k lozhnoj muchnistoju rose i zarazihe / K.I. Tigaj, S.V. Gontcharov // Agrarnyj nauchnyj zhurnal. – 2018. – № 8. – P. 46–50. [in Russian].
12. Borojević S. 1990. Principles and methods of plant breeding. Elsevier: Amsterdam. 368 p.
13. Gontcharov, S. Evaluation of horizontal resistance of sunflower (*Helianthus annuus* L.) to downy mildew (*Plasmopara halstedii*) / S. Gontcharov, N. Goloschapova // OCL - Oilseeds and fats, crops and lipids. – 2021. – Vol. 28. – P. 2021047. – DOI 10.1051/occl/2021047. – EDN QWBOZL.
14. Iwebor M. Changes in the racial structure of *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et De Toni population in the south of the Russian Federation / M. Iwebor, T.S. Antonova, S. Saukova // *Helia*. – 2016. – V. 39, № 64. – C. 113–121.
15. Molinero-Ruiz L, 2022. Sustainable and efficient control of sunflower downy mildew by means of genetic resistance: a review. *Theorl Appl Genet*, doi.org/10.1007/s00122-022-04038-7.
16. Plank Van der JE. 1984. Disease resistance in plants. Orlando, FL, USA: Academic Press,. 194 p.
17. Vear F. Breeding for durable resistance to the main diseases of sunflower // Proc. 17th Int. Sunflower Conf., USA, Fargo. 2004. P. 125-130.