**Сравнение двух методов
искусственного заражения
растений подсолнечника
возбудителем фомоза
Phoma macdonaldii
в условиях теплицы**

С.Л. Саукова,

кандидат биологических наук

Т.С. Антонова,

доктор биологических наук

Н.М. Арасланова,

кандидат сельскохозяйственных наук

М.В. Ивсбор,

кандидат сельскохозяйственных наук

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

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

Тел.: (861) 2758653

E-mail: saukova-s@mail.ru

Для цитирования: Саукова С.Л., Антонова Т.С., Арасланова Н.М., Ивсбор М.В. Сравнение двух методов искусственного заражения растений подсолнечника возбудителем фомоза *Phoma macdonaldii* в условиях теплицы // Масличные культуры. – 2019. – Вып. 1 (177). – С. 92–98.

Ключевые слова: подсолнечник, фомоз, *Phoma macdonaldii*, мицелий, пикнида, пикноспоры, агрессивность, искусственная инокуляция, суспензия.

В течение 2017 г. были собраны пораженные фомозом стебли подсолнечника в селекционном питомнике ВНИИМК, на поле Армавирской опытной станции ВНИИМК, в Красногвардейском районе Ставропольского края и семена подсолнечника в Волгоградской области. Выделены моноспоровые культуры возбудителя болезни *Phoma macdonaldii* Boerema на среду овсяный агар (ОА). Определена агрессивность выделенных изолятов по семядольным листьям и фрагментам гипокотилей подсолнечника гибрида Альтаир. Наиболее агрессивными были изоляты № 19, собранный на селекционном поле ВНИИМК, и № 20 – из Красногвардейского района Ставропольского края. Испытаны два метода искусственного заражения растений подсолнечника в фазе первой пары настоящих листьев в основании листового черешка изолятами *Phoma macdonaldii* в условиях

теплицы: первый – введением 0,2 мл суспензии спор гриба уколом шприца; второй – прикладыванием кусочков агара с мицелием, пикнидами и пикноспорами. Представлены иллюстрации внешних симптомов поражения возбудителем фомоза растений подсолнечника по каждому методу заражения. Полученные результаты показали, что необходимо использовать оба способа заражения и путём сопоставления результатов по баллам поражения отбирать генотипы, проявляющие сопротивление как внешних, так и внутренних тканей.

UDC 633.854.78:632.4:631.522

Comparison of two methods of artificial inoculation of sunflower plants by pathogen of *Phoma macdonaldii* in greenhouse.

S.L. Saukova, PhD in biology

T.S. Antonova, doctor of biology

N.M. Araslanova, PhD in agriculture

M.V. Ibebor, PhD in agriculture

All-Russian Research Institute of Oil Crops by Pustovoi V.S. (VNIIMK)

17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

Tel.: (861) 2758653

E-mail: saukova-s@mail.ru

Key words: sunflower, *Phoma macdonaldii*, mycelium, pycnidium, pycnospore, aggressiveness, artificial inoculation, suspension.

During 2017, we had selected sunflower stems infected with Phoma rot in a breeding nursery of the All-Russian Research Institute of Oil Crops by Pustovoi V.S. (VNIIMK, Krasnodar), on field of the Armavirskaya experimental station (Krasnodar region), in Krasnogvardeysky district of the Stavropol region and sunflower seeds in the Volgograd region. We allocated monosporous cultures of disease pathogen *Phoma macdonaldii* Boerema on a medium oat agar. We determined aggressiveness of separated isolates on cotyledons leaves and hypocotyls fragments of sunflower hybrid Altair. The most aggressive isolates are: isolate No 19 collected in breeding field of VNIIMK (Krasnodar) and No 20 – from Krasnogvardeysky district of the Stavropol region. We tested two methods of artificial inoculation of sunflower plants in bottom of petiole in a phase of first pair of true leaves with isolates *Phoma macdonaldii* in greenhouse conditions: first one – introduction of 0.2 ml of a spore suspension by jab; second one – application of agar parts with mycelium, pycnidium and pycnospores. We presented the pictures of external symptoms of Phoma rot infection on sunflower plants for each methods of inoculation. Our results certifies it is

necessary to use both inoculation methods and comparing the infection grades to select genotypes having resistance to this disease both on external and internal tissues.

Введение. Фомоз, или черная стеблевая пятнистость (возбудитель *Phoma macdonaldii* Boerema), входит в число наиболее распространенных болезней подсолнечника во всем мире [1; 2]. Инфицированию подвержены все органы растения подсолнечника всех фенологических стадий [3]. При поражении фомозом на стебле и корне появляются пятна черного цвета, четко ограниченные от живых тканей [4]. На стебле пятна имеют округлую или овальную форму и обычно достигают 5–15 см в длину, со временем пятно опоясывает стебель [5]. Гриб обычно развивается в тканях коры стебля. Однако в более поздний период вегетации подсолнечника наблюдаются симптомы болезни и в сердцевине, которые могут привести к задержке роста, уменьшению диаметра стебля, в результате чего растения имеют более короткий период вегетации [6]. Инфекция корневой шейки и корневой системы может приводить к симптомам, часто называемым преждевременным созреванием, и потери урожая могут достигать 0,7 и 1,3 т/га [7–11]. Кроме того, гриб можно найти в семенах подсолнечника [12; 13].

В России в 1976 г. исследователями ВНИИМК были разработаны и усовершенствованы методы искусственного заражения растений подсолнечника при селекции на иммунитет к фомозу для полевых и тепличных условий. В условиях теплицы способ искусственного заражения состоял в том, что растения в фазе первой пары настоящих листьев опрыскивались суспензией спор гриба [14]. В лаборатории иммунитета и электрофореза (2002 г.) разработана методика заражения фомопсисом растений подсолнечника в фазе бутонизации путем внесения в разрез основания листового черешка искусственно инфицированных стерильных фрагментов стеблей подсолнечника с последующим дождеванием в утренние и вечерние часы на протяжении фаз цветения и созревания в открытом грунте. Эта методика показала свою эффективность для селекции устойчивых к фомопсису форм подсолнечника [15].

Во Франции в 2000 г. Roustaee с соавторами [16–18] была описана методика внесения стерильной иглой инфекционного начала

возбудителя фомоза в основание прикрепления листового черешка к стеблю растений подсолнечника в фазе первой пары настоящих листьев в условиях теплицы, благодаря которой идентифицированы толерантные генотипы, хотя полная устойчивость не была обнаружена. Различные уровни сопротивления были обнаружены среди культурных и диких форм подсолнечника [19; 20]. В Аргентине указанная выше методика применялась для изучения патогенной вариабельности между изолятами *Phoma macdonaldii* из разных агроклиматических зон возделывания подсолнечника [21]. В 2010 г. Seassau с соавторами [22] проводили ряд опытов по инокулированию стебля растений подсолнечника суспензией мицелия и пикноспор гриба *P. macdonaldii* разной концентрации (1×10^3 – 1×10^6 спор/мл) и сделали вывод, что наиболее высокий уровень концентрации может быть применен для скрининга генотипов на устойчивость к фомозу.

Целью нашей работы являлось сравнение известных методов заражения растений подсолнечника, для выбора наиболее подходящего при инокуляции возбудителем фомоза в условиях теплицы.

Материалы и методы. В качестве инфекционного начала использовали пораженные фомозом фрагменты стеблей подсолнечника, которые были собраны в селекционном питомнике ВНИИМК, на полях Армавирской опытной станции ВНИИМК, в Красногвардейском районе Ставропольского края, а также семена из Волгоградской области. Выделение возбудителя болезни *Phoma macdonaldii* осуществляли в соответствии с общепринятыми методиками [23]. Идентификацию видовой принадлежности проводили по систематике Boerema et al., 2004 [24].

Агрессивность изолятов определяли следующим образом: в чашки Петри (диаметр 90 мм) на питательную среду – овсяный агар (ОА) – высевали моноспоровые культуры *P. macdonaldii*, которые выращивали в термостате при температуре 25 °С. На 14-дневные колонии моноспоровых культур каждого изолята раскладывали семядольные листья и фрагменты гипокотилия 10-дневных растений подсолнечника гибрида Альтаир. Опыт закладывали в двух повторностях по 10 штук семядольных листьев и фрагментов гипокотилия одинакового размера (1 см) в каждой чашке

Петри. Контроль – семядольные листья и фрагменты гипокотилия раскладывали на стерильную питательную среду. Степень поражения (процент поражённой поверхности) учитывали на третьи сутки культивирования.

Опыты по искусственному заражению растений подсолнечника закладывались в зимний период в условиях теплицы, где контролировались условия выращивания и заражения растений. Посев семян подсолнечника осуществляли в металлические короба размером $2,5 \times 0,7$ м, наполненные песком и просеянным черноземом в соотношении 1 : 2. Схема опыта включала сорт ВНИИМК 8883, линию ВК-653 и гибрид Альтаир, повторность 3-кратная, в одной повторности 40 растений. Растения подсолнечника выращивали при переменной температуре 25–30 °С днём и 25 °С ночью (16-часовой фотопериод) при освещении лампами 20 тыс. люкс. Полив проводили ежедневно проточной водой из шланга по мере высыхания почвы. Мицелий гриба *P. macdonaldii* выращивали в чашках Петри в течение двух недель на среде ОА. Для заражения были взяты два наиболее агрессивных изолята (№ 19 и № 20) возбудителя фомоза. Заражение растений подсолнечника проводили в фазе второй пары настоящих листьев.

Растения подсолнечника инокулировали двумя методами. Первый – в основание листового черешка первой пары настоящих листьев вводили уколом шприца по 0,2 мл суспензию гриба *P. macdonaldii*, которую получали путем смыва кисточкой в стерильную воду мицелия и пикнид с пикноспорами, выращенных на ОА в чашках Петри. Суспензию настаивали в течение часа, чтобы произошел выход пикноспор из пикнид. Концентрация суспензии составила 1×10^6 спор/мл, её определяли с помощью камеры Горяева. Контроль – растения, зараженные стерильной водой.

Второй метод состоял в прикладывании в основание листовых черешков первой пары настоящих листьев (без их травмирования) одинаковых по размеру агаровых высечек колоний гриба с мицелием, пикнидами и вышедшими пикноспорами (1×1 см), что приближало процесс заражения к естественному протеканию его в природе. В контрольном варианте прикладывали высечки стерильной среды ОА.

В обоих вариантах участок инокуляции покрывали влажной ватой, а сверху – фоль-

гой, для меньшего испарения влаги. Вату смачивали ежедневно в течение одной недели. После снятия ваты и фольги, растения подсолнечника увлажняли путем опрыскивания стерильной водой один раз в день. Вода какой-то период времени сохранялась в бороздках черешка и могла способствовать успешному заражению фомозом. Растения подсолнечника выращивали до фазы бутонизации, учет проводили на 30-й день после заражения.

Процент пораженных стеблей и степень их поражения учитывали по разработанной нами 5-балльной шкале:

0 балл – нет некроза на стебле, зеленый лист;

1 балл – некроз на стебле до 0,3 см, лист засох, но оставался на стебле;

2 балл – некроз на стебле (длина до 1 см);

3 балл – некроз на стебле до 2 см и появление кольцевого некроза;

4 балл – некроз на стебле более 2 см и перелом его.

Результаты и обсуждение: В течение 2017 г. были собраны пораженные фомозом семена и фрагменты стеблей подсолнечника (20 изолятов) (табл. 1) и выделены моноспоровые культуры возбудителя болезни *Phoma macdonaldii* Воегема на среду овсяный агар.

Таблица 1

Происхождение изолятов возбудителя фомоза подсолнечника

№ изолята	Место сбора изолятов, область край, город	Пораженный орган растения, из которого выделен изолят
1–3	Волгоградская	семена
4–7	Краснодарский (г. Краснодар) – физиологическая площадка ВНИИМК	Стебель
8	Краснодарский (АОС ВНИИМК)	-//-
9–19	Краснодарский (г. Краснодар) – селекционное поле ВНИИМК	-//-
20	Ставропольский	-//-

При определении агрессивности выделенных изолятов в чашках Петри на среде ОА первые признаки поражения фомозом семядольных листьев и фрагментов гипокотилей 10-дневных растений гибрида Альтаир появлялись через сутки в виде некрозов. Позже (7-е сутки) на некрозах образовывались пик-

ниды, которые располагались четкими концентрическими кругами, из их вместилищ массово выходили пикноспоры. Такое явление мы наблюдали и ранее при определении патогенных свойств изолятов [25].

Рисунок 1 – Агрессивность изолятов *Phoma macdonaldii* Воегема при инокуляции семядольных листьев и фрагментов гипокотилия гибрида подсолнечника Альтаир

Процент пораженной поверхности семядольных листьев и фрагментов гипокотилия учитывали на третий день от момента раскладки на колонию патогена (рис. 1). Размер некроза варьировал в зависимости от изолята. Наиболее агрессивными были изоляты № 20 (Красногвардейский район Ставропольского края) и № 19 (селекционное поле ВНИИМК). Наименьшую агрессивность показал изолят № 7 (физиологическая площадка ВНИИМК), где процент пораженной поверхности семядольных листьев и фрагментов гипокотилия гибрида Альтаир на 3-й день учета составил 8,9 и 24,4 % соответственно.

Для искусственного заражения растений подсолнечника в условиях теплицы были отобраны два наиболее агрессивных изолята *Phoma macdonaldii* №№ 19 и 20.

При первом методе заражения в основание листового черешка первой пары настоящих листьев растений подсолнечника суспензию гриба *Phoma macdonaldii* вносили уколом шприца (травмируя растения). Первые симптомы болезни появились на 4-й день от момента внесения инфекции. Патоген, проникая в ткани подсолнечника, вызывал некроз вокруг поранения, т.е. некротроф, прежде чем оккупировать какой-либо участок растения, выделял в ткань хозяина токсические продукты (фитотоксины), которые убивали клетки, расширяя некроз – плацдарм существования паразита, таким образом, он питался содержимым мертвых клеток (рис. 2 а). Появившееся некротическое пятно распространялось на черешок и лист, который со временем засы-

хал, но оставался висеть на стебле. В дальнейшем на отдельных растениях пятна неправильной формы черного цвета распространялись вдоль стебля, достигали 4,0 см и иногда окольцовывали (опоясывали) его. При сильном поражении растений подсолнечника фомозом, стебель переламывался и растение погибало, но патоген продолжал развиваться сапрофитно, это подтверждалось тем, что при закладывании пораженных стеблей подсолнечника во влажную камеру через пять дней образовывались пикниды и пикноспоры возбудителя фомоза.

Во втором методе при прикладывании высечек питательной среды ОА с мицелием гриба, пикнидами и пикноспорами (без травмирования), первые симптомы болезни появились позже – на 5-й день, и не на всех растениях разных генотипов. Более длительное проникновение факультативного сапрофита через кутикулу растения требует затраты большой энергии патогена (рис. 2 б). По литературным данным известно, что фитопатогенные грибы обладают большим набором ферментов, разрушающих углеводные полимеры, из которых построены клеточные стенки растений. Гриб, проникая в клетку, колонизирует ткань, что приводит к появлению внешних симптомов болезни [26]. Признаки поражения растений подсолнечника разными изолятами *P. macdonaldii* были сходны при обоих методах заражения.

Рисунок 2 – Симптомы поражения растений подсолнечника гибрида Альтаир (указано стрелкой) на 20-й день после искусственного заражения грибом *Phoma macdonaldii* Воег. в пазуху черешка первой пары настоящих листьев в условиях теплицы (ориг.):
а – введение суспензии мицелия, пикнид и пикноспор уколом шприца;
б – прикладывание высечек колоний гриба с мицелием, пикнидами и пикноспорами

При сравнении двух методов заражения учитывали процент растений подсолнечника

со степенью поражения 2–4 балла. Выявлялись различия между генотипами, что связано с разной силой роста и выносливостью к патогену (табл. 2, 3). На сорте ВНИИМК 8883 процент пораженных растений при инокулировании двумя изолятами № 20 и № 19 при первом методе составил 48 и 60 %, а при втором – 7 и 10 % соответственно.

Таблица 2

Поражение растений подсолнечника (%) на 30-й день после заражения инфекционным началом *Phoma macdonaldii* уколом в основание черешка первого настоящего листа

г. Краснодар, ВНИИМК, 2017 г.

Изолят возбудителя фомоза, №	Инокулированный генотип	Балл поражения				
		0	1	2	3	4
20	ВНИИМК 8883	0	52	44	4	0
	Альтаир	0	37	56	3*	4
	ВК-653	0	66	21	7(3*)	6(3*)
19	ВНИИМК 8883	0	40	42	11	7*
	Альтаир	0	20	60	14(7*)	6(3*)
	ВК-653	0	44	33	13(3*)	10(3**)
Контроль (стерильная вода)	ВНИИМК 8883	100	0	0	0	0
	Альтаир	100	0	0	0	0
	ВК-653	100	0	0	0	0

Примечание: в скобках: * – кольцевой некроз на стебле; ** – перелом стебля

Таблица 3

Поражение растений подсолнечника (%) на 30-й день после заражения без травмирования, прикладыванием инфекционного начала изолятов *Phoma macdonaldii* в основание черешка первого настоящего листа

г. Краснодар, ВНИИМК, 2017 г.

Изолят возбудителя фомоза, №	Инокулированный генотип	Балл поражения				
		0	1	2	3	4
20	ВНИИМК 8883	40	53	7	0	0
	Альтаир	40	40	0	17	3*
	ВК-653	29	42	12	13(8*)	4*
19	ВНИИМК 8883	50	40	3	7*	0
	Альтаир	37	57	0	3	3**
	ВК-653	0	50	17	12*	21(19*+2**)
Контроль (овсяный агар)	ВНИИМК 8883	100	0	0	0	0
	Альтаир	100	0	0	0	0
	ВК-653	100	0	0	0	0

Примечание: в скобках: * – кольцевой некроз на стебле; ** – перелом стебля

Стебли подсолнечника гибрида Альтаир при заражении двумя изолятами поразились на 63 и 80 % при использовании первого метода, а при втором – на 20 и 6 % соответ-

ственно. Следует отметить, что линия ВК-653 поразились сильнее, чем сорт и гибрид. Об этом можно судить по наибольшему количеству пораженных растений по каждому изоляту при обоих методах заражения. Так, в первом варианте при заражении изолятом № 20 количество пораженных растений составило 34, и 56 % – изолятом № 19, а во втором варианте – 29 и 50 % соответственно, причем при заражении изолятом № 19 в обоих случаях происходил перелом стебля.

Сравнение двух методов искусственного заражения растений подсолнечника возбудителем фомоза показало, что при заражении прикладыванием кусочка агара с мицелием, пикнидами и пикноспорами по каждому изученному генотипу значительный процент растений имеет нулевую и первую степень поражения. Это свидетельствует о том, что в этом случае выявляются толерантные растения, покровные ткани которых сопротивляются проникновению возбудителя болезни, то есть этот метод может использоваться для дифференцирования селекционного материала. Инъекция инфекционного начала гриба уколом травмирует покровные ткани черешка, тем самым способствует быстрому развитию болезни, то есть игнорирует важную степень защиты и при селекции на устойчивость такие растения не обязательно попадут в отбор. Такой метод, как единственный, не желательно использовать для селекции, его необходимо дополнить другим способом заражения.

Выводы: 1. Установлено варьирование по агрессивности 20 изолятов гриба *Phoma macdonaldii*, выделенных из пораженных растений подсолнечника на среду ОА. Наибольшую агрессивность проявили изоляты из Красногвардейского района Ставропольского края (№ 20) и селекционного поля ВНИИМК (№ 19), процент пораженной поверхности семядольных листьев и фрагментов гипокотилия восприимчивого гибрида Альтаир на 3-й день после заражения составил 86 и 91 % и 59 и 92 % соответственно по вариантам.

2. Образование репродуктивных органов возбудителя фомоза во влажной камере на погибших пораженных стеблях подтверждает, что грибок сохраняется на растительных остатках в поле после уборки подсолнечника.

3. По двум методам искусственного заражения растений трех генотипов подсолнеч-

ника: сорта ВНИИМК 8883, гибрида Альтаир, и линии ВК-653, наибольший процент пораженных растений наблюдался на линии.

4. Сравнение двух методов искусственной инокуляции двумя наиболее агрессивными изолятами гриба *Phoma macdonaldii* растений подсолнечника в тепличных условиях показало, что при испытании устойчивости к фомозу разных генотипов подсолнечника необходимо использовать оба метода заражения и путем сопоставления результатов по баллам поражения отбирать те, которые проявляют сопротивление как внешних, так и внутренних тканей.

Список литературы

1. Hua Z., Ma G. A review of sunflower disease research in China // Proceedings of the 14th International Sunflower Conference. – Beijing Shenyang, China, 10-12 June, 1996. – Vol. 2. – P. 754–759.
2. McDonald W.C. Phoma black stem of sunflower // Phytopathology. – 1964. – 54. – P. 492–493.
3. Алексеева С.П. Изучение видового состава и биологических особенностей возбудителей болезней подсолнечника в условиях Краснодарского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Краснодар, 1969. – 24 с.
4. Abou Al Fadil, Alain Jaumeau, Yves Martinez, Martina Rickauer, Grégory Dechamp-Guillaume. Characterisation of sunflower root colonisation by *Phoma macdonaldii* // Plant Pathology. – 2009. – Vol. 124. – P. 93–103.
5. Саукова С.Л., Ивебор М.В., Антонова Т.С., Арасланова Н.М. Возбудитель фомоза на вегетирующих растениях подсолнечника в Краснодарском крае // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2014. – Вып. 2 (159–160). – С. 167–172.
6. Maric A., Camprag D., Masirević S. Sunflower black stem (In Serbo-Croatian). – Nolit, Beograd, Yugoslavia, 1988. – P. 37–45.
7. Acimović M. Sunflower diseases in Europe, the United States and Australia // Helia. – 1984. – 7. – P. 45–54.
8. Gulya T.J., Woods D.M., Bell R., Mau C.Y. Diseases of sunflower in California // Plant Disease. – 1991. – 75. – P. 572–574.
9. Donald P., C. Hartman, J. Venette, G. Secor. Response of sunflowers to culture filtrates from *Phoma macdonaldii* // Phytopathology. – 1987. – 75. – P. 466–468.
10. Peres A., Lefol C. *Phoma macdonaldii* Boerema: éléments de biologie et mise au point d'une méthode de contamination artificielle en conditions contrôlées // Proceedings of the 14th Intern. Sunfl. Conf. – Beijing Shenyang, China, 10–12 June, 1996. – Vol. 2. – P. 687–693.
11. Peres A., B. Poisson & G. Drolon. Le syndrome «pieds secs» du tournesol: étude des causes et approche de la nuisibilité // AFPP - sixième conférence internationale sur les maladies des plantes. France, 6–8 December, 2000. – P. 489–495.
12. Stevan N., Maširević S., Terzić N., Dedić B. and I. Balalić. *Phoma macdonaldii* on seed and its importance in etiology of phoma black stem in sunflower // Сборник Материалов српске за природне. – № 126. – 2014. – P. 57–65.
13. Саукова С.Л., Арасланова Н.М., Антонова Т.С., Ивебор М.В. Фомоз (*Phoma macdonaldii* Boerema) в семенах подсолнечника // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. Вып. 2 (174). – 2018. – С. 107–111.
14. Пустовойт Г.В., Краснокутская О.Н., Илатовский В.П., Слюсарь Э.Л. Фитопатологические методы оценки подсолнечника при селекции на иммунитет к основным заболеваниям // Бюл. науч.-тех. информации по масличным культурам ВНИИМК. – 1976. – 1. – С. 3–8.
15. Антонова Т.С., Арасланова Н.М., Орлова С.Н., Бочкарев Н.И. Методика оценки устойчивости подсолнечника к фомопсису // I съезд микологов России. Тезисы докладов. Москва 11–12 апреля, 2002. – С. 172.
16. Roustaei A., Barrault G., Dechamp-Guillaume G., Lesigne P., Sarrafi A. Inherence of partial resistance to black stem (*Phoma macdonaldii*) in sunflower // Plant Pathology. – 2000b. – 49. – P. 396–401.
17. Dedić B., Maširević S., Miladinović D., Jocić S., Terzić S., Tančić S., Mrđa J. Screening of sunflower inbred lines tolerance to Phoma black stem // Rastenievodni Nauki. – 2012. – 6. – P. 41–44.
18. Bert P.F., Deschamp-Guillaume G., Serre F., Jouan I., Tourvieille de Labrousse D., Nicolas P., F. Vear. Comparative genetic analysis of quantitative traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Characterisation of QTL involved in resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* and *Phoma macdonaldii*. Theoretical and Applied Genetics. – 2004. – 109. – P. 865–874.
19. Darvishzadeh R., Sarrafi A. Genetic analysis of partial resistance to black stem (*Phoma macdonaldii*) in sunflower as measured by a seedling test // Plant Breeding. – 2007. – 126. – P. 334–336.
20. Darvishzadeh R., Pirzad A., Danesh Y., A. Sarrafi. The resistance response of sunflower genotypes to black stem disease under controlled conditions // Phytopathologia Mediterranea. – 2010. – 49. – P. 187–193.
21. Lazzaro N., Quiroz F., Eacande A. First report of virulence variability of *Phoma macdonaldii* in Argentina // 18th International Sunflower Conference, Mar del Plata, Argentina, February 27. – 2012. – Vol. 1. – P. 258–261.
22. Seassau C., P. Debaeke, E. Mestries and G. Dechamp-Guillaume. Evaluation of inoculation methods to reproduce sunflower premature ripening caused by *Phoma macdonaldii* // Plant Dis. – 2010b. – 94. – P. 1398–1404.
23. Наумова Н.А. Методы микологических и фитопатологических исследований. – Л.: Сельхозиздат, 1937. – 272 с.
24. Boerema G.H., De Gruyter J., Noordeloos M.E. and Hamers M.E.C. *Phoma* identification manual // In: G. Phoma sect. *Plenodomus*, CABI Publishing, UK. – P. 364–366.
25. Арасланова Н.М., Саукова С.Л., Антонова Т.С. Патогенность изолятов возбудителя фомоза для растений подсолнечника // В сб.: Инновационные исследования и разработки для научного обеспечения производства и хранения экологически безопасной сельскохозяйственной и пищевой продукции. Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., 6–26 апреля 2016 г., ФГБНУ ВНИИГТИ. – Краснодар, 2015. – С. 71–74.
26. Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.А., Джавахия В.Т. [и др.]. Общая и молекулярная фитопатология. – М.: Общество фитопатологов, 2001. – 302 с.

References

1. Hua Z., Ma G. A review of sunflower disease research in China // Proceedings of the 14th International Sunflower Conference. – Beijing Shenyang, China, 10–12 June, 1996. – Vol. 2. – P. 754–759.
2. McDonald W.C. Phoma black stem of sunflower // Phytopathology. – 1964. – 54. – R. 492–493.
3. Alekseeva S.P. Izucheniye vidovogo sostava i biologicheskikh osobennostey vzbuditeley bolezney podsolnechnika v usloviyakh Krasnodarskogo kraya: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – Krasnodar, 1969. – 24 s.
4. Abou Al Fadil, Alain Jauneau, Yves Martinez, Martina Rickauer, Grégory Dechamp-Guillaume. Characterisation of sunflower root colonisation by *Phoma macdonaldii* // Plant Pathology. – 2009. – Vol. 124. – P. 93–103.
5. Saukova S.L., Ivebor M.V., Antonova T.S., Araslanova N.M. Vzbuditel' fomoza na vegetiruyushchikh rasteniyakh podsolnechnika v Krasnodarskom krae // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK. – 2014. – Vyp. 2 (159–160). – S. 167–172.
6. Maric A., Camprag D., Masirevic S. Sunflower black stem (In Serbo-Croatian). – Nolit, Beograd, Yugoslavia, 1988. – P. 37–45.
7. Acimovic M. Sunflower diseases in Europe, the United States and Australia // Helia. – 1984. – 7. – R. 45–54.
8. Gulya T.J., Woods D.M., Bell R., Mau Cly. Diseases of sunflower in California // Plant Disease. – 1991. – 75. – R. 572–574.
9. Donald P., C. Hartman, J. Venette, G. Secor. Response of sunflowers to culture filtrates from *Phoma macdonaldii* // Phytopathology. – 1987. – 75. – R. 466–468.
10. Peres A., Lefol C. *Phoma macdonaldii* Boerema: e'lements de biologie et mise au point d'une me'thode de contamination artificielle en conditions controle'es // Proceedings of the 14th Intern. Sunfl. Conf. – Beijing Shenyang, China, 10–12 June, 1996. – Vol. 2. – R. 687–693.
11. Peres A., B. Poisson & G. Drolon. Le syndrome «pieds secs» du tournesol: étude des causes et approche de la nuisibilité // AFPP - sixième conférence internationale sur les maladies des plantes. France, 6–8 December, 2000. – R. 489–495.
12. Stevan N., Maširević S., Terzić N., Dedić B. and I. Balalić. *Phoma macdonaldii* on seed and its importance in etiology of phoma black stem in sunflower // Zbornik Matitse srpske za prirodne. – № 126. – 2014. – P. 57–65.
13. Saukova S.L., Araslanova N.M., Antonova T.S., Ivebor M.V. Fomoz (*Phoma macdonaldii* Boerema) v semenakh podsolnechnika // Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK. Vyp. 2 (174). – 2018. – S. 107–111.
14. Pustovoi G.V., Krasnokutskaya O.N., Ilatovskii V.P., Slyusar' E.L. Fitopatologicheskie metody otsenki podsolnechnika pri selektsii na immunitet k osnovnym zabolevaniyam // Byul. nauch.-tekhn. informatsii po maslichnym kul'turam VNIIMK. – 1976. – 1. – S. 3–8.
15. Antonova T.S., Araslanova N.M., Orlova S.N., Bochkarev N.I. Metodika otsenki ustoychivosti podsolnechnika k fomopsisu // I s"ezd mikologov Rossii. Tezisy dokladov. Moskva 11–12 aprelya, 2002. – S. 172.
16. Roustae A., Barrault G., Dechamp-Guillaume G., Lesigne P., Sarrafi A. Inherence of partial resistance to black stem (*Phoma macdonaldii*) in sunflower // Plant Pathology. – 2000b. – 49. – R. 396–401.
17. Dedić B., Maširević S., Miladinović D., Jocić S., Terzić S., Tančić S., Mrđa J. Screening of sunflower inbred lines tolerance to *Phoma* black stem // Rastenievodni Nauki. – 2012. – 6. – R. 41–44.
18. Bert P.F., Deschamp-Guillaume G., Serre F., Jouan I., Tourvieille de Labrouche D., Nicolas P., F. Vear. Comparative genetic analysis of quantitative traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Characterisation of QTL involved in resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* and *Phoma macdonaldii*. Theoretical and Applied Genetics. – 2004. – 109. – R. 865–874.
19. Darvishzadeh R., Sarrafi A. Genetic analysis of partial resistance to black stem (*Phoma macdonaldii*) in sunflower as measured by a seedling test // Plant Breeding. – 2007. – 126. – R. 334–336.
20. Darvishzadeh R., Pirzad A., Danesh Y., A. Saraffi. The resistance response of sunflower genotypes to black stem disease under controlled conditions // Phytopathologia Mediterranea. – 2010. – 49. – R. 187–193.
21. Lazzaro N., Quiroz F., Eacande A. First report of virulence variability of *Phoma macdonaldii* in Argentina // 18th International Sunflower Conference, Mar del Plata, Argentina, February 27. – 2012. – Vol. 1. – P. 258–261.
22. Seassau C., P. Debaeke, E. Mestries and G. Dechamp-Guillaume. Evaluation of inoculation methods to reproduce sunflower premature ripening caused by *Phoma macdonaldii* // Plant Dis. – 2010b. – 94. – R. 1398–1404.
23. Naumova N.A. Metody mikologicheskikh i fitopatologicheskikh issledovaniy. – L.: Sel'khozizdat, 1937. – 272 s.
24. Boerema G.H., De Gruyter J., Noordeloos M.E. and Hamers M.E.C. *Phoma* identification manual // In: *G Phoma* sect. *Plenodomus*, CABI Publishing, UK. – P. 364–366.
25. Araslanova N.M., Saukova S.L., Antonova T.S. Patogennost' izolyatov vzbuditeleya fomoza dlya rasteniy podsolnechnika // V sb.: Innovatsionnye issledovaniya i razrabotki dlya nauchnogo obespecheniya proizvodstva i khraneniya ekologicheskii bezopasnoi sel'skokhozyaistvennoi i pishchevoi produktsii. Mat-ly Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., 6–26 aprelya 2016 g., FGBNU VNIITL. – Krasnodar, 2015. – S. 71–74.
26. D'yakov Yu.T., Ozeretskovskaya O.A., Dzhavakhiya V.T. [i dr.]. Obshchaya i molekulyarnaya fitopatologiya. – M.: Obshchestvo fitopatologov, 2001. – 302 s.

Получено: 20.09.2018   Принято: 01.04.2019
Received: 20.09.2018   Accepted: 01.04.2019