

Научная статья

УДК 581.169:582.952.6:633.854.78

DOI: 10.25230/2412-608X-2021-3-187-3-9

Идентичность генов устойчивости к расе G заразики у линий подсолнечника разного происхождения

Саида Заурбиевна Гучетль
Татьяна Сергеевна Антонова
Нина Михайловна Арасланова
Татьяна Аркадьевна Челюстникова
Юлия Владимировна Питинова

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК
Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17
Тел.: (861) 254-13-59
saida.guchetl@mail.ru

Ключевые слова: подсолнечник, заразики, раса G, доноры, устойчивость, аллельные гены

Для цитирования: Гучетль С.З., Антонова Т.С., Арасланова Н.М., Челюстникова Т.А., Питинова Ю.В. Идентичность генов устойчивости к расе G заразики у линий подсолнечника разного происхождения // Масличные культуры. 2021. Вып. 3 (187). С. 3–9.

Аннотация. Заразики – облигатный паразит, является одним из наиболее существенных биотических факторов, снижающих урожайность подсолнечника. Основное средство борьбы с заразики – селекция на устойчивость подсолнечника к ней. Требуется новые стратегии создания устойчивого к паразиту селекционного материала, такие как пирамидирование основных генов или сочетание качественных и количественных механизмов устойчивости. Поэтому приходится постоянно проводить поиск новых источников устойчивости и комбинировать имеющиеся гены в случае, если они не являются идентичными. В связи с этим, необходимо установить, являются ли идентичными гены устойчивости к расе G заразики у линий подсолнечника селекции ВНИИМК. Материалом исследования служили созданные ранее линии подсолнечника – доноры устойчивости к расе G заразики RG, RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2 и RGM. Гибриды первого поколения от попарных скрещиваний этих линий получали в

теплице. Гибриды второго поколения получали в полевых условиях, путём самоопыления растений гибридов F₁. Растения испытывали в теплице на устойчивость и восприимчивость к заразики, применяя метод ранней диагностики. Математическую обработку проводили с использованием χ^2 -критерия. Получено 13 комбинаций скрещивания для проведения теста на аллелизм. На устойчивость к расе G заразики было оценено от 11 до 33 растений каждой комбинации в F₁. Среди испытанных комбинаций не было ни одной, не пораженной заразики. Несмотря на различия количества пораженных растений, степень поражения была небольшой у всех гибридных комбинаций – от 1,0 до 1,8. Также не было обнаружено гибридных комбинаций F₂ без поражения заразики. Для восьми комбинаций F₂ было обнаружено два фенотипических класса. Для трех – расщепления обнаружено не было. Для двух – количество растений слишком мало для расчёта χ^2 -критерия. В основном значения χ^2 были больше допустимых при вероятности 0,05, что указывает на то, что гены устойчивости к расе G заразики у данных линий являются идентичными.

UDC 581.169:582.952.6:633.854.78

Identity of genes of resistance to broomrape race G in sunflower lines of different origin

S.Z. Guchetl, head of the laboratory, leading researcher, PhD in biology

T.S. Antonova, head of the laboratory, senior researcher, doctor of biology

N.M. Araslanova, leading researcher, PhD in agriculture

T.A. Chelyustnikova, analyst

Yu.V. Pitinova, analyst

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops

17 Filatova street, Krasnodar, 350038, Russia
saida.guchetl@mail.ru

Key words: sunflower, broomrape, race G, resistance, donors, allelic genes

Abstract. Broomrape is an obligate parasite and one of the most significant biotic factors reducing sunflower yield. The main means of controlling broomrape is breeding for sunflower resistance to it. New strategies are required to develop parasite-resistant breeding germplasm, such as a stacking of key genes or a combination of qualitative and quantitative resistance mechanisms. In this regard, it is necessary to keep searching for new sources of resistance and to combine existing genes in case they are not identical. Thus, it is necessary to determine whether the genes of resistance to race G of broomrape are identical in the sunflower lines bred at the V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops.

The research material was the previously developed sunflower lines RG, RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2, and RGM – donors of resistance to race G of broomrape. The F₁ hybrids from pair crossbreeding of these lines were obtained in a greenhouse. The F₂ hybrids were obtained in the field by self-pollination of F₁ hybrid plants. Plants were tested in a greenhouse for resistance and susceptibility to broomrape using the method of early diagnosis. Mathematical processing was performed by using the χ^2 -test. 13 combinations of crossbreeding were received to complete the test for allelism. In each F₁ combination 11–33 plants were evaluated for resistance to race G of broomrape. Among the tested combinations, there was no one resistant to broomrape. Despite the differences in the number of affected plants, the affection degree was small in all hybrid combinations – from 1.0 to 1.8. All F₂ hybrid combinations were also affected by broomrape. For eight combinations of F₂, two phenotypic classes were found. There was no segregation in three combinations. The number of plants of two combinations was too small to perform χ^2 -test. In general, the χ^2 values were higher than the acceptable ones with a probability of 0.05, which indicates that the genes of resistance to race G of broomrape in these lines are identical.

Введение. В производстве растительного масла одной из наиболее востребованных культур является подсолнечник (*Helianthus annuus* L.). В силу своих биологических характеристик, культура обладает широким спектром адаптивных особенностей, спрос на продукты ее переработки увеличивается с каждым годом [1]. Заразиха кумская (*Orobanchе cumanа* Wallr.) относится к высшим растениям и является одним из наиболее существенных биотических факторов, снижающих урожайность подсолнечника [2]. Этот облигатный паразит не имеет собственных корней и листьев, лишен хлорофилла. Проросток семени заразихи врастает в корень подсолнечника, формируя внутри него гаусториальный орган, с помощью которого потребляет водно-минеральные и органические вещества из сосудистой системы растения-хозяина [2]. Основным средством борьбы с паразитом выступает селекция на устойчивость к нему. Этот процесс является непрерывным, так как появление новой, более вирулентной расы заразихи сводит на нет предыдущие

усилия селекционеров [3]. В настоящее время в популяциях заразихи в РФ и других странах присутствуют расы E, F, G, H [4; 5; 6; 7]. Во ВНИИМК постоянно проводится мониторинг расовой принадлежности семян заразихи с разных полей Российской Федерации для правильного размещения возделываемого сортимента подсолнечника. Так, показано, что в 2019 г. в регионах Ростовской, Воронежской, Белгородской областей и Краснодарского края ещё имелись поля с наличием рас E или F, но с примесью высоковирулентного биотипа G, который на большинстве полей РФ уже стал доминирующим [7]. Таким образом, актуально создание гибридов и сортов подсолнечника, устойчивых к расе G заразихи. У подсолнечника в отношении *O. cumanа* описаны как качественно, так и количественно (QTL) наследуемые гены резистентности [8]. Устойчивость к расе G обеспечивается одним доминантным [9] или, напротив, одним рецессивным геном [10; 11]. Во ВНИИМК с использованием различных источников генетического разнообразия подсолнечника был создан ряд инбредных линий разного происхождения, проявляющих иммунитет к расе G [12]. Устойчивость к данной расе контролируется у этих линий одним геном с неполным доминированием [13]. На основе этих доноров устойчивости уже создаются новые линии и гибриды подсолнечника, поскольку этот тип устойчивости является наиболее предпочтительным из-за простоты отбора [14; 15]. Но такая устойчивость может быть со временем преодолена быстро возникающими в современных условиях возделывания культуры новыми расами патогена [16]. Требуется новые стратегии создания устойчивого к паразиту селекционного материала, такие как пирамидирование основных генов или сочетание качественных и количественных механизмов устойчивости [8]. В связи с этим необходимо постоянно искать новые источники устойчивости и комбинировать

имеющиеся гены в случае, если они не являются идентичными. Цель данного исследования – установить, являются ли идентичными гены устойчивости к расе G заразики у линий подсолнечника селекции ВНИИМК RG, RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2 и RGM.

Материалы и методы. Материалом исследования служили линии подсолнечника разного происхождения – доноры устойчивости к расе G заразики: RG, RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2, RGM [13]. Семена заразики для исследований были собраны на полях Боковского и Морозовского районов Ростовской области и идентифицированы как раса G с помощью линий-дифференциаторов.

Гибриды первого поколения от попарных скрещиваний линий получали в теплице. Принудительное самоопыление проводили с использованием индивидуальных изоляторов. При гибридизации использовали ручную кастрацию. Гибриды второго поколения получали в полевых условиях, путём самоопыления растений гибридов F₁.

Растения испытывали в теплице на устойчивость и восприимчивость к заразику, применяя метод ранней диагностики А.Я. Панченко [17]. Инфекционный фон создавался внесением семян заразики в короба с почвенно-песчаной смесью из расчета 200 мг на 1 кг смеси. Выращивали растения подсолнечника при температуре 25–27 °С и 16-часовом фотопериоде. Через 25–30 дней после появления всходов растения выкапывали и проводили учет клубеньков или побегов заразики на их корнях. В качестве контроля был использован сорт ВНИИМК 8883, восприимчивый ко всем расам *O. citrana*. Восприимчивыми считались растения, на корнях которых было обнаружено более пяти клубеньков или сформировавшихся побегов заразики, как рекомендовано [18]. К устойчивым относили растения на корнях, которых было обнаружено пять и меньше клубеньков заразики. Для определения степени поражения подсчитыва-

ли среднее количество клубеньков заразики на одно пораженное растение. Математическую обработку проводили с использованием χ^2 -критерия соответствия фактических расщеплений теоретически ожидаемым при дигибридных скрещиваниях [19].

Результаты и обсуждение. В предыдущих исследованиях нами было получено семь гетерозиготных поколений F₁ и F₂ от попарного скрещивания устойчивых линий друг с другом: RG × RGP1, RG × RGM, RG × RGL1, RG × RGB, RGM × RGL1, RGB × RGL1, RGP2 × RGL2, и показано, что гены устойчивости могут быть аллельными [20]. В данном исследовании было получено еще 13 комбинаций скрещивания для завершения теста на аллелизм. Перед проведением теста линии были предварительно оценены на пораженность расой G заразики. В основном линии поражались заразику в малой степени (пять и менее клубеньков заразики на одно растение подсолнечника) или не поражались совсем [20]. Растения подсолнечника с небольшим числом особей заразики на корнях условно могут быть отнесены к резистентным [14; 18].

Как было сказано выше, в ходе проведения теста на аллелизм генов устойчивости были получены 13 гетерозиготных семей F₁ и F₂ от попарного скрещивания устойчивых линий друг с другом (табл. 1). На устойчивость к расе G заразики было оценено от 11 до 33 растений каждой комбинации F₁. Результаты поражения гибридных растений подсолнечника представлены в таблице 1.

Количество клубеньков на пораженное растение не превышало пять.

Среди испытанных 13 комбинаций не было ни одной, не пораженной заразику. Наименьший процент пораженных растений показали комбинации RG × RGL2 и RG × RGP2 – 9 и 7 соответственно. Гибридная комбинация RGP1 × RGP2 показала наибольший процент пораженных растений – 63. Но несмотря на такие

различия количеств пораженных растений в испытываемой выборке, степень поражения была небольшой у всех гибридных комбинаций – от 1,0 до 1,8 (табл. 1). Таким образом, первое поколение гибридов является устойчивым, с неполным доминированием резистентности.

Таблица 1

Поражение расой G возбудителя растений подсолнечника 13 гибридных комбинаций F₁ от попарного скрещивания устойчивых линий

Гибридная комбинация	Количество растений, шт.			Поражено растений, %	Степень поражения, шт.
	всего	непораженных	пораженных		
RGL2 × RGB	28	21	7	25	1,8
RGL2 × RGP1	15	7	8	53	1,5
RGL1 × RGL2	11	6	5	45	1,0
RGL1 × RGP2	14	6	8	57	1,8
RGP1 × RGB	29	13	16	55	1,5
RGP1 × RGP2	33	12	21	63	1,4
RGP2 × RGB	27	16	11	40	1,0
RGL1 × RGP1	28	14	14	50	1,5
RG × RGL2	21	19	2	9	1,0
RG × RGP2	13	12	1	7	1,0
RGM × RGL2	29	20	9	31	1,1
RGM × RGP1	16	9	7	44	1,1
RGM × RGP2	11	9	3	27	1
Контроль	10	0	100	100	87

*Степень поражения – среднее количество клубеньков возбудителя на пораженное растение

Для определения идентичности генов устойчивости у данных комбинаций были получены и проанализированы потомства F₂ от данных гибридов (табл. 2, 3). В таблице 2 представлены результаты поражения расой G возбудителя растений подсолнечника 13 гибридных комбинаций F₂ от попарного скрещивания устойчивых линий. Не было обнаружено комбинаций без поражения возбудителем. Но количество восприимчивых растений, то есть с количеством клубеньков паразита на корнях больше пяти, не превышало восьми растений. Исключением явилась комбинация скрещивания F₂ (RGL1 × RGP1), у которой количество восприимчивых растений составило 15. В общем степень поражения растений особями паразита была небольшой – от 1,0 до 3,4.

Таблица 2

Поражение расой G возбудителя растений подсолнечника 13 гибридных комбинаций F₂ от попарного скрещивания устойчивых линий

Гибридная комбинация	Количество растений, шт.				Степень поражения, шт.
	всего	непораженных	пораженных, с количеством клубеньков		
			5 и меньше	больше 5	
RGL2 × RGB	304	261	43	0	2,3
RGL2 × RGP1	369	225	143	1	1,8
RGL1 × RGL2	363	283	79	1	1,6
RGL1 × RGP2	420	224	188	8	3,5
RGP1 × RGB	380	181	196	3	2,3
RGP1 × RGP2	285	185	99	1	1,6
RGP2 × RGB	395	312	83	1	2,0
RGL1 × RGP1	375	115	245	15	3,4
RG × RGL2	205	153	52	0	1,1
RG × RGP2	262	165	96	1	1,9
RGM × RGL2	94	74	20	0	1,2
RGM × RGP1	7	4	3	0	1,0
RGM × RGP2	10	7	3	0	1,0
Контроль	10	0	10	100	79,0

Количество растений у гибридов F₂ (RGM × RGP1) и F₂ (RGM × RGP2) было слишком мало для расчёта χ^2 -критерия соответствия фактических расщеплений теоретически ожидаемым при дигибридных скрещиваниях (7 и 10 соответственно), поэтому они были исключены из дальнейшего анализа. Для потомств остальных 11 гибридов был рассчитан χ^2 -критерий (табл. 3).

Таблица 3

Анализ идентичности генов устойчивости к расе G возбудителя в F₂ при попарном скрещивании устойчивых линий подсолнечника

Комбинация скрещивания	Всего растений, шт.	Количество растений, шт.		Ожидаемое соотношение	χ^2	df	P
		устойчивых	восприимчивых				
RGL2 × RGB	304	304	0	15 : 1			
RGL2 × RGP1	369	368	1	15 : 1	22,5	1	<0,05
RGL1 × RGL2	363	362	1	15 : 1	21,9	1	<0,05
RGL1 × RGP2	420	412	8	15 : 1	13,5	1	<0,05
RGP1 × RGB	380	377	3	15 : 1	21,9	1	<0,05
RGP1 × RGP2	285	284	1	15 : 1	16,9	1	<0,05
RGP2 × RGB	395	394	1	15 : 1	24,5	1	<0,05
RGL1 × RGP1	375	360	15	15 : 1	3,2	1	0,10–0,05
RG × RGL2	205	205	0	15 : 1			
RG × RGP2	262	261	1	15 : 1	15,6	1	<0,05
RGM × RGL2	94	94	0	15 : 1			

Ожидаемое теоретическое расщепление в F_2 при дигибридных скрещиваниях, при условии, что оба гена доминантные, независимо наследуемые и не аллельные, 15 устойчивых к 1 восприимчивому [19]. Для восьми комбинаций было обнаружено два фенотипических класса. Для остальных трех комбинаций скрещивания (RGL2 \times RGB), (RG \times RGL2), (RGM \times RGL2) в потомстве F_2 расщепления обнаружено не было, и χ^2 для таких комбинаций не считается. Для комбинации F_2 (RGL1 \times RGP1) фактически наблюдаемое расщепление соответствовало теоретически ожидаемой модели 15 : 1. Величина χ^2 находилась в пределах от 0,32 до 0,69, что подтверждает гипотезу о контроле устойчивости у каждой из изучаемых линий неаллельными генами с вероятностью 0,10–0,05. Для остальных семи комбинаций значения χ^2 были больше допустимых при вероятности 0,05, что указывает на то, что гены устойчивости к расе G зарази у данных линий являются идентичными.

Линии с предположительно неаллельными генами устойчивости RGL1 и RGP1 в скрещиваниях с другими линиями показали отсутствие расщепления в F_2 . Следовательно, RGL1 и RGP1 тоже обладают идентичным геном, несмотря на достоверность гипотезы о неаллельности их генов устойчивости. В предыдущем исследовании для F_2 (RGM \times RGL1) и F_2 (RGB \times RGL1) была подтверждена гипотеза о контроле устойчивости у каждой из изучаемых линий неаллельными генами с вероятностью от 0,3 до 0,7 [20]. Но отсутствие расщепления в скрещиваниях с одной и той же линией RG позволило предположить, что линии RGM с RGL1 и RGB с RGL1 обладают идентичным геном. В той же работе нами приведены и различные гипотезы, объясняющие искажение фенотипического проявления признака в различных комбинациях скрещиваний: линии могут иметь один и тот же локус устойчивости, но, возможно, с разными аллелями; дополнительные

QTL с незначительным влиянием на устойчивость к расе G зарази могут влиять на искажение фенотипического проявления признака в различных комбинациях скрещиваний из-за различного генетического окружения гена устойчивости; возможно неправильное определение фенотипов растений как восприимчивых, поскольку классы восприимчивых и устойчивых растений определены условно; вероятно присутствие единичных, более вирулентных биотипов, чем раса G, зарази среди семян паразита, используемых для создания инфекционного фона. Такие биотипы могут единично поражать линии, устойчивые к расе G [20].

Выводы. Таким образом, в результате проведенного теста на аллелизм доминантных генов устойчивости к расе G зарази у линий подсолнечника селекции ВНИИМК (RG, RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2, RGM) в 11 комбинациях скрещиваний подтверждена их идентичность.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Администрации Краснодарского края, грант №19-44-230025.

Список литературы

1. Kostenkova E.V., Bushnev A.S., Vasilko V.P. The study of *Helianthus annuus* L. of domestic breeding in arid Crimea // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2019. – V. 341 (1). – P. №012011.
2. Molinero-Ruiz L., Delavault P., Pérez-Vich B., Pacureanu-Joita M., Bulos M., Altieri E., Domínguez J. History of the race structure of *Orobanche cumana* and the breeding of sunflower for resistance to this parasitic weed // A review: Spanish Journal of Agricultural Research. – 2015. – V. 13 (4). – P. e10R01. DOI: <http://dx.doi.org/10.5424/sjar/2015134-8080>.
3. Cvejić S., Radanović A., Dedić B., Jocković M., Jocić S., Miladinović D. Genetic and genomic tools in sunflower breeding for broomrape resistance // Genes. – 2020. – V. 11, Is. 152. doi. [org/10.3390/genes11020152](http://dx.doi.org/10.3390/genes11020152).
4. Kaya Y. Current situation of sunflower broomrape around the world // In Proceedings of the 3rd International Symposium on Broomrape (*Orobanche spp.*) in Sunflower, Cordoba, Spain, June 3–6, 2014. – P. 9–18.

5. Duca M., Clapco S., Nedea M., Dencicov L. Influence of environmental conditions on the virulence and distribution of *Orobanche cumana* Wallr. in the Republic of Moldova // OCL. – 2019. – V. 26. – No. 3. – 10 p. <https://doi.org/10.1051/ocl/2018049>.

6. Maklik E., Kyrychenko V.V., Pacureanu M.J. Race composition and phenology of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in Ukraine // In: Proceedings of the 4th International Symposium on Broomrape in Sunflower, Bucharest, Romania, July 2–4, 2018. – P. 67–78.

7. Антонова Т.С., Арасланова Н.М., Путинова Ю.В. Расовая принадлежность семян заразихи (*Orobanche cumana* Wallr.), собранных на полях разных регионов РФ в 2019 году // Аграрная наука. – 2020. – Т. 6. – С. 62–65. DOI: 10.32634/0869-8155-2020-339-6-62-65.

8. Perez-Vich B., Perez-Vich B., Velasco L., Rich P.J., Ejeta G. Marker-assisted and physiology-based breeding for resistance to root parasitic *Orobanchaceae* // In: Parasitic *Orobanchaceae*. – Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2013. – P. 369–391.

9. Velasco L., Perez-Vich B., Yassein A.A., Jan C.C., Fernandez-Martinez J.M. Inheritance of resistance to sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in an interspecific cross between *Helianthus annuus* and *Helianthus debilis* subsp. *Tardiflorus* // Plant Breed. – 2012. – Vol. 131. – P. 220–221. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2011.01915.x>.

10. Imerovski I., Dimitrijević A., Miladinović D., Dedić B., Jocić S., Tubić N.K., Cvejić S. Mapping of a new gene for resistance to broomrape races higher than F // Euphytica. – 2016. – V. 209. – P. 281–289. DOI: 10.1007/s10681-015-1597-7.

11. Imerovski I., Dedić B., Cvejić S., Miladinović D., Jocić S., Owens G.L., Tubić N.K., Rieseberg L.H. BSA-seq mapping reveals major QTL for broomrape resistance in four sunflower lines // Mol. Breeding. – 2019. – Vol. 39. – 41 p. <https://doi.org/10.1007/s11032-019-0948-9>.

12. Антонова Т.С., Арасланова Н.М., Стрельников Е.А., Гучетль С.З., Челюстникова Т.А. Скрининг образцов культурного и дикорастущего подсолнечника на устойчивость к расе G (*Orobanche cumana* Wallr.), распространяющейся на юге России // Наука Кубани. – 2016. – № 3. – С. 4–12.

13. Гучетль С.З., Арасланова Н.М., Антонова Т.С., Челюстникова Т.А., Путинова Ю.В. Генетический анализ устойчивости к расе G *Orobanche cumana* Wallr. в F₂ и BC₁ линий подсолнечника RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2 // Масличные культуры. – 2019. – Вып. 4 (180). – С. 23–28.

14. Boyd L.A., Ridout C., O'Sullivan D.M., Leach J.E., Leung H. Plant–pathogen interactions: Disease resistance in modern agriculture // Trend Genet. –

2013. – V. 29. – P. 233–240. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2012.10.011>

15. Демури Я.Н., Савченко В.Д., Борисенко О.М. [и др.]. Заразихоустойчивый гибрид подсолнечника Тайзар // Масличные культуры. – 2020. – Вып. 4 (184). – С. 87–90. DOI: 10.25230/2412-608X-2020-4-184-87-90.

16. Croll D., Laine A. What the population genetic structures of host and pathogen tell us about disease evolution // New Phytologist. – 2016. – Vol. 212. – Is. 3. – P. 537–539. <https://doi.org/10.1111/nph.14203>.

17. Панченко А.Я. Ранняя диагностика заразихоустойчивости при селекции и улучшающем семеноводстве подсолнечника // Вестник с.-х. науки. – 1975. – Вып. 2. – P. 107–115.

18. Aćimović M. Physiological races of *Orobanche cumana* Wallr. on sunflowers in Yugoslavia // In: Proc. of the 9-th Intern. Sunflower Conference. – 1980. – 1. – P. 162–165.

19. Гостимский С.А., Синюшин А.А., Хартина Г.А. Генетический анализ у растений. – М.: МАКС Пресс, 2015. – 68 с.

20. Гучетль С.З., Арасланова Н.М., Антонова Т.С., Челюстникова Т.А., Путинова Ю.В. Идентичность генов устойчивости к расе G заразихи у некоторых линий подсолнечника // Вестник российской сельскохозяйственной науки. – 2020. – Т. 6. – С. 45–49. DOI: 10.30850/vrsn/2020/6/45-49.

References

1. Kostenkova E.V., Bushnev A.S., Vasilko V.P. The study of *Helianthus annuus* L. of domestic breeding in arid Crimea // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2019. – V. 341 (1). – P. №012011.

2. Molinero-Ruiz L., Delavault P., Pérez-Vich B., Pacureanu-Joita M., Bulos M., Altieri E., Domínguez J. History of the race structure of *Orobanche cumana* and the breeding of sunflower for resistance to this parasitic weed // A review: Spanish Journal of Agricultural Research. – 2015. – V. 13 (4). – P. e10R01. DOI: <http://dx.doi.org/10.5424/sjar/2015134-8080>.

3. Cvejić S., Radanović A., Dedić B., Jocković M., Jocić S., Miladinović D. Genetic and genomic tools in sunflower breeding for broomrape resistance // Genes. – 2020. – V. 11, Is. 152. doi.org/10.3390/genes11020152.

4. Kaya Y. Current situation of sunflower broomrape around the world // In Proceedings of the 3rd International Symposium on Broomrape (*Orobanche spp.*) in Sunflower, Cordoba, Spain, June 3–6, 2014. – P. 9–18.

5. Duca M., Clapco S., Nedea M., Dencicov L. Influence of environmental conditions on the virulence and distribution of *Orobanche cumana* Wallr. in the Republic of Moldova // OCL. – 2019. – V. 26. – No. 3. – 10 p. <https://doi.org/10.1051/ocl/2018049>.

6. Maklik E., Kyrychenko V.V., Pacureanu M.J. Race composition and phenology of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in Ukraine // In: Proceedings of the 4th International Symposium on Broomrape in Sunflower, Bucharest, Romania, July 2–4, 2018. – P. 67–78.

7. Antonova T.S., Araslanova N.M., Pitinova Yu.V. Rasovaya prinadlezhnost' semyan zarazikhi (*Orobanche cumana* Wallr.), sobrannykh na polyakh raznykh regionov RF v 2019 godu // Agrarnaya nauka. – 2020. – T. 6. – S. 62–65. DOI: 10.32634/0869-8155-2020-339-6-62-65.

8. Perez-Vich B., Perez-Vich B., Velasco L., Rich P.J., Ejeta G. Marker-assisted and physiology-based breeding for resistance to root parasitic *Orobanchaceae* // In: Parasitic *Orobanchaceae*. – Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2013. – P. 369–391.

9. Velasco L., Perez-Vich B., Yassein A.A., Jan C.C., Fernandez-Martinez J.M. Inheritance of resistance to sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in an interspecific cross between *Helianthus annuus* and *Helianthus debilis* subsp. *Tardiflorus* // Plant Breed. – 2012. – Vol. 131. – P. 220–221. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2011.01915.x>.

10. Imerovski I., Dimitrijević A., Miladinović D., Dedić B., Jocić S., Tubić N.K., Cvejić S. Mapping of a new gene for resistance to broomrape races higher than F // Euphytica. – 2016. – V. 209. – P. 281–289. DOI: 10.1007/s10681-015-1597-7.

11. Imerovski I., Dedić B., Cvejić S., Miladinović D., Jocić S., Owens G.L., Tubić N.K., Rieseberg L.H. BSA-seq mapping reveals major QTL for broomrape resistance in four sunflower lines // Mol. Breeding. – 2019. – Vol. 39. – 41 p. <https://doi.org/10.1007/s11032-019-0948-9>.

12. Antonova T.S., Araslanova N.M., Strelnikov E.A., Guchetl' S.Z., Chelyustnicova T.A. Scrining obrazcov kulturnogo i dicorastushego podsolnechnica na ustoichivost k race G zarazichi (*Orobanche cumana* Wallr.), rasprostranyayushejsya na yuge Rossii // Nauka Kubani. – 2016. – No 3. – S. 4–12.

13. Guchetl' S.Z., Araslanova N.M., Antonova T.S., Chelyustnikova T.A., Pitinova Yu.V. Geneticheskij analiz ustoychivosti k rase G *Orobanche cumana* Wallr. v F2 i VS1 liniy podsolnechnica RGP1, RGP2, RGV, RGL1, RGL2 // Maslichnye kul'tury. – 2019. – Vyp. 4 (180). – S. 23–28.

14. Boyd L.A., Ridout C., O'Sullivan D.M., Leach J.E., Leung H. Plant–pathogen interactions: Disease resistance in modern agriculture // Trend Genet. – 2013. – V. 29. – P. 233–240. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2012.10.011>

15. Demurin Ya.N., Savchenko V.D., Borisenko O.M. [i dr.]. Zarazikhoustoychivyy gibrigid podsolnechnica Tayzar // Maslichnye kul'tury. –

2020. – Vyp. 4 (184). – S. 87–90. DOI: 10.25230/2412-608X-2020-4-184-87-90.

16. Croll D., Laine A. What the population genetic structures of host and pathogen tell us about disease evolution // New Phytologist. – 2016. – Vol. 212. – Is. 3. – P. 537–539. <https://doi.org/10.1111/nph.14203>.

17. Panchenko A.Ya. Rannyaya diagnostika zarazikhoustoychivosti pri selektsii i uluchshayushchem semenovodstve podsolnechnica // Vestnik s.-kh. nauki. – 1975. – Vyp. 2. – P. 107–115.

18. Ačimović M. Physiological races of *Orobanche cumana* Wallr. on sunflowers in Yugoslavia // In: Proc. of the 9-th Intern. Sunflower Conference. – 1980. – 1. – P. 162–165.

19. Gostimskiy S.A., Sinyushin A.A., Khartina G.A. Geneticheskij analiz u rasteniy. – M.: MAKSPress, 2015. – 68 s.

20. Guchetl' S.Z., Araslanova N.M., Antonova T.S., Chelyustnikova T.A., Pitinova Yu.V. Identichnost' genov ustoychivosti k rase G zarazikhi u nekotorykh liniy podsolnechnica // Vestnik rossiyskoy sel'skokhozyaystvennoy nauki. – 2020. – T. 6. – S. 45–49. DOI: 10.30850/vrsn/2020/6/45-49.

Сведения об авторах:

С.З. Гучетль, зав. лаб. молекулярно-генетических исследований, вед. науч. сотр., канд. биол. наук

Т.С. Антонова, зав. лаб. иммунитета, глав. науч. сотр., д-р биол. наук

Н.М. Арасланова, вед. науч. сотр. лаб. иммунитета, канд. с.-х. наук

Т.А. Челюстникова, аналитик лаб. молекулярно-генетических исследований

Ю.В. Питинова, аналитик лаб. иммунитета

Получено/Received

09.06.2021

Получено после рецензии/Manuscript peer-reviewed

03.09.2021

Получено после доработки/Manuscript revised

06.09.2021

Принято/Accepted

15.10.2021

Manuscript on-line