Применение термогигрограмм в селекции подсолнечника на горизонтальную устойчивость к возбудителю ложной мучнистой росы

¹Н.Н. Голощапова,
младший научный сотрудник

²С.В. Гончаров,
доктор биологических наук

¹ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК
Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17
Тел.: (861) 275-88-65
E-mail: vniimk-vniimk@mail.ru

²ФГБОУ ВО «Кубанский ГАУ имени И.Т. Трубилина»
Россия, 350044, г. Краснодар, ул. Калинина, д. 13
Тел.: (861) 221-58-12
E-mail: goncharov.s@kubsau.ru

Для цитирования: Голощапова Н.Н., Гончаров С.В. Применение термогигрограмм в селекции подсолнечника на горизонтальную устойчивость к возбудителю ложной мучнистой росы // Масличные культуры. – 2020. – Вып. 1 (181). – С. 21–30.

Ключевые слова: ложная мучнистая роса, подсолнечник, горизонтальная устойчивость, вертикальная устойчивость.

Потенциальная продуктивность подсолнечника лимитируется целым комплексом фитопатогенов, поэтому для получения высокого урожая важно предотвращать вероятные потери. Наибольший ущерб производству подсолнечника наносят грибные болезни, из которых одной из самых вредоносных является ложная мучнистая роса (возбудитель *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni), распространенная во всех основных регионах возделывания этой культуры. Селекция подсолнечника на устойчивость к этой болезни – один из самых надежных и эффективных методов борьбы с ней. Концентрация современных селекционных программ на расоспецифической (вертикальной) устойчивости ведет к стимуляции расообразовательного процесса у

возбудителя болезни и, как следствие, к постоянному поиску и внедрению новых генов устойчивости. Поэтому важным дополнением к ней должна стать селекция на горизонтальную (расоспецифическую) устойчивость. Цель нашей работы заключалась в изучении влияния сочетания погодных условий на распространение ложной мучнистой росы на подсолнечнике с применением термогигрограмм. Исследования проводили в 2016–2019 гг. на ЦЭБ ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК (г. Краснодар). Материалом для исследования служила коллекция инбредных линий подсолнечника лаборатории селекции гибридного подсолнечника ВНИИМК. Каждую линию высевали на двухрядных делянках в двукратной повторности рендомизированными блоками. Учеты поражаемости растений болезнью проводили визуально на естественном фоне в фазе полных всходов и в фазе цветения. Показано, что уровень горизонтальной устойчивости подсолнечника к ложной мучнистой росе в сравнении с вертикальной устойчивостью значительно ниже, зависит от инфекционной нагрузки и подвержен сильному влиянию внешних условий. Отбор растений с отсутствием признаков проявления ложной мучнистой росы при благоприятных условиях для развития патогена позволяет надежно выделять материал с высокой горизонтальной устойчивостью.

UDC 633.854.78: 631.527:551

Thermogigrogramm application in sunflower breeding for horizontal resistance to downy mildew.

¹Goloschapova N.N., junior researcher

²Goncharov S.V., doctor of biology

¹ V.S. Pustovoi All-Russian Research Institute of Oil Crops (VNIIMK)
17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia
Tel.: (861) 275-88-65
E-mail: vniimk@vniimk.ru

²Kuban State Agricultural University
13, Kalinina str., Krasnodar, 350044, Russia
Tel.: (861) 221-58-12
E-mail: goncharov.s@kubsau.ru

Key words: downy mildew, sunflower, horizontal resistance, vertical resistance.

Sunflower potential productivity is limited by a whole complex of pathogens, so it is very important to prevent possible loss of the future yield. Fungal diseases cause biggest damage to the sunflower production and downy mildew (caused by *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni) is one of the most important among them. It is spread in all main world areas of sun-

flower production. Breeding for resistance to downy mildew is one of the most reliable and effective methods to control it. Concentration of modern breeding programs on vertical (race-specific) resistance leads to stimulation of race-developing process in the pathogen's population and, as a result to consistent search and introduction of new resistance genes. So breeding for horizontal (race-non-specific) resistance should become an important addition. The aim of our work was to study influence of combination of meteorological conditions on the downy mildew distribution on sunflower by means of thermogigrograms. Researches were conducted on the fields of V.S. Pustovoi All-Russian Research Institute of Oil Crops (VNIIMK) (Krasnodar) from 2016 till 2019. Collection of sunflower inbred lines developed in the VNIIMK laboratory of hybrid sunflower breeding was used as a material. Each line was planted in two-row plot by randomized blocks with two replications. Accounting of downy mildew damaged plants was made by visual inspection on the natural level of infection at the emergency and flowering stages. It was shown that the level of sunflower horizontal resistance to downy mildew is significantly less in comparison with the vertical resistance, depends on infectious load and is influenced by the environmental conditions. Selection of plants without any symptoms of downy mildew allows breeder to reliably identify the material with high level of horizontal resistance under the favorable for the pathogen development conditions.

Введение. Возможный потенциал продуктивности подсолнечника может лимитироваться целым комплексом фитопатогенов, поэтому для получения высокого урожая важно предотвращать вероятные потери. Из паразитирующих на подсолнечнике многочисленных вредоносных объектов наибольший вред наносят грибные болезни [1; 2]. Наиболее опасной из них является ложная мучнистая роса (возбудитель *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni), которая распространена во всех основных регионах возделывания подсолнечника [1; 3; 4].

Решение проблемы, касающейся защиты подсолнечника от этой болезни, связано с использованием существующих методов борьбы с возбудителем, но для селекционера создание устойчивых к патогену генотипов является одним из наиболее надежных и экономически выгодных методов.

Остальные методы, такие как агротехнический, химический, биологический, не относятся к сфере его прямого влияния [5].

Селекция подсолнечника на вертикальную устойчивость к ложной мучнистой росе в настоящее время является одним из приоритетных направлений, несмотря на то, что после продолжительного периода стабильности генетической устойчивости всегда наступает период дисбаланса вследствие появления новых рас патогена [6; 7].

Современная селекционная программа должна включать в себя еще одно направление – селекцию на горизонтальную (race-non-specific) устойчивость, возникшую в процессе естественного отбора и не зависящую от системы ген-на-ген. Горизонтальная устойчивость эволюционно стабильнее и возникла значительно раньше, чем вертикальная. Однако в зависимости от погодных условий уровень горизонтальной устойчивости может быть высоким, средним или низким, тогда как вертикальная устойчивость существует независимо от условий окружающей среды и только присутствие в растении определенного (*Pl*) гена может гарантировать ему стопроцентную защищенность от определенной расы возбудителя ложной мучнистой росы [8; 9].

Горизонтальная устойчивость контролируется множеством малых генов, каждый из которых не дает видимого эффекта устойчивости, однако различные их сочетания обеспечивают ту или иную степень защиты. Чтобы патогену полностью преодолеть существующую горизонтальную устойчивость, нужна слишком сложная система генов вирулентности, которая должна для этого отселектироваться в патогене в ходе эволюции [8].

Известно, что жизненные, биологические и инфекционные циклы развития возбудителя ложной мучнистой росы организованы во времени и пространстве так, что в большинстве случаев совпадают с наибо-

лее уязвимыми фазами развития подсолнечника [10].

Однако условия окружающей среды могут не только ускорять или замедлять рост и развитие патогена, но и удлинять или укорачивать период восприимчивости подсолнечника. Пониженные температуры задерживают прорастание семян, появление всходов. Следовательно, замедленное развитие растений способствует удлинению их периода восприимчивости, что благоприятно для развития возбудителя и распространения болезни [11].

Диапазон изменения температуры и влажности, в пределах которого сохраняется активность патогена, достаточно широк. Существуют нижние, минимальные (нижний порог развития), верхние, максимальные (верхний порог развития) и оптимальные (обменные процессы протекают наиболее интенсивно) значения метеорологических элементов для развития патогена. За пределами нижнего и верхнего порогов развития находится летальная зона для патогена [12].

Основными источниками болезни являются зооспоры, мицелий в зараженных семенах и ооспоры. В качестве резерватора – накопителя инфекции ложной мучнистой росы – могут выступать падалица подсолнечника и побочный хозяин, входящий в круг растений, поражаемых возбудителем: амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia*), циклахена дурнишниковидная (*Cyclachaena xanthiifolia*), щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus* L.) [13; 14; 15; 16].

Заражение растений подсолнечника возбудителем ложной мучнистой росы возможно только при насыщенном влагой воздухе и обязательном наличии доступной капельной влаги, которая определяется температурным режимом. Важно знать оптимальную температуру, способную максимально обеспечить продолжительность увлажнения хотя бы в течение нескольких

часов. При нарастании температуры увеличивается скорость испарения влаги, тем самым ограничивая возможность заражения [11].

По мнению ряда авторов, температура, как один из наиболее важных факторов, определяет возникновение болезни, характер ее протекания. Влияние температуры начинает проявляться уже на первых этапах инфекционного процесса. При широких температурных границах прорастания зооспорангиев и выхода зооспор большое значение имеет скорость прорастания, при отклонении от оптимальных температур происходит ее замедление. Такое особое влияние температуры на жизнеспособность зооспорангиев может как вызывать ускорение, так и замедлять или вообще прекратить процесс прорастания [11].

Для прорастания зооспорангиев необходим температурный предел 2–26 °С, оптимальным считается 15–18 °С. При оптимальном температурном режиме зооспорангии прорастают в течение 1–2 часов. Однако продолжительность жизни зооспор может длиться от нескольких минут до нескольких часов, хотя в исследованиях некоторых ученых продолжительность жизни зооспор измерялась сутками [10; 17].

Продолжительность инкубационного периода болезни также определяется температурным режимом. Некоторое влияние на продолжительность инкубационного периода оказывает и влажность воздуха, хотя существует и другое мнение, что при проникновении патогена внутрь хозяина дальнейшая его зависимость от влажности воздуха теряется [11].

Цель нашей работы заключалась в изучении влияния сочетания погодных условий на распространение ложной мучнистой росы на подсолнечнике с применением термогигрограмм.

Материалы и методы. Исследования проводили в 2016–2019 гг. на центральной экспериментальной базе (ЦЭБ) ФГБНУ

ФНЦ ВНИИМК (г. Краснодар). Материалом для исследования служили константные линии подсолнечника лаборатории селекции гибридного подсолнечника.

В период проводимых исследований опыты закладывали в оптимальные сроки (в начале первой декады мая) за исключением 2018 г. (конец второй декады мая). Семена высевали селекционной сеялкой на 2-рядковых деланках (ширина междурядий 70 см) в 2-кратной повторности, рендомизированными блоками. Учет поражаемости растений болезнью проводили визуально на естественном фоне в фазы полных всходов и цветения.

Для анализа основных метеорологических элементов (предикторов) погоды на кафедре фитопатологии, энтомологии и защиты растений применяют климатограммы (графическое представление данных), разработанные профессором Горьковенко В.С. (2012 г.), позволяющие быстро оценить соотношение нескольких величин [12]. В своих исследованиях при анализе погодных условий (метеорологических элементов, играющих важную роль в появлении и развитии возбудителя ложной мучнистой росы на подсолнечнике), предшествующих заражению, мы использовали термогигрограмму [12].

При составлении термогигрограммы на вертикальной оси откладывали минимальные (2 °C), оптимальные (15–18 °C), максимальные (26 °C) показатели температуры воздуха, на горизонтальной оси, соответственно, пределы развития (65–100 %) и оптимум (80–100 %) относительной влажности воздуха. Величины, характеризующие оптимальные и пороговые показатели метеоусловий развития возбудителя ложной мучнистой росы, соединяли изолиниями, в результате на графике образуются две области, два термогигрорежима (два прямоугольника) развития вида. Первый, маленький прямоугольник, считается оптимальным, в пределах этой области складываются

эпифитотии условия развития вида. Вторым, большим прямоугольником, считается пороговым, это область, внутри которой патоген способен развиваться.

Для изучаемого критического периода посев – всходы подсолнечника выбирали среднесуточные значения температуры и влажности воздуха, точку пересечения этих показателей отмечали цифрой (дата). Полученные точки соединяли линией в календарной последовательности и определяли термогигрорежимы. Метеорологические данные за изучаемый период использовали с метеостанции «Круглик» и Метеопоста отделения № 1 ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК.

Результаты и обсуждение. В результате исследований установлено, что происходящие в последнее время изменения климата приводят к достаточно резким, плохо прогнозируемым колебаниям температуры воздуха. Основные процессы от посева семян до появления всходов растений связаны с набуханием и прорастанием, где определяющим фактором является температура воздуха. Оптимальный температурный режим для прорастания семян подсолнечника находится в пределах 8–14 °C, лучший температурный диапазон – это 10–14 °C, при этой температуре в течение 10–15 дней появляются всходы [18].

Периоды прорастания семян и появления всходов подсолнечника характеризовались повышенным температурным режимом воздуха: среднесуточные значения по каждому году исследований находились за пределами оптимума (14–16 °C; 13–20 °C; 19–23 °C и 14–21 °C), вследствие чего всходы появлялись на 7–9-е сутки. Периоды от посева семян до появления всходов подсолнечника схематично представлены на рисунке 1.

Наиболее уязвимым для восприимчивости подсолнечника к ложной мучнистой росе (при заражении через корни) является период от прорастания семени до выхода семядоль-

ных листьев на поверхность почвы, когда у растения может быть ослаблен иммунитет.

Рисунок 1 – Период от посева семян до появления всходов подсолнечника, ВНИИМК, 2016–2019 гг.

Для заражения в этот момент важное значение имеет длина корешка, но имеющаяся информация по оптимальному диапазону ее длины в литературных источниках немного разнится (2 мм–2 см или 2–5 см). В фазе семядолей отмечается стремительный рост корня, его длина может достигать до 6–10 см [19]. При такой длине корневая система становится более защищенной, что лишает возбудителя болезни возможности проникновения внутрь тканей, и для внедрения ему приходится использовать другой путь, например, через устьица листьев. Период заражения подсолнечника через листья растянут до фазы цветения [10].

Взяв за основу дату посева, разложив температуру и влажность воздуха с учетом количества выпавших осадков, мы получили четкую картину об условиях заражения в интересующий нас период. Одновременное сравнение нескольких метеорологических элементов позволяет объективно оценить условия окружающей среды в период наибольшей чувствительности подсолнечника к возбудителю ложной мучнистой росы.

Оценка горизонтальной устойчивости линий подсолнечника к ложной мучнистой росе во многом зависит от условий окружающей среды. Погодные условия 2016 г., предшествующие заражению растений подсолнечника и проявлению болезни, характеризовались оптимальным темпера-

турным режимом 14–20 °С, влажностью воздуха 38–82 %. Стоит отметить, что для прохождения цикла развития возбудителя ложной мучнистой росы необходимо не только оптимальное сочетание влажности и температуры, но и наличие доступной капельной влаги.

Двигаясь по направлению к корням, находящиеся в капле зооспоры, достигнув цели, прикрепляются, инцистируются и прорастают в течение нескольких часов, но при повышении температуры до 26–28 °С в течение 15–30 мин происходит остановка движения [17].

Дней с осадками, которые могли обеспечить доступную капельную влагу, было пять, четыре из которых попали во второй термогигрорежим и один находился в области оптимума. Графическое отображение оптимальных и пороговых показателей температуры и влажности в критический для восприимчивости подсолнечника период в 2016 г. представлено на рисунке 2.

Рисунок 2 – Термогигрограмма биологического оптимума возможного развития возбудителя ложной мучнистой росы на подсолнечнике в 2016 г., ВНИИМК

Таким образом, при оптимальном температурном режиме выпал достаточный объем осадков, обеспечив патоген необходимым количеством доступной влаги. Это вызвало прорастание зимующих ооспор. А появление зооспор, как источника первич-

ной инфекции, совпало с критическим периодом для восприимчивости подсолнечника. Результаты полевой оценки позволили дифференцировать линии подсолнечника по уровню горизонтальной устойчивости. Достоверность полевой оценки подтверждается сложившимися благоприятными для патогена условиями окружающей среды, которые способствовали не только заражению, но и распространению ложной мучнистой росы (рис. 3).

а

б

Рисунок 3 – Фенотипическая реакция линий подсолнечника на заражение возбудителем ложной мучнистой росы:
а – в начальный период вегетации;
б – в фазе цветения

Прохладной весной 2017 г. изучаемый период характеризовался резкими колебаниями температуры воздуха (13–20 °С), обилием осадков (54 мм), а также наблюдались утренние туманы и росы. В течение пяти дней (до появления всходов) отмеча-

лось выпадение осадков, и так же, как и в 2016 г., четыре дня попали в середину пороговой зоны. Влажность воздуха находилась в пределе 54–82 %, и только один день попал в середину зоны оптимума с влажностью 92 % и температурой 16 °С. Графическое отображение оптимальных и пороговых показателей температуры и влажности воздуха в критический для восприимчивости подсолнечника период в 2017 г. представлено на рисунке 4.

Рисунок 4 – Термогигрограмма биологического оптимума возможного развития возбудителя ложной мучнистой росы на подсолнечнике в 2017 г., ВНИИМК

Благоприятные для развития патогена погодные условия совпали с наиболее уязвимой фазой подсолнечника. Достаточно вирулентный инфекционный запас возбудителя болезни и присутствие доступной влаги оказали положительное влияние на патогенный процесс в целом (рис. 5).

Погодные условия 2018 г. отличались высоким температурным режимом (19–23 °С), приближенным к пороговым значениям, и повышенной сухостью воздуха. Несмотря на большое количество осадков (45,4 мм), на опытных делянках наблюдалось иссушение почвы. Влажность воздуха находилась в пределе 42–78 %, кроме одного дня (92 %).

Рисунок 5 – Фенотипическая реакция линий подсолнечника на заражение возбудителем ложной мучнистой росы:
а – в начальный период вегетации;
б – в фазе цветения

Все дни до появления всходов подсолнечника находятся далеко за пределами оптимума (первый термогигрорежим). Графическое отображение оптимальных и пороговых показателей температуры и влажности воздуха в уязвимый для заражения подсолнечника период в 2018 г. представлено на рисунке 6.

Рисунок 6 – Термогигрограмма биологического оптимума возможного развития возбудителя ложной мучнистой росы на подсолнечнике в 2018 г., ВНИИМК

Учитывая более позднюю дату посева подсолнечника в сравнении с предыдущими годами (2016–2017 гг.), следует отметить, что характерной особенностью исследуемого периода была жаркая, с суховейными явлениями погода, которая отрицательно сказалась на развитии возбудителя болезни, распространенность ложной мучнистой росы была не значительной (0–15 %).

Процесс развития инфекционной болезни возможен только при взаимодействии растения-хозяина, патогена и окружающей среды. Даже при посеве подсолнечника в оптимальные сроки и при благоприятных для возбудителя ложной мучнистой росы погодных условиях распространенность болезни может быть несущественной.

Диапазон температуры и влажности воздуха в критический для заражения подсолнечника период за 2019 г. представлен на рисунке 7.

Рисунок 7 – Термогигрограмма биологического оптимума возможного развития возбудителя ложной мучнистой росы на подсолнечнике в 2019 г., ВНИИМК

Количество выпавших осадков за три дождливых дня составило 20,6 мм, приближенный к оптимуму температурный режим (14–21 °C) и влажность воздуха в пределах 65–94 % оказались недостаточными для нормального протекания инфекционного процесса. Возможно, основную роль в этом сыграл существенный дефицит

доступной влаги, учитывая специфичность прорастания, т.е. образование подвижных зооспор, только повышенной влажности воздуха и оптимальной температуры воздуха недостаточно для развития болезни.

Сравнительное изучение основных метеорологических элементов по годам показало, что в 2019 г. наблюдалась депрессия болезни. Для ложной мучнистой росы так же, как и для других болезней, способных вызвать эпифитотии, характерны три основных этапа развития болезни: депрессия, умеренное развитие и эпифитотия. В неблагоприятных условиях для развития патогена ооспоры являются хранителями инфекционного начала, сохраняясь в почве до 8–10 лет [10], однако через 5–6 лет основная их масса может терять свою жизнеспособность. Известно, что для проявления симптомов ложной мучнистой росы достаточно незначительного количества инфекционного начала, которое могут обеспечить только ооспоры, обладающие стопроцентной жизнеспособностью. Таким образом, только вирулентный запас инфекционного начала возбудителя ложной мучнистой росы при благоприятных условиях окружающей среды в период восприимчивости подсолнечника может обеспечить развитие болезни.

За годы исследований (2016–2017 гг.) наблюдалось разнообразие погодных условий. Составленные термогигрограммы позволили всесторонне изучить влияние основных метеорологических элементов на развитие возбудителя ложной мучнистой росы. Анализ поражения изучаемых линий подсолнечника в полевых условиях свидетельствовал о заметных различиях по уровню горизонтальной устойчивости. В зависимости от года исследований фенотипическая реакция линий подсолнечника на заражение возбудителем ложной мучнистой росы была разной. Распространенность болезни на отдельных линиях подсолнечника представлена на рисунке 8.

Рисунок 8 – Распространенность ложной мучнистой росы на линиях подсолнечника, ВНИИМК, 2016–2019 гг.

Данные гистограммы указывают на присутствие четко выраженной синхронности уровня горизонтальной устойчивости подсолнечника к ложной мучнистой росе не только в зависимости от условий окружающей среды, но и от инфекционного начала в почве. В условиях 2016–2017 гг., как наиболее благоприятных для развития патогена, мы наблюдали разные уровни горизонтальной устойчивости подсолнечника к болезни. По результатам двухлетних исследований, проведенное нами ранжирование константных линий подсолнечника в полевых условиях позволило выделить линии с высоким уровнем горизонтальной устойчивости.

В условиях 2018 г., как недостаточно благоприятных для развития возбудителя болезни, уровень горизонтальной устойчивости у отдельных линий подсолнечника был выше (в сравнении с 2016–2017 гг.), что не позволило достоверно распределить линии по уровню горизонтальной устойчивости. Несмотря на оптимальные условия для развития возбудителя ложной мучнистой росы в 2019 г., уровень горизонтальной устойчивости у всех изучаемых линий подсолнечника был высоким. Только на некоторых растениях у отдельных линий были отмечены симптомы проявления ложной мучнистой росы, распространенность болезни на этих линиях не превышала 2 %.

Работать с горизонтальной устойчивостью сложно, возможность совмещения в

одном геноме сочетания большого количества нужных генов со слабым действием не велика, процесс долгий и сопряжен с риском потери части генов [20; 21; 22].

Выводы. В селекции подсолнечника на горизонтальную устойчивость применение термогигрограмм является дополнительным условием, их детальное изучение подтверждает достоверность результатов скрининга изучаемых константных линий подсолнечника по уровню горизонтальной устойчивости. Уровень горизонтальной устойчивости подсолнечника к ложной мучнистой росе в сравнении с вертикальной устойчивостью значительно ниже, зависит он от инфекционной нагрузки и подвержен сильному влиянию внешних условий.

В результате проведенных исследований был выделен материал с высоким и средним уровнем горизонтальной устойчивости подсолнечника к возбудителю ложной мучнистой росы. У выделившихся линий ВК 678, ВК 653, ВК 732, ВК 680, ВА 760, ВА 93, а также у простых стерильных гибридов Кубанский 86, Кубанский 93 распространенность болезни была не более 20 %.

Отбор растений с отсутствием признаков проявления ложной мучнистой росы или незначительными поражениями тканей растения при благоприятных для развития патогена условиях позволяет выделять материал с высокой горизонтальной устойчивостью, способный не только замедлять развитие патогена, но и сдерживать расообразовательный процесс в целом.

Список литературы

1. Ивебор М.В. Идентификация рас возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника в регионах Северного Кавказа и выделение устойчивого к ним исходного материала для селекции: дис. ... канд. с.-х. наук / Ивебор Мария Вячеславовна. – Краснодар, 2009. – 145 с.
2. Анащенко А.В. Селекция подсолнечника на устойчивость к болезням. Обзорная информация. – М.: ВАСХНИЛ, ВНИИТЭИСХ, 1978. – 49 с.
3. Голощапова Н.Н., Гончаров С.В. Селекция подсолнечника на долговременную устойчивость к ложной мучнистой росе // Мат-лы II-й Международной научно-практической интернет-конференции: «Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования». ФГБНУ «Прикаспийский научно-исследовательский институт аридного земледелия». – 2017. – С. 1383–1386.
4. Тигай К.И., Гончаров С.В. Получение исходного селекционного материала подсолнечника, устойчивого к ложной мучнистой росе и заразице // Аграрный научный журнал. – 2018. – № 8. – С. 46–50.
5. Борович С. Принципы и методы селекции растений / Перевод с сербохорв. В.В. Иноземцева; под ред. и с предисл. А.К. Федорова. – М.: Колос, 1984. – 344 с.
6. Голощапова Н.Н., Гончаров С.В. Селекция линий и гибридов подсолнечника на устойчивость к ложной мучнистой росе // Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования: I Международная научно-практическая Интернет-конференция, посвященная 25-летию ФГБНУ «Прикаспийский научно-исследовательский институт аридного земледелия», 2016. – С. 2860–2862.
7. Ван дер Планк Я.Е. Устойчивость растений к болезням. – М.: Колос, 1972. – 495 с.
8. Рассел Г.Э. Селекция на устойчивость к вредителям и болезням / Перевод с англ. – М.: Колос, 1982. – 421 с.
9. Библиотека специализированной литературы. Активная, или истинная, генетическая устойчивость: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.spec-kniga.ru/rastenievodstvo/principy-i-metody-selekcii-rastenij/se-lekciya-rastenij-na-ustojchivost-k-paraziticheskim-organizmam-aktivnaya-iliistin-nayagene-ticheskaya-ustoj-chivost.html> (Дата обращения: 14.02.2020).
10. Новотельнова Н.С. Ложная мучнистая роса подсолнечника. – М.-Л.: Наука, 1966. – 150 с.
11. Макарова Л.А., Минкевич И.И. Погода и болезни культурных растений. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 143 с.
12. Горьковенко В.С. Основы научных исследований в агрономии: учебно-методическое пособие. – Краснодар, 2012. – С. 14–17.
13. Walcz, I., Bogar K., Virani F. Study on an *Ambrosia* isolate of *Plasmopara halstedii* // *Helia*. – 2000. – Js. 23. – No 33. – P. 19–24.
14. Якуткин В.И. Болезни подсолнечника в России и борьба с ними // Защита и карантин растений. – 2001. – № 10. – С. 26–29.
15. Сибикеева, Ю.Е., Борисов С.Ю. Сорняки – союзники грибов-фитопатогенов // Защита и карантин растений. – 2013. – № 8. – С. 54–56.
16. Вытрицкая А.А., Кузнецов А.А., Пучнин А.М. *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni в Тамбовской области // Вестник ТГУ. – 2015. – Т. 20. – Вып. 6. – С. 1595–1600.
17. Тихонов О.И. Условия произрастания зооспорангиев возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника // Бюл. науч.-тех. инфор. ВНИИМК. – 1969. – С. 71–75.

18. Мельник Ю.С. Климат и произрастание подсолнечника. – Л.: Гидрометеиздат, 1972. – 144 с.

19. Деверолл Б. Дж. Защитные механизмы растений / Перевод с англ. – М.: Колос, 1980. – 128 с.

20. Пирогова Е.А., Гончаров С.В., Голощапова Н.Н. Предварительные данные по наследованию горизонтальной устойчивости линий подсолнечника к ложной мучнистой росе // Мат-лы XI-й Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 95-летию Кубанского ГАУ и 80-летию со дня образования Краснодарского края: «Научное обеспечение агропромышленного комплекса». – Краснодар: КубГАУ. – 2017. – С. 77–78.

21. Vear F., Serre F., Jouan-Dufourne, I., Bert P.F., Roche S., Walser P., Tourvieille de Labrouhe D., Vincourt P. Inheritance of quantitative resistance to downy mildew (*Plasmopara halstedii*) in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Euphytica. – 2008. – V. 64 (2). – P. 561–570.

22. Tourvieille de Labrouhe D., Serre F., Walser P., Roche S., Vear F. Quantitative veresistancet o downy mildew (*Plasmopara halstedii*) in sunflower (*Helianthus annuus*) // Euphytica. – 2008. – V. 164. – P. 433–444.

References

1. Ivebor M.V. Identifikatsiya ras vzbuditelya lozhnoy muchnistoy rosy podsolnechnika v regionakh Severnogo Kavkaza i vydelenie ustoychivogo k nim iskhodnogo materiala dlya seleksii: dis. ... kand. s.-kh. nauk / Ivebor Mariya Vyacheslavovna. – Krasnodar, 2009. – 145 s.

2. Anashchenko A.V. Seleksiya podsolnechnika na ustoychivost' k boleznyam. Obzornaya informatsiya. – М.: VASKhNIL, VNIITEISKh, 1978. – 49 s.

3. Goloshchapova N.N., Goncharov S.V. Seleksiya podsolnechnika na dolgovremennuyu ustoychivost' k lozhnoy muchnistoy rose // Mat-ly II-y Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy internet-konferentsii: «Sovremennoe ekologicheskoe sostoyanie prirodnoy sredy i nauchno-prakticheskie aspekty ratsional'nogo prirodopol'zovaniya». FGBNU «Prikaspiyskiy nauchno-issledovatel'skiy institut aridnogo zemledeliya». – 2017. – S. 1383–1386.

4. Tigay K.I., Goncharov S.V. Poluchenie iskhodnogo selektsionnogo materiala podsolnechnika, ustoychivogo k lozhnoy muchnistoy rose i zarazike // Agrarnyy nauchnyy zhurnal. – 2018. – № 8. – S. 46–50.

5. Boroevich S. Printsipy i metody seleksii rasteniy / Perevod s serbokhorv. V.V. Inozemtseva; pod red. i s predisl. A.K. Fedorova. – М.: Kolos, 1984. – 344 s.

6. Goloshchapova N.N., Goncharov S.V. Seleksiya liniy i gibridov podsolnechnika na ustoychivost' k lozhnoy muchnistoy rose // Sovremennoe ekologicheskoe sostoyanie prirodnoy sredy i nauchno-prakticheskie aspekty ratsional'nogo prirodopol'zovaniya: I Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya Internet-konferentsiya, posvyashchennaya 25-letiyu FGBNU «Prikaspiyskiy nauchno-issledovatel'skiy institut aridnogo zemledeliya», 2016. – S. 2860–2862.

7. Van der Plank Ya.E. Ustoychivost' rasteniy k boleznyam. – М.: Kolos, 1972. – 495 s.

8. Rassel G.E. Seleksiya na ustoychivost' k vreditelyam i boleznyam / Perevod s angl. – М.: Kolos, 1982. – 421 s.

9. Biblioteka spetsializirovannoy literatury. Aktivnaya, ili istinnaya, geneticheskaya ustoychivost': [Elektronnyy resurs]. – Rezhim dostupa: <http://www.spec-kniga.ru/rastenievodstvo/principy-i-meto-dy-selekcii-rastenij/se-lekciya-rastenij-na-ustojchivost-k-paraziticheskim-organizmam-aktivnaya-iliistin-nayagene-ticheskaya-ustojchivost.html> (Data obrashcheniya: 14.02.2020).

10. Novotel'nova N.S. Lozhnaya muchnistaya rosa podsolnechnika. – М.-Л.: Nauka, 1966. – 150 s.

11. Makarova L.A., Minkevich I.I. Pogoda i bolezni kul'turnykh rasteniy. – Л.: Gidrometeoizdat, 1977. – 143 s.

12. Gor'kovenko V.S. Osnovy nauchnykh issledovaniy v agronomii: uchebno-metodicheskoe posobie. – Krasnodar, 2012. – S. 14–17.

13. Walcz, I., Bogar K., Virani F. Study on an Ambrosia isolate of *Plasmopara halstedii* // Helia. – 2000. – Js. 23. – No 33. – P. 19–24.

14. Yakutkin V.I. Bolezni podsolnechnika v Rossii i bor'ba s nimi // Zashchita i karantin rasteniy. – 2001. – № 10. – S. 26–29.

15. Sibikeeva Yu.E., Borisov S.Yu. Sornyaki – soyuzniki gribov-fitopatogenov // Zashchita i karantin rasteniy. – 2013. – № 8. – S. 54–56.

16. Vypritskaya A.A., Kuznetsov A.A., Puchnin A.M. *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni v Tambovskoy oblasti // Vestnik TGU. – 2015. – T. 20. – Vyp. 6. – S. 1595–1600.

17. Tikhonov O.I. Usloviya proizvodstva zoosporangiev vzbuditelya lozhnoy muchnistoy rosy podsolnechnika // Byul. nauch.-tekhn. infor. VNIIMK. – 1969. – S. 71–75.

18. Mel'nik Yu.S. Klimat i proizvodstvo podsolnechnika. – Л.: Gidrometeoizdat, 1972. – 144 s.

19. Deveroll B. Dzh. Zashchitnye mekhanizmy rasteniy / Perevod s angl. – М.: Kolos, 1980. – 128 s.

20. Pirogova E.A., Goncharov S.V., Goloshchapova N.N. Predvaritel'nye dannye po nasledovaniyu horizontal'noy ustoychivosti liniy podsolnechnika k lozhnoy muchnistoy rose // Mat-ly KhI-y Vserossiyskoy konferentsii molodykh uchenykh, posvyashchennoy 95-letiyu Kubanskogo GAU i 80-letiyu so dnya obrazovaniya Krasnodarskogo kraya: «Nauchnoe obespechenie agropromyshlennogo kompleksa». – Krasnodar: KubGAU. – 2017. – S. 77–78.

21. Vear F., Serre F., Jouan-Dufourne, I., Bert P.F., Roche S., Walser P., Tourvieille de Labrouhe D., Vincourt P. Inheritance of quantitative resistance to downy mildew (*Plasmopara halstedii*) in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Euphytica. – 2008. – V. 64 (2). – P. 561–570.

22. Tourvieille de Labrouhe D., Serre F., Walser P., Roche S., Vear F. Quantitative veresistancet o downy mildew (*Plasmopara halstedii*) in sunflower (*Helianthus annuus*) // Euphytica. – 2008. – V. 164. – P. 433–444.

Получено: 25.02.2020 Принято: 24.03.2020

Received: 25.02.2020 Accepted: 24.03.2020