

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ «ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В. С. ПУСТОВОЙТА»

На правах рукописи



Голощапова Наталья Николаевна

СЕЛЕКЦИЯ ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА НА ДОЛГОВРЕМЕННУЮ  
УСТОЙЧИВОСТЬ К ВОЗБУДИТЕЛЮ ЛОЖНОЙ МУЧНИСТОЙ РОСЫ

Специальность 06.01.05 – селекция и семеноводство  
сельскохозяйственных растений

Диссертация  
на соискание ученой степени  
кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель  
доктор биологических наук  
Гончаров С. В.

Краснодар  
2021

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	12
1.1 Устойчивость растений к патогенным организмам.....	13
1.2 Патологический процесс, общие сведения о ЛМР.....	22
1.3 Континентальная миграция возбудителя ЛМР.....	29
1.4 Селекция подсолнечника на устойчивость к возбудителю ЛМР.....	36
1.5 Селекция линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника.....	40
2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	44
2.1 Характеристика почвенно-климатических условий района исследований.....	44
2.2 Погодные условия в период проводимых исследований.....	46
2.3 Исходный материал.....	49
2.4 Методика проведения опытов.....	49
2.4.1 Полевые опыты.....	50
2.4.2 Вегетационные опыты.....	52
2.4.3 Лабораторные опыты.....	54
3 ОЦЕНКА ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РОДИТЕЛЬСКИХ ЛИНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА К ВОЗБУДИТЕЛЮ ЛМР.....	56
4 СЕЛЕКЦИЯ ЛИНИЙ-ВОССТАНОВИТЕЛЕЙ ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЫ ПОДСОЛНЕЧНИКА С УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ВОЗБУДИТЕЛЮ ЛМР.....	76
4.1 Оценка новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника по хозяйственно ценным признакам.....	77
4.2 Лабораторная оценка новых-линий восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника на устойчивость к возбудителю ЛМР.....	81
4.3 Полевая оценка новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника по устойчивости к возбудителю ЛМР.....	86

5 ОЦЕНКА КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ РОДИТЕЛЬСКИХ ЛИНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА.....	93
6 СОЗДАНИЕ И ИСПЫТАНИЕ ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА С ДОЛГОВРЕМЕННОЙ УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ВОЗБУДИТЕЛЮ ЛМР ...	117
6.1 Испытание экспериментальных гибридных комбинаций подсолнечника в условиях 2019 г.....	118
6.2 Испытание экспериментальных гибридных комбинаций подсолнечника в условиях 2020 г.....	125
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	134
РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКИ.....	136
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	137
ПРИЛОЖЕНИЕ А.....	163

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследований.** Подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) входит в четверку наиболее важных масличных культур мирового земледелия [172, 200]. Ценность данной культуры обусловлена разнообразием полезных веществ и широкой областью применения [123, 173], что гарантирует ему постоянную востребованность [61, 172]. Впрочем, особый интерес аграриев к подсолнечнику определен не только широким спросом [173], но и стабильно высокой рентабельностью [88, 169, 170].

Однако, невзирая на адаптивность подсолнечника к разным климатическим условиям Российской Федерации, урожайность возделываемого ассортимента по-прежнему вызывает беспокойство аграриев. Основная причина, – это губительное влияние патогенных организмов [2, 89, 112, 147, 193], от которых часто гибнет большая часть урожая. Учитывая, суммарную вредоносность патогенных организмов в ареалах подсолнечника на территории РФ, фитосанитарный риск его возделывания находится в широких пределах [12, 131, 166, 177], и по мере перехода с востока на запад риск увеличивается [58] (ПРИЛОЖЕНИЕ А1). Из паразитирующих на посевах подсолнечника многочисленности пагубных объектов огромный вред наносят возбудители болезней [2, 85, 90, 147, 177]. Одной из наиболее опасных и экономически значимых болезней, встречаемость которой зарегистрирована практически во всех регионах возделывания подсолнечника не только у нас в России [12, 58, 85, 90], но и в зарубежных странах [189, 193, 228] за исключением Австралии [195], является ложная мучнистая роса – возбудитель *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni, при этом в Европе ЛМР считается проблемой номер один [106].

Не опровергая научную и практическую значимость селекции подсолнечника на устойчивость к патогенным организмам [3, 69, 128], следует признать, что отдельные моменты этой проблемы, в частности селекция на вертикальную устойчивость к возбудителю ЛМР, касающиеся расоспецифичности данной устойчивости [23, 36, 182], требуют

дополнительных исследований [4, 5, 69, 229, 230], связанных с постоянным поиском путей решения данной проблемы [231]. Теоретическим обоснование актуальности селекции на долговременную устойчивость послужили труды, как отечественных, так и зарубежных ученых, внесших значительный вклад в освещение исследуемой тематики [8, 66, 180, 199, 198, 233, 236].

Максимальный успех в борьбе с болезнью гарантирует долговременная устойчивость к патогену [198], которая возникает вследствие совмещения горизонтальной и вертикальной устойчивости в одном генотипе [236]. Действуя в комплексе, горизонтальная устойчивость усиливает эффективность вертикальной устойчивости [23, 117], тем самым препятствуя не только быстрому распространению болезни, но и накоплению инфекционного начала [79, 119]. Кроме этого, благодаря замедленному развитию болезни, растения смогут успеть достичь фазы, лишаящей патогена возможности к проникновению, или им все же будет нанесен ущерб, но менее значимый. Предельный успех в борьбе с возбудителем ЛМР может быть достигнут за счет внедрения в производство гибридов подсолнечника с долговременной устойчивостью к патогену. Совмещение горизонтальной и вертикальной, полученной от разных родительских форм, в одном генотипе обеспечивает гибридам подсолнечника долговременную устойчивость к данному патогену

**Степень изученности темы.** Распространенность и вредоносность возбудителя ЛМР имеет достаточно широкое освещение в научном мире [58, 84, 194, 195, 197, 228–230]. К настоящему времени накоплен большой объем научной информации, не только характеризующий генетику взаимоотношений растения-хозяина и возбудителя болезни [105, 174, 187, 211, 240], но и дающий понятие о генетической природе устойчивости подсолнечника [116, 126, 188, 232, 237]. Однако опираясь на мировой опыт и резюмируя изученную литературу [8, 66, 180, 202, 215], хотелось бы отметить, что современная селекционная программа, должна быть направлена на долговременную устойчивость гибридов подсолнечника к возбудителю ЛМР [236]. Широкий спектр такой устойчивости будет не

только способствовать сокращению возможных потерь урожая, но и значительно снижать скорость эволюции патогена. Долговременная устойчивость «Durable resistance» означает устойчивость, которая сохраняет свой эффект в широко возделываемом сорте в течение долгого периода времени при условиях среды, благоприятных для развития болезни [198].

**Цель.** Создать гибриды подсолнечника с долговременной устойчивостью к возбудителю ложной мучнистой росы. Реализация указанной цели в работе определила постановку и решение 7 задач.

**Задачи исследований:**

1. Провести лабораторную оценку коллекции родительских линий подсолнечника селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК и выявить восприимчивый материал к возбудителю ЛМР.

2. Провести полевую оценку устойчивости восприимчивых к возбудителю ЛМР родительских линий подсолнечника селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК и выявить материал с высоким уровнем горизонтальной устойчивости к патогену.

3. Создать исходный материал для селекции новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника сочетающий хозяйственно полезные признаки с устойчивостью к выявленным в ЮФО расам возбудителя ЛМР.

4. Оценить новые линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника по комплексу хозяйственно полезных признаков.

5. Провести полевую и лабораторную оценку новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника на устойчивость к возбудителю ЛМР.

6. Оценить комбинационную способность выделившихся по устойчивости к возбудителю ЛМР родительских линий подсолнечника.

7. Создать и испытать экспериментальные гибридные комбинации, совмещающие в себе горизонтальную и вертикальную устойчивость к возбудителю ЛМР.

**Научная новизна.** Представленные результаты диссертационной работы являются новыми. Впервые в условиях г. Краснодара проведена оценка горизонтальной устойчивости восприимчивых к возбудителю ЛМР родительских линий подсолнечника селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. Выявлен материал с высоким уровнем горизонтальной устойчивости к патогену. Показаны преимущества и недостатки полевой оценки селекционного материала на устойчивость к возбудителю ЛМР в зависимости от условий года. Созданы новые линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника, обладающие комплексом хозяйственно ценных признаков в том числе вертикальной устойчивостью как к смеси, так и к отдельно взятым расам популяции *P. halstedii* распространенным в ЮФО. Впервые были получены гибриды подсолнечника, характеризующиеся повышенной продуктивностью и долговременной устойчивостью к возбудителю ЛМР.

**Практическая значимость и реализация результатов исследований.** Выводы и рекомендации, представленные в заключительной части диссертационной работы, могут использоваться в селекционной практике по созданию гетерозисных гибридов подсолнечника. С целью получения перспективных, высокоурожайных гибридов подсолнечника, рекомендуется вовлекать в селекционный процесс новые линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника, обладающие не только комплексом хозяйственно полезных признаков, но и вертикальной (расоспецифической) устойчивостью к выявленным в ЮФО расам возбудителя ЛМР. Для создания гибридов подсолнечника с долговременной устойчивостью к данному патогену в качестве материнских форм целесообразно применять родительские линии подсолнечника, характеризующиеся высоким уровнем горизонтальной устойчивости к возбудителю ЛМР. Гибриды с долговременной устойчивостью к возбудителю ЛМР могут использоваться в качестве исходного материала в селекционном процессе по созданию новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника.

Практическая значимость работы автора также может быть подтверждена рядом авторских свидетельств на созданные с участием автора линии и гибриды подсолнечника (Фактор, Тайфун и их материнская форма – линия ВК 101, отцовская форма гибрида Тайфун ВК 303, а также трехлинейный гибрид подсолнечника Ахиллес и его отцовская форма – линия ВК 989, и две линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника ВК 301, ВК 930).

**Методология и методы исследований.** В качестве источников информации использовалась различного рода научные публикации, книги, статьи, монографии, учебные пособия по исследуемой теме. В процессе исследований применяли стандартные методики, разработанные в ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК для подсолнечника. Полученные экспериментальные данные обрабатывали при помощи пакета анализа данных «Microsoft Office Excel». Статистическая обработка результатов опытов была проведена с применением дисперсионного анализа в изложении Б. А. Доспехова (1985) и компьютерной программы (Full Topcross). Лабораторную оценку на устойчивость к возбудителю ЛМР проводили путем искусственного заражения проростков подсолнечника инокулюмом патогена по методике, разработанной Панченко (1965), Илатовским (1965) и усовершенствованной посредством отдельного тестирования ко всем выявленным в ЮФО сотрудниками лаборатории иммунитета расам возбудителя ЛМР (Ивебор, 2009).

**Положения диссертации, выносимые на защиту:**

1. Восприимчивые родительские линии подсолнечника селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК с высоким уровнем горизонтальной устойчивости к возбудителю ЛМР.

2. Созданные новые линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника сочетающие хозяйственно полезные признаки с устойчивостью к распространенным в ЮФО расам популяции *P. halstedii*.

3. Результаты скрининга по ОКС и СКС родительских линий подсолнечника, обладающих разным типом устойчивости к возбудителю ЛМР.

4. Экспериментальные гибридные комбинации подсолнечника, характеризующиеся долговременной устойчивостью к возбудителю ЛМР.

**Степень достоверности.** Достоверность и обоснованность научных положений, выводов и рекомендаций подтверждается значительным объемом полученных экспериментальных данных (накопленных в результате многолетних исследований) выполненных с применением современных методов и положительными результатами апробации.

**Апробация результатов исследований.** Основные результаты и выводы диссертационной работы докладывались дважды в год на ежегодных (2016–2021 гг.) заседаниях методической комиссии ученого совета ФГБНУ «Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта».

Отдельные результаты были представлены на 14 научно-практических конференциях всероссийского и международного значения: I Международной научно-практической интернет-конференции, посвященная 25-летию ФГБНУ «Прикаспийский научно-исследовательский институт аридного земледелия «Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования» (с. Соленое Займище, 2016 г.); II Международной научно-практической конференции «Инновационные исследования и разработка для научного обеспечения производства и хранения экологически безопасной сельскохозяйственной и пищевой продукции» (Краснодар, 2017 г.); II Международной научно-практической интернет-конференции «Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования» (с. Соленое Займище, 2017 г.); XI Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 95-летию Кубанского ГАУ и 80 летию со дня образования Краснодарского края «Научное обеспечение агропромышленного комплекса»

(Краснодар, 2017 г.); II Научно-практической конференции молодых ученых Всероссийского форума по селекции и семеноводству «Русское поле» (Краснодар, 2018 г.); Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы и перспективы развития сельского хозяйства юга России» (Майкоп, 2018 г.); 10-й Всероссийской конференции с международным участием молодых ученых и специалистов. «Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки масличных и других технических культур» (Краснодар, 2019 г.); Международной научно-практической конференции с элементами школы молодых ученых «Научные приоритеты адаптивной интенсификации сельскохозяйственного производства» (Краснодар, 2019 г.); III Научно-практической конференции молодых ученых Всероссийского форума по селекции и семеноводству «Русское поле 2019» (Краснодар, 2019 г.); Всероссийской (национальной) конференции «Научное обеспечение агропромышленного комплекса» (Краснодар, 2019 г.); Международной научно-практической конференция, посвященной 65-летию работы кафедры растениеводства ФГБОУ ВО Ижевская ГСХА в Удмуртии «Роль агрономической науки в оптимизации технологий возделывания сельскохозяйственных культур» (Ижевск, 2019 г.); Международной научно-практической конференции, посвященной 70-летию академика РАН Храмцова Ивана Федоровича, 95-летию основания отдела земледелия ФГБНУ «Омский АНЦ» «Актуальные проблемы научного обеспечения земледелия Западной Сибири» (Омск, 2020 г.); Всероссийской с международным участием онлайн-конференции «Современная биотехнология: Актуальные вопросы, инновации и достижения» (Кемерово, 2020 г.); Международной научно-практической конференции профессорско-преподавательского состава, посвященной 155-летию РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева (Москва, 2020 г.).

**Публикация результатов исследований.** Материалы диссертации представлены в опубликованных работах достаточно полно. По материалам диссертации опубликовано 22 печатные работы, из них 7 в изданиях, рекомендованных ВАК РФ. Получено 8 авторских свидетельств.

**Структура и объем работ.** Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, предложений селекционной практике и производству, списка литературы и приложения. Работа изложена на 182 страницах в компьютерном исполнении, включая 40 таблиц и 15 рисунков. Список используемой литературы содержит 240 источников, в том числе 60 иностранных авторов.

**Личный вклад автора.** Диссертация содержит практический материал, полученный непосредственно автором на центральной экспериментальной базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. Автор самостоятельно проанализировал состояние исследуемой проблемы, выполнил эксперименты, провел статистическую обработку, анализ и обобщение экспериментальных данных, сделал аргументированные выводы.

## 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) является масличной культурой, с высокой доходностью и быстрым периодом окупаемости. Ежегодно в мире получают более 47 млн т подсолнечника [169, 173], при этом основное производство, а это около 80 %, сосредоточено в 10 странах мира (Украина, Россия, Китай, Аргентина, Франция, США, Турция, Болгария, Румыния, Венгрия) на долю которых приходится 76 % посевных площадей, что составляет 2/3 мирового производства подсолнечника [172]. Согласно данным Росстата, в период с 2010 по 2019 гг. объем посевных площадей вырос более чем на 20 % [169], что может значительно ухудшить фитосанитарную обстановку [58, 131, 132]. Основными производителями подсолнечника в РФ являются три федеральных округа, Приволжский ФО (46 %), Южный ФО (23 %), Центральный ФО (17 %) [168]. Доля семян подсолнечника отечественной селекции должна составлять не менее 75 %, однако по итогам 2019 г. на долю используемых в России отечественных семян пришлось чуть более 60 %. Если посмотреть на ситуацию в разрезе культур, а именно по подсолнечнику, то доля отечественного семенного материала составила не более 30 % [171]. Соотношение семенного материала, отечественной и зарубежной селекции, высеянных в РФ за период с 2018 по 2020 гг., в процентном отношении выглядит как 1:2 (рисунок 1).

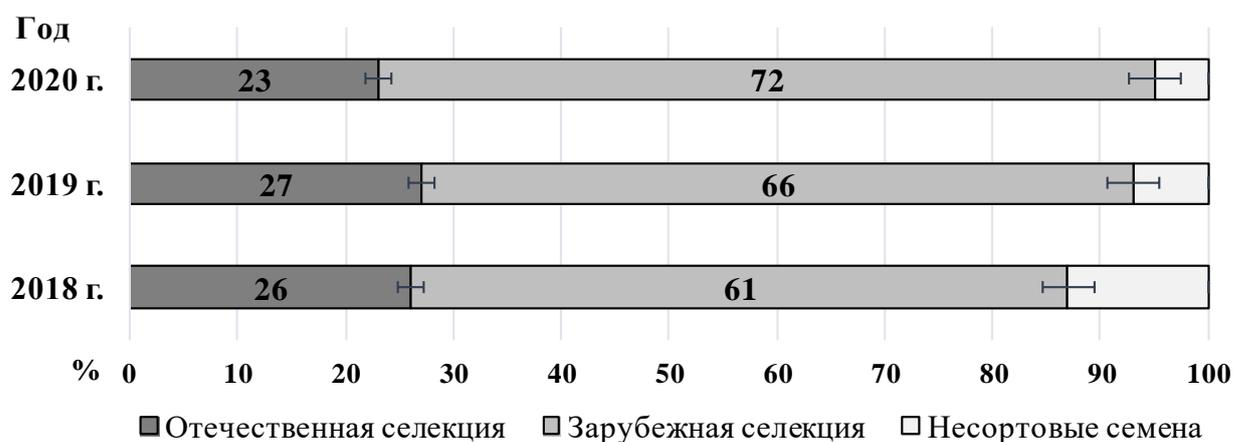


Рисунок 1 – Процентное соотношение семян подсолнечника отечественной и зарубежной селекции, высеянных в РФ за 2018–2020 гг.

За счет высокой рентабельности подсолнечник характеризуется хорошей конкурентоспособностью. В современных условиях конкурентоспособные семена подсолнечника отечественной селекции должны быть не только адаптированными к различным погодным условиям, но и также обладать комплексной устойчивостью к патогенным организмам.

### **1.1 Устойчивость растений к патогенным организмам**

В период своего жизненного цикла растениям приходится сталкиваться с патогенными организмами [67], и по возможности отражать любые попытки их инфицировать [62, 64], что, к сожалению, не всегда бывает успешно [140]. Но тем не менее при любых обстоятельствах, рассматриваемая проблема «устойчивость растений» зависит от реакции растения на потенциальные действия патогена [118], и определяется «совместимостью», т.е. восприимчивостью при которой возможен разный уровень поражения или «несовместимостью», т.е. невозможностью поражения, а именно невосприимчивостью [138].

Система генетических взаимоотношений между растениями и патогенными организмами способствует не только выживанию обоих партнеров [65, 68, 184, 187], но и обеспечивает определенное равновесие в природе [38, 65]. Понимание этих отношений послужило рождению в начале XX в. гипотезы о взаимовлияющей совместной эволюции растений и их патогенов, основной аспект которой нашел свое отражение не только в теории о параллельной адаптации растений и их патогенов [20, 27, 64], но и в концепции сопряженной эволюции патогенов и их хозяев [38, 65, 68].

Следует отметить, что в природе всегда присутствуют устойчивые формы растения-хозяина [23, 128, 202] даже вопреки тому, что патоген постоянно образует новые физиологические расы [129, 138]. Примечательно, что при самой жесткой эпифитотии, не все растения-хозяина поражаются одинаково, всегда наблюдается различная степень поражения [140, 183, 196,

222], т.е. абсолютно «беззащитных», или полностью «восприимчивых к патогенным организмам» растений нет [37, 62, 119]. Определенная зависимость от характера ответных реакций растения на вторжение патогена [21, 23, 62] объясняет многообразие существующих терминов, характеризующих тот или иной тип устойчивости [24, 37, 59, 117, 118, 158, 162, 183–185, 196, 202, 215, 216, 223, 224]. Однако прежде чем приступить к рассмотрению вопроса об устойчивости растений к последствию патогенных организмов, стоит упомянуть об еще одном понятии, о таком как толерантность [11, 38, 157, 182].

Толерантность происходит от латинского слова «tolerantia», что означает «терпение или выносливость», некоторые даже считают ее особым типом устойчивости и квалифицируют как универсальная устойчивость [183], которая так же может рассматриваться и как горизонтальная устойчивость [22]. При этом важно понимать, что толерантность как и горизонтальная устойчивость ценные свойства, наличие которых характерно для всех растений [37, 60, 118]. Первые сведения о толерантности растений были получены еще в начале XX в. [38]. Толерантность следует диагностировать по степени последствия патогена на хозяйственно значимую часть урожая [183] потому как два восприимчивых сорта могут принципиально отличаться по толерантности [11]. В основе толерантности лежит два вида реакции растения на патоген: отмечают активную (в форме компенсации ущерба) и пассивную (в форме чувствительности к повреждениям) [158]. Иначе говоря, имея высокие компенсаторные возможности, растение может сформировать не только удовлетворительный урожай, но и сохранить качество продукции даже при самом сильном поражении за счет способности быстро регенерировать поврежденные ткани и органы [38, 138, 140]. В виду того, что устойчивость растений к патогену [23, 188] и его толерантность к выделяемому патогеном токсину [11, 38, 117], контролируются разными генами, отбор следует вести не только на устойчивость, но и в целом на выносливость [38, 138, 140]. Кроме этого растения с незначительными

признаками поражения, со слабыми симптомами проявления болезни [119], как правило, хранят в себе потенциальную опасность, поскольку являются носителями скрытой инфекции [34, 38, 128]. Отрицательный принцип толерантности заключается в обеспечение патогена необходимой средой, т. е. комфортной зоной для его размножения и накопления [24, 162]. Поэтому при размещении сортов необходимо учитывать пространственную изоляцию между восприимчивыми и толерантными формами [13], особенно для патогенов, способных распространяться по воздуху на дальние расстояния, к примеру, как для возбудителя ЛМР. Толерантность, как и резистентность (устойчивость), является иммунной формой ответа растений на действие патогена [21, 27, 183]. Однако в отличие от устойчивости, толерантность характеризуется ослабевающим давлением отбора на популяцию патогена [38], что способствует низкой скорости формирования новых рас патогена [165]. Таким образом, устойчивость [23] и толерантность [38] являются не только разными явлениями, но и обеспечиваются разными генетическими и физиологическими механизмами растения-хозяина.

Ретроспективный анализ исследований в области устойчивости растений к патогенным организмам позволил выделить ряд различных типов устойчивости [23, 27, 37, 79, 117, 129, 165, 184, 185, 213, 216, 221]. Однако при детальном изучении данного многообразия отмечаются схожие моменты. Так устойчивость может быть абсолютной [21], и в данном случае мы говорим об иммунитете, она также может быть частичной [117, 216], но при этом с высокой, средней и слабой величиной поражения. Кроме этого она может быть пассивной или активной, т. е. истинной генетической [13], и еще полной и не полной [214]. Возможности к размножению патогена лишает полная устойчивость, поскольку основана на качественной реакции, тогда как при неполной такая возможность есть [158]. Известно, что частичная устойчивость является одной из форм неполной устойчивости [216] и может быть оценена по количественной шкале. При частичной устойчивости

растение хотя и проявляет чувствительность к патогену, однако в дальнейшем способно сдерживать развитие инфекции [117].

Первая классификация типов устойчивости растений к паразитирующим на них организмам, обуславливающая механизмы и характер наследования, появилась в 1935 г. [20]. Примечательно, что, если рассматривать устойчивость, как результат видовой специализации патогенных организмов, то следует выделять родовой и видовой иммунитет [21, 27], тогда как в зависимости от особенностей растений выражать защитные реакции и демонстрации возможностей патогена устанавливать паразитирующие взаимоотношения следует различать активную и пассивную устойчивость [20, 116]. Примерно в это же время было введено понятие «полевой» устойчивости [37], обнаруживающейся только в полевых условиях, и не эффективной при искусственном заражении. Предполагалось, что в полевой обстановке на естественном фоне проявление защитных особенностей растений следует рассматривать, как результат особого влияния факторов среды [164]. С одной стороны, это понижение жизнедеятельности патогена, тогда как с другой стороны, это повышение невосприимчивости растений [35, 62 128, 140]. Истинная устойчивость, может рассматриваться как альтернатива полевой [164], однако проявляется она не только в поле, но и при заражении растений в условиях, способствующих развитию инфекционного процесса, при этом истинная устойчивость может быть, как вертикальной, так и горизонтальной [165]. Истинная устойчивость обусловлена, как правило, накоплением токсичных для патогена продуктов, различающихся по химическому составу [162].

Выдвинутая в 1968 г. концепция о двух типах устойчивости [23], хотя и вызвала бурное обсуждение в научном мире, однако данная классификация и эпидемиологическое значение каждого типа устойчивости имело практическое подтверждение в существующей гипотезе ген-на-ген, о комплементарности генов устойчивости и генов вирулентности патогена [188]. Исследования в области генетической основы устойчивости растений

с одной стороны [181] и патогенности вредных организмов с другой стороны [24], стимулируют многих ученых к дальнейшим изысканиям, касающихся молекулярно-генетических механизмов проявления устойчивости и вирулентности [21, 27, 34, 69]. В научной литературе, особенно в применении генетического подхода к вопросу о горизонтальной устойчивости имеются сведения скептически рассматривающие горизонтальную устойчивость в трактовке Ван дер Планка (1966), согласно которыми, в природе не существует двух видов устойчивости как таковых [214]. Ввиду того, что нет растения-хозяина целиком устойчивого или полностью восприимчивого ко всем возможным расам патогена [215], как и нет патогена абсолютно вирулентного или авирулентного ко всем генотипам хозяина [213, 214]. Стало быть, горизонтальная и вертикальная устойчивость представляя собой полигенный и олигогенный тип наследования может быть стабильной и не стабильной во времени и пространстве [182].

Кроме перечисленных выше типов устойчивости выделяют также качественную, количественную, протоплазматическую, инкубационную, сопряженную, временную, фенотипическую [11, 13, 21, 24, 27, 34, 64, 117]. К примеру, фенотипическая устойчивость также может рассматривается как неспецифическая, роль которой прослеживается в работах многих ученых [138, 196, 202, 214, 220, 223]. Тогда как по мнению Помазкова (1990) следует выделять инкубационную устойчивость и устойчивость к внедрению патогена, а в зависимости от возникновения защитных механизмов, разделять их на активные (возникшие сразу при внедрении патогена) и пассивные (до внедрения патогена) [117]. С позиций генетики был введен термин «длительная устойчивость», обусловленная природой устойчивости растения и эволюционным потенциалом патогена [198], тогда как с позиций эпидемиологии появляется термин «перекрестная защита» или индуцированная устойчивость [142, 157]. Имея системный характер, индуцированная устойчивость по своей природе близка к естественным иммунным реакциям [235]. Действие факторов биотической и абиотической

природы отражают возможный потенциал генетически обусловленной индуцированной устойчивости [201]. В зависимости от регуляторов (салициловая, абсцизовая, арахидоновая кислоты, этилен и т. д.) выделяют 2 формы индуцированной устойчивости: системная приобретенная устойчивость или systemic acquired resistance (SAR) и индуцированная системная устойчивость или induced systemic resistance (ISR) [142, 154, 235].

В научной литературе можно столкнуться еще с целым рядом различных терминов, так же объясняющих значение определенных типов устойчивости растений к патогенным организмам [79, 129, 162, 165, 184]. Ряд исследователи связывают понятие горизонтальной устойчивости с полевой, однородной, общей, полигенной, универсальной [37, 181, 185, 199, 210]. Специфическая или переходящая, но при этом близкая к расоспецифической и возрастная, но не расоспецифическая [117, 164]. По мере углубления знаний и изучения различий между отдельными типами устойчивости существующие грани между ними могут стираться [65]. Поскольку защитные механизмы растений сложны и представляют собой многоуровневый барьер [62], то любой тип устойчивости следует рассматривать как некая задержка следующего этапа в эволюции патогена, тогда как трудность в преодолении вредных последствий очередной мутации патогенности является результатом длительной устойчивости [62, 64].

Таким образом, каждый специалист соответствующего направления, проводя свои исследования по выяснению сущности устойчивости растений, вкладывал определенный смысл и предлагал новый термин. Анализ имеющейся информации позволил сделать вывод о встречающихся иногда в научной литературе для отдельных типов устойчивости синонимов, что способствовало возникновению терминологической путаницы. Однако следует признать, что по характеру отношений между растением и патогеном выделяют только 2 типа устойчивости, соответственно, чтобы в дальнейшем избежать неоднозначное толкование в своих исследованиях для обозначения типа устойчивости растений к данному патогену мы будем употреблять

термин «устойчивость» подразделяя ее только на вертикальную и горизонтальную [22, 23, 24].

Первый тип устойчивости характеризуется высоким уровнем и может быть определен как вертикальная, расоспецифическая, моногенная, олигогенная, качественная, кратковременная устойчивость, но только к конкретным физиологическим расам патогена [27, 36, 59, 117, 129]. Данный тип устойчивости узкоспецифичен, и он легко может быть преодолен одноступенчатыми мутациями патогена [23]. Внешнее проявление вертикальной устойчивости, это быстрая гибель зараженных тканей, клеток в виде реакции сверхчувствительности [119, 128], поэтому на растениях с вертикальной устойчивостью патоген не размножается [117]. Отличаясь расоспецифичностью, вертикальная устойчивость контролируется одним или несколькими, качественно отличающимися друг от друга генами, при этом поддающихся учету при гибридологическом анализе [24, 162]. Наличие таких генов обуславливает абсолютный иммунитет к определенным расам патогена, у которых отсутствует комплементарный ген вирулентности [213, 224]. Ярко выраженная вертикальная устойчивость хорошо защищает растение от болезни даже в годы наиболее благоприятные для развития патогена [24], но при этом она недолговечна ввиду расовой нестабильности в популяциях патогенов. Как правило, длительность вертикальной устойчивости по времени достаточна для того чтобы создать ажиотаж в производстве нового сорта, гибрида, но не на столько, чтобы в дальнейшем, когда ажиотаж достигнет предела миновать спад в следствии появления вирулентной расы патогена [130, 132, 220]. Поскольку, оказывая адаптивное давление на популяцию патогена, вертикальная устойчивость способствует образованию вирулентных рас, соответственно по мере увеличения числа рас происходит ограничение действия вертикальной устойчивости поскольку ее эффективность против новых рас не работает [24].

Второй тип характеризуется умеренным уровнем устойчивости, но одновременно ко всем физиологическим расам, составляющим популяцию патогена. Определяется такой тип как горизонтальная, расонеспецифическая, общая, полигенная, полевая, длительная, количественная устойчивость [23, 117, 119, 158, 162, 165, 223]. Данный тип устойчивости присущ всем растениям, однако с агрономической точки зрения, уровень ее не всегда бывает достаточным [22]. Поскольку горизонтальная устойчивость контролирует прежде всего количественную сторону признака и в полной мере отражает степень восприимчивости растения, то как правило, она способствует как уменьшению репродуктивной способности патогена, так и увеличению продолжительности латентного периода [23, 117], хотя реакция сверхчувствительности отсутствует [128, 214, 215]. Известно, что горизонтальная устойчивость контролируется множеством малых генов (полигенов) со слабо выраженным действием [79, 162], соответственно каждый из которых не дает видимого эффекта устойчивости [13]. Однако различные сочетания полигенов может определять ту или иную степень защиты [11, 128, 138]. В ее основе лежат анатомо-морфологические и онтогенетические особенности растения, что обуславливает накопление токсических для патогена продуктов [23, 36, 62, 79, 138]. Наследование горизонтальной устойчивости носит «неопределенный» характер, крайняя ее форма обеспечивается слишком большим числом генов, при этом сосчитать и идентифицировать каждый невозможно [24, 111, 128, 223, 237]. Генотипически обусловленная горизонтальная устойчивость активизируется под влиянием различных факторов [11, 23] и, опираясь на резервные возможности растения, отражает естественный иммунный потенциал [119, 127, 210, 222]. Здесь важно отметить, что, для того чтобы патогену преодолеть полностью существующую горизонтальную устойчивость нужна слишком сложная, можно даже сказать многоступенчатая система генов вирулентности, которая должна для этого диверсифицироваться в патогене в ходе эволюции [20, 27, 33, 65]. Форма проявления горизонтальной устойчивости может быть разной: уход от болезни, морфофизиологические

особенности растений, скорость распространения патогена в тканях [165]. Поскольку основана она на экспрессии множества малых генов, которые не подвергаются селективному давлению патогена, что и обеспечивает «базовую» устойчивость ко всем возможным физиологическим расам патогена, то основное ее эпидемиологическое значение заключается в поддержании стабильного расового состава популяции патогена [23, 65, 140]. Обобщив исследования ряда ученых [23, 27, 38 79, 117, 119, 210, 213, 215, 223] и сопоставив информацию по данному вопросу можно выделить ряд определенных различий по основным признакам между вертикальной и горизонтальной устойчивостью и для наглядности представить их в виде схемы (рисунок 2).

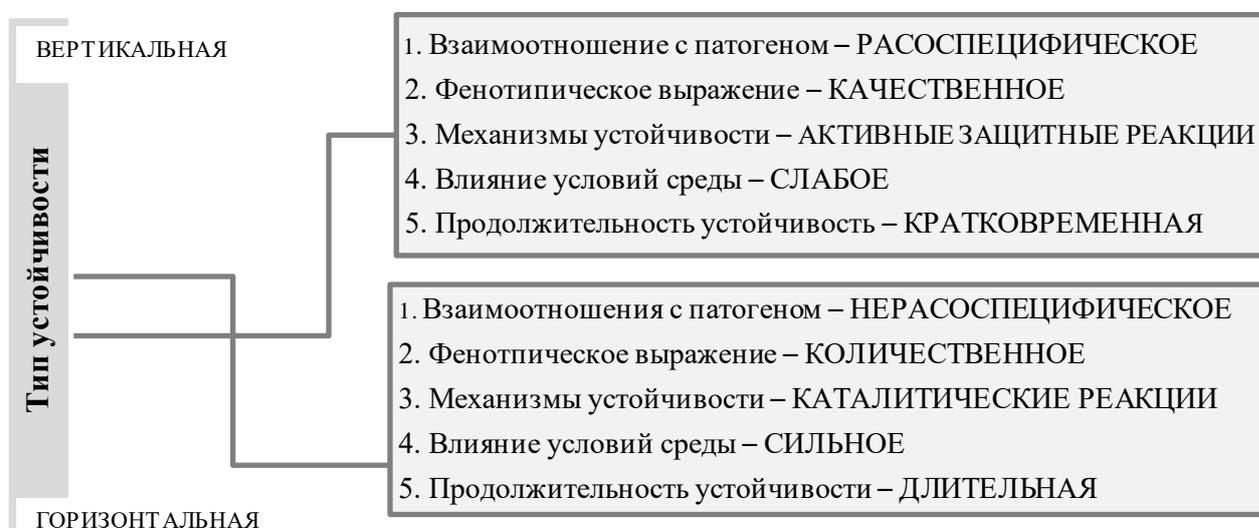


Рисунок 2 – Основные отличия двух типов устойчивости по основным признакам согласно исследованиям ряда ученых, [23, 27, 38 79, 117, 119, 210, 213, 215, 223]

Из-за различия генетической природы, вертикальная и горизонтальная устойчивости оказывают разное воздействие как на патоген, так и на состояние посевов в поле [11, 158, 213]. При распространении инфекции значение горизонтальной устойчивости возрастает только в том случае, если на соседних полях находятся сорта с генетически одинаковой устойчивостью [23, 157], тогда как для вертикальной устойчивости важно чтобы на соседних полях находились сорта с генетически разной устойчивостью [138, 224]. Таким образом, знания об устойчивости растений к патогенным организмам

основаны на биологии и генетики их взаимоотношений [64, 65, 68, 180, 188, 199, 201, 214], а также роли каждого типа устойчивости [23, 37, 158, 220, 223, 224]. Однако необходимо учитывать, что существующая возможность определенных взаимоотношений не всегда приводит к возникновению патологического процесса [140, 158, 159, 160], поскольку его развитие целиком и полностью зависит от комплекса взаимосвязанных факторов [68, 87, 103, 145, 167]. Формирование настоящей концепции об отношениях между растениями и патогенными организмами растянулось на очень длительный период времени, поскольку лишь в конце XIX в. было доказано что растения, патогены, а также условия окружающей среды играют существенную роль в патогенезе, при чем роль изменчивости каждого фактора не только исключительно велика, но и равнозначна [87, 144, 158, 159].

## **1.2 Патологический процесс, общие сведения о ЛМР**

Патологический процесс можно разделить на три последовательные фазы, характеризующие каждый этап взаимоотношений растения и патогена [140]. При рассмотрении вопроса о взаимоотношениях подсолнечника и возбудителя ЛМР [105, 189, 211, 240] можно выделить следующие этапы взаимодействия: «контакт – заражение – заболевание», причем непрерывность патологического процесса [140, 159] и возможность его перехода в следующую фазу зависит не только от внешних условий среды [145], но и от определенных защитных механизмов растения [62], характерных для каждого этапа, а также характера воздействия патогена на ткани растения в разные этапы [105]. Для того чтобы понять, как функционирует система инфекционных болезней растений в целом и выявить связи между компонентами, рекомендуется применять системный анализ, но не как математический прием, а как стратегию исследований [159]. Первая модель патологического процесса была предложена Ван дер Планком (1966), согласно которой появление болезни, интенсивность ее развития зависят от равнозначного влияния трех основных факторов (восприимчивое растение-

хозяин, патоген и внешние условия), а взаимодействие этих факторов следует рассматривать как «треугольник болезни» [22, 24]. Известно, что существование треугольника подчинено законам природы, согласно которым, как бы не были благоприятны два фактора в отсутствии третьего, болезни однозначно не будет, при этом наличие вида определяется лимитирующими факторами, которые могут быть как в минимальном (недостаток), так и в максимальном (избыток) значении [87, 93, 167]. Схематическое изображение равнозначности и не взаимозаменяемости трех основных факторов представлено в виде равностороннего треугольника [22]. Со временем к изначальному варианту модели патологического процесса добавляется еще один фактор, и это уже не треугольник, а тетраэдр, где основанием служит фактор времени [159]. Далее возникла продиктованная временем, необходимость введения в уже действующую модель пятого, но при этом не менее важного элемента – антропогенного [70, 71].

Хотя научно-технический прогресс привел к стремительному росту урожайности сельскохозяйственных культур [72], однако противостояние или даже соперничество в триаде (между человеком – патогеном – растением) все еще продолжается. Причем очень часто с преимуществом в пользу второго, поскольку в агробиоценозах (существование которых определяется поддержкой человека) все еще возникают вспышки массовых болезней растений [70, 131, 132]. Следовательно, в современном представлении «треугольник болезни» следует рассматривать уже как многогранник [159], поскольку антропогенное последствие хозяйственной деятельности человека оказывает большое влияние на формирование фитосанитарных проблем [131], одна из которых связана с накоплением почвенной инфекции и распространению болезней.

Ложная мучнистая роса – болезнь подсолнечника с высокой экономической значимостью. Впервые возбудитель ЛМР был обнаружен в 1876 г. У. Гольштедом вблизи города Кембриджа, штат Массачусетсе, США [105]. С момента, когда было сделано первоначальное описание

патогена в работе американского миколога У. Дж. Фарлоу, т. е. с 1883 г. и до сегодняшнего дня популяция *P. halstedii* смогла не только глобально распространиться [104, 175, 195, 228, 229, 238], но и сильно эволюционировала, что привело к большому разнообразию его вирулентности [5, 9, 10, 75, 178, 179, 189, 197]. Первые биологические характеристики возбудителя ЛМР представил в 1922 г. М. Nishimura – автор углубленного обзора взаимоотношений между растением-хозяином и патогеном [211]. У нас в России большая экспериментальная работа по изучению оомицета была проведена рядом исследователей [104, 147, 174, 176], впрочем, более подробная история связи возбудителя ЛМР и подсолнечника представлена в монографии Н. С. Новотельновой (1966) [105]. Развитию заболевания в посевах подсолнечника способствуют пониженный температурный режим и повышенная влажность, между тем существует прямая зависимость заражения от капельножидкой влаги и концентрации инокулюма [85, 145, 147, 157, 174, 189, 193]. Биологический цикл развития возбудителя ЛМР на подсолнечнике достаточно хорошо изучен [104, 105, 144, 175, 211, 240], подробное описание имеется в работах ряда ученых [90, 105, 211, 240]. Известно, что в своем цикле развития оомицет в пораженных тканях растения образует долго сохраняющие свою жизнеспособность ооспоры, что в дальнейшем способствует накоплению заразного начала (рисунок 3). Поскольку функционирование возбудителя ЛМР связано с паразитированием только на живом растении, впрочем, резервация осуществляется на остатках растений, в том числе, падалицы и сорных трав или находящихся в латентном состоянии органах, в частности в семенах подсолнечника [2, 32, 76, 90, 135, 239]. Сроки заражения падалицы, сорных трав и проявление симптомов ЛМР значительно растянуты во времени, и к моменту, наиболее благоприятному для заражения подсолнечника инфекции в поле может быть уже достаточно [12]. Сорные растения, которые являются побочным растением-хозяином возбудителя ЛМР хорошо известны [32, 76, 135, 239] и

имеют достаточно широкое распространение во многих регионах возделывания подсолнечника (таблица А1).

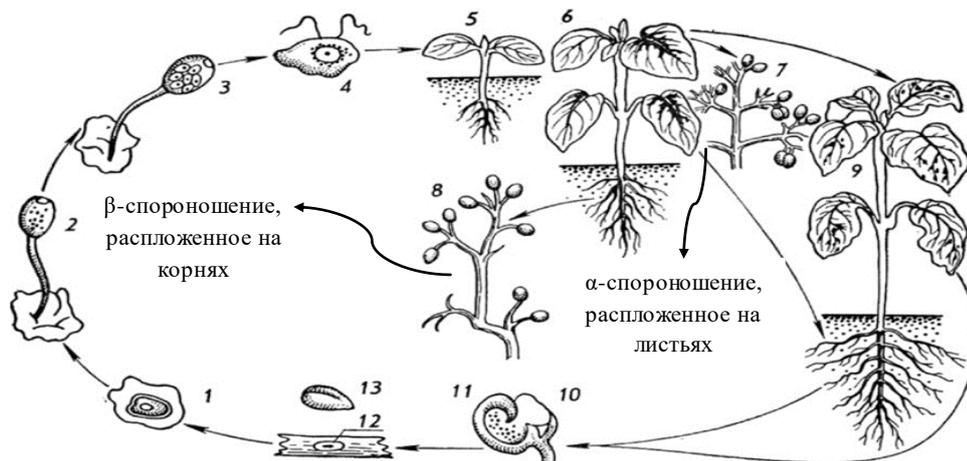


Рисунок 3 – Биологический цикл развития оомицета *P. halstedii* на подсолнечнике, [90]:  
 1 – ооспора; 2 – прорастание ооспоры и образование зооспорангия; 3 – зооспорангий с зооспорами; 4 – зооспора; 5 – первичное заражение; 6 – спороношение;  
 7, 8 – зооспорангиеносцы и зооспорангии; 9 – вторичное заражение; 10 – антеридия;  
 11 – оогония; 12 – ооспора на растительных остатках;  
 13 – мицелий возбудителя в семенах

Источником первичной инфекции служат зимующие ооспоры, образование которых может наблюдаться до конца вегетации растения. Вместе с этим больше всего их образуется в листьях и в ложе корзинки [157]. Обратив на это внимание Новотельнова (1966), иллюстрировала возможные периоды заражения и накопления инфекции в виде схемы [105] (рисунок 4).



Рисунок 4 – Графическая схема накопления в почве инфекционного начала возбудителя *P. halstedii* на подсолнечнике, [105]

В весенний период, наблюдается высокая продуктивность оомицета *P. halstedii*, которая начинается с апреля и может длиться до начала июня, при этом заболевание обнаруживается и хорошо визуализируется уже на

семядольной или первой-второй паре настоящих листьев [105, 147, 174, 193]. При весеннем возобновлении оомицета, когда инфекция проникает через эпиблему корня и эпидермис гипокотилия, наблюдается общее, диффузное поражение всего растения, так возникает первичное заражение [90].

При первичном заражении, еще до появления всходов, возбудитель проникает в корень, и здесь важное значение имеет его возраст [105]. Ввиду того, что прорастание семянки начинается с интенсивного роста первичного корня [102], то в фазе раскрытия семядольных листьев главный корень содержит уже более десяти боковых корешков [146]. При высоте растения 2–3 см отмечается стремительный рост корня, его длина может достигать до 10 см [25], при такой длине корневая система становится более защищенной, это лишает патогена возможности проникновения внутрь и теперь для внедрения ему приходится использовать другой путь [105, 157, 211]. Проникновение инфекции через устьица листьев задерживает симптоматические проявления болезни вплоть до фазы цветения [90], здесь уже характерными являются скрытые и поздние формы проявления болезни, проявляется вторичное заражение и наблюдается местное поражение в виде отдельных пятен [110, 147]. Летний период заражения, обуславливающий накопление инфекции на живых растениях, характеризуется постепенным затуханием интенсивности образования спороношения с последующей зимовкой оомицета в растительных остатках [90, 111]. Таким образом, кроме почвенной инфекции дополнительным источником заражения служит аэрогенный инокулюм, способный перемещаться на дальние расстояния, перенос инфекции от очага на территории свободные до этого от патогена возможен более чем на 1500 м [103].

Симптомы поражения подсолнечника возбудителем ЛМР хорошо заметны и имеют особенный вид. Типичная карликовость растений выражается в сближении междоузлий и утолщении стебля, при этом может наблюдаться гофрированность листьев с растекающейся по жилкам обесцвеченностью и с характерным белым, войлочным налетом на нижней

стороне листа, а также возможна и мозаичность листьев [85, 89, 104, 177]. Зараженные возбудителем ЛМР растения, могут вообще не дойти до стадии образования корзинки, или образуют мелкие, без наклона, торчащие кверху, и утратившие свойство гелиотропизма корзинки [105, 189, 240]. Тогда как высокая степень восприимчивости отдельных растений к возбудителю ЛМР приводит к преждевременной их гибели [2, 84, 110], пораженные растения могут погибнуть уже на 9-й день, в результате чего наблюдается изреженность посевов [9, 177].

Описание симптомов ЛМР имеется в работах многих ученых, в том числе и зарубежных коллег, однако впервые в работах Н. Д. Новиковой (1962) и Н. С. Новотельновой (1966) была представлена дифференциация проявления болезни по ряду форм с учетом характерных симптомов [104, 105]. Изначально Н. Д. Новикова дифференцировала все больные растения на две группы (диффузно или локально пораженные), причем первая группа включала в себя четыре степени поражения – сильное, среднее, слабое и скрытое [104]. Затем, благодаря обширным исследованиям болезни, в условиях Краснодарского края, Н. С. Новотельнова сделала не только более подробное описание симптомов проявления болезни, но и подразделила их сначала на три формы поражения, но в 1963 г. добавила четвертую форму [105]. В последствии О. И. Тихоновым были добавлены еще две формы, вызываемые вторичной инфекцией и характеризующиеся поражением корзинок. Таким образом, были выделены и описаны симптомы шести форм проявления ЛМР на подсолнечнике [104, 105, 147]. Однако В. Ф. Пересыпкин выделяет всего пять форм заболевания подсолнечника ложной мучнистой росой [110].

Существующее разнообразие форм зависит от внешних условий на период заражения и объясняется лишь сортовыми особенностями. Тем не менее определенные взаимоотношения между растением-хозяином и возбудителем болезни могут обеспечивать длительное совместное существование. Здесь речь идет о II форме проявления болезни, выраженное

способностью растений продолжительное время не только вегетировать, но и плодоносить, при этом наблюдаются низкорослые растения с торчащими вверх мелкими корзинками, заполненными недоразвитыми семенами [105,174]. Первичная, вторичная инфекции диффузного распространения возбудителя ЛМР вызывает I и II формы проявления болезни. Симптомы для данных форм общие, но отличаются они по степени их выраженности. Проникая через корневую систему, возбудитель распространяется диффузно, что способствует не только отставанию растений в росте, но и вызывает недоразвитие всех органов. Корни таких растений развиты слабо [110]. Являясь результатом вторичного заражения, III форма болезни выражается местным поражением с полным отсутствием подавления роста растений. Болезнь проявляется на листьях в виде угловатых ограниченных жилками светло-зеленых пятен. Особого влияния на урожай данная форма поражения не оказывает, но способствует накоплению зимующей инфекции [90]. Также известно и о способности распространения оомицета по растению (вверх и вниз) при вторичной инфекции. Данное явление объясняется теорией двухфазности (нисходящей и восходящей фазе), так при диффузном распространении старые ткани могут служить препятствием, затрудняя проникновение [105]. Отсутствие явно выраженных внешних признаков, может быть расценено как своеобразное проявление устойчивости растения, что характерно для IV формы поражения, возникающей в результате инфекции семян. Внешние симптомы почти незаметны, присуще скрытое течение болезни [90, 147]. Как правило, во второй половине дождливого, с высокой влажностью лета может наблюдаться V форма поражения, являясь поздней формой проявления болезни. В результате вторичного заражения проявляется местное поражение, хотя у некоторых растений могут наблюдаться признаки диффузного распространения патогена [110, 147]. Наиболее поздней формой скрытого течения болезни является VI форма поражения. Растение, не имея внешних симптомов поражения, передает своему потомству инфекцию [105, 147]. При III, V формах поражения наблюдается незначительное снижение продуктивности растений. Поздняя

V форма поражения и более поздняя VI форма поражения (скрытого течения болезни) – это тоже следствие вторичной инфекции. На корзинках в фазе цветения проявляется поздняя форма вторичного заражения и вызывает гибель зародышей. В этом случае на лицевой поверхности корзинки возникает участок засохших трубчатых цветков, и темно-зеленого цвета на тыльной стороне корзинки образуется участок уплотненной ткани [90, 105, 110, 147]. Зарубежные коллеги в своих исследованиях, как правило, не используют существующую дифференциацию форм проявления болезни, поэтому в зависимости от стадии развития возбудителя и генотипа пораженного растения, а также с учетом сроков и условий заражения (первичный, вторичный инокулюм) они фиксируют лишь разнообразные симптомы проявления ЛМР на подсолнечнике [75]. Учитывая, что болезнь легко распознается по фенотипическим признакам [105, 157, 193, 211, 240], удалось отследить исторический маршрут глобального расселения популяции *P. halstedii*. Обладая высокой генетической пластичностью, возбудитель ЛМР занял не только западное, но восточное полушария земли [228].

### 1.3 Континентальная миграция возбудителя ЛМР

Согласно информации из реферируемых публикаций, можно выделить несколько волн континентальной миграции оомицета *P. halstedii* [228]. Расселение и закрепление популяции патогена в новых районах обеспечивалось климатическими условиями благоприятными, как для роста подсолнечника, так и для развития возбудителя ЛМР. Впервые экспансия возбудителя ЛМР, в виде карты была представлена в 1954 г. международным микологическим институтом в Кью [105], и через 10 лет появляется обновленный вариант карты [203]. Однако более наглядно и достоверно выглядит современная карта временных и пространственных изменений, происходящих в патогенном разнообразии *P. halstedii* [228]. Таким образом, более чем за 100 лет официального существования возбудитель ЛМР смог «завоевать» четыре континента земного шара (рисунок 5).

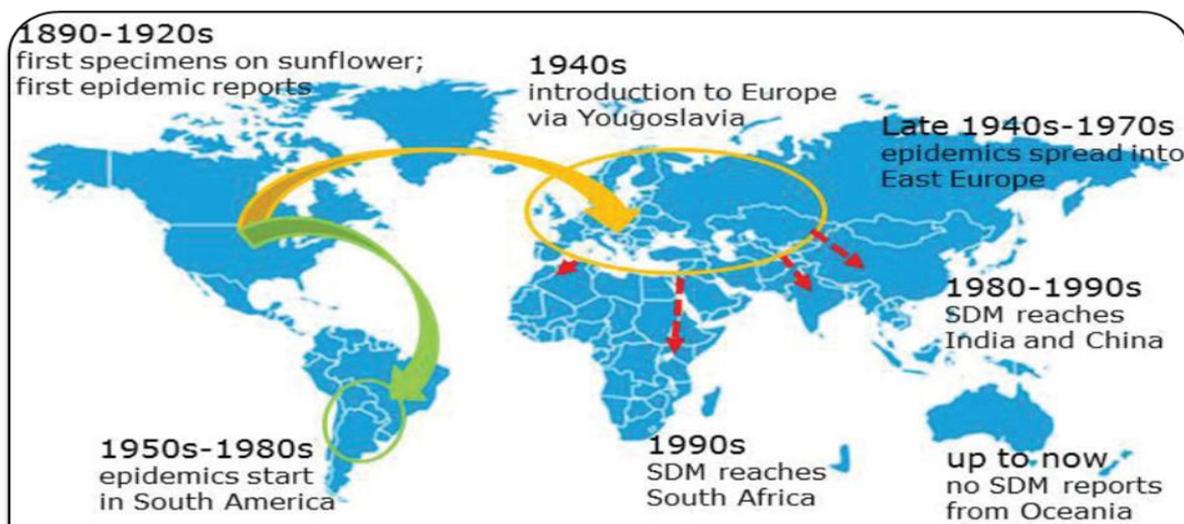


Рисунок 5 – Карта континентальной и межконтинентальной миграции возбудителя ЛМР, Spring (2019)

Способность патогена адаптироваться к различным климатическим условиям и осуществлять заражение в широком диапазоне экологических условий, даже несмотря на постоянно меняющийся состав возделываемых сортов и гибридов подсолнечника, говорит о его эвриозности, а глобальное распространение по миру, представленное на рисунке 5 лишь служит тому подтверждением [105, 228].

Обладая достаточно мощным механизмом внутривидовой изменчивости, возбудитель ЛМР в генетическом отношении не однороден. Существует множество физиологических рас с различной вирулентностью, агрессивностью и способностью поражать определенный генотип подсолнечника [4, 5, 9, 75, 179, 194, 197, 229, 230, 238]. Здесь важно отметить, что в природе популяция *P. halstedii* встречается с популяцией растения-хозяина в конкретных условиях внешней среды, которые по-своему оказывают определенное влияние на патоген и дальнейшую его эволюцию, т. е. образование вирулентной расы может вполне зависеть от происходящих в последнее время изменений климата [73, 74].

Нестабильность расового состава популяции *P. halstedii*, впервые отмеченная в период 1970–1980 гг. наблюдается и по сей день [4, 5, 75, 194, 197], что вполне объясняет необходимость постоянно проводимых во многих

странах мира популяционных исследований возбудителя ЛМР и, как результат, выявление новых его рас. Число зарегистрированных в мире физиологических рас патогена постоянно растет. К примеру, в 2006 г. было известно 35 рас [4, 5, 75, 194, 195, 229], тогда как, к 2015 г. удалось идентифицировать 40 рас [189, 238]. Сегодня, по имеющимся сведениям, их уже порядка 50 [6, 7, 10], но не все выявленные расы способны вызывать одинаковые экономические потери. Наиболее полные обзоры по инвентаризации существующих физиологических рас возбудителя ЛМР были сделаны зарубежными коллегами [194, 195, 229, 230, 231, 238]. У нас в России расовый состав популяции *P. halstedii* изучался в Белгородской области [9, 178, 179], а также в некоторых регионах Южного федерального округа [4, 5, 75, 197].

При возделывании подсолнечника важно знать не только расовый состав возбудителя ЛМР, но и фитопатологическую ситуацию в масштабе, поскольку, как показывает практика, инфицированные одним патогеном растения, не всегда способны сопротивляться воздействию других. Существующая закономерность распространения болезни в определенных климатических условиях, позволила сформировать 3 зоны вероятного риска для выращивания подсолнечника [58]. Потери урожая подсолнечника, с учетом частоты возникающей эпифитотии определяют зону вредоносности болезни (рисунок А2). Однако, несмотря на повсеместную распространенность ЛМР [228], вредоносность ее проявляется различно. К примеру, в России лишь только в красной зоне отмечается высокая степень риска для выращивания подсолнечника. Здесь наблюдается максимально возможный ущерб и более чем высокие потери урожая. Наибольшую площадь занимает зона среднего, так сказать умеренного фитосанитарного риска, с потерей урожая до 20 %. Незначительные потери урожая характерны для третьей зоны, где наблюдается слабая вредоносность возбудителя [58]. Без учета фитопатогенной обстановки, почвенно-климатические условия ЮФО являются вполне благоприятными для возделывания подсолнечника

[15, 92], поскольку формообразовательные процессы патогена здесь происходят с повышенной интенсивностью [5, 10, 75, 197]. Согласно существующей карте зон вероятного риска для возделывания подсолнечника [58] территория Краснодарского края находится в зонах сильной и средней вредоносности возбудителя ЛМР, см. рисунок А2.

Во влажных предгорных районах Краснодарского края в 1950 г. на посевах подсолнечника впервые была обнаружена не характерная для края болезнь – ложная мучнистая роса [104, 161, 176], но при этом имеется и другая информация, согласно которой на опытных полях Всесоюзного научно-исследовательского института масличных и эфиромасличных культур В. С. Пустовойт намного раньше уже встречал, единичные растения с явными признаками поражения ЛМР [123]. По наблюдениям В. П. Ягодкиной, в 1951 г. количество пораженных растений не превышало 20 %, тогда как в 1953 г. уже было более 50 %. Однако по данным В. А. Шалимова в 1956 г. процент пораженных растений в посевах подсолнечника оставался на уровне 25 %. В то же время на отдельных полях было отмечено значительное поражение посевов (70 %), при этом недобор урожая составлял 50 % [104, 161, 176]. Такое быстрое распространение и сильное развитие болезни крайне негативно отразились на урожаях подсолнечника того времени, все районированные и новые перспективные сорта показали высокий уровень поражаемости возбудителем ЛМР [161, 175]. Таким образом, ЛМР являясь деструктивным заболеванием подсолнечника [105] способна вызвать не только остановку роста растения, но и полную его гибель [9, 85, 144, 147]. Обладая определенной гетерогенностью по признаку специализации и благодаря внутривидовой изменчивости, возбудитель ЛМР смог не только глобально распространиться [203, 228], но и «закрепиться» в различных условиях ЮФО [4, 5, 75, 197]. Так, в Краснодарском, Ставропольском краях, Ростовской области и республики Адыгея на протяжении 20 лет ведется непрерывный мониторинг популяции *P. halstedii* сотрудниками лаборатории иммунитета

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. Согласно результатам фитомониторинга, на данной территории, к концу XX в. были зарегистрированы 4 физиологические расы возбудителя ЛМР (100, 300, 310, 330), но с тех пор в структуре популяции патогена произошли значительные перемены, выражающиеся увеличением количества физиологических рас [4, 5]. Только за 15 лет нового столетия количество идентифицированных физиологических рас выросло до 8, к 2016 г. дополнительно стали известны еще четыре расы (334, 700, 710, 730) [75], при этом проведенный в 2018-2020 гг. мониторинг популяции гриба *P. halstedii*, по признаку вирулентности, в условиях Южного федерального округа позволил в некоторых агроценозах снова выявить вирулентные, ранее неизвестные 713, 734, 733 расы патогена [197].

Картина взаимоотношений возбудителя ЛМР и подсолнечника сложна и многообразна [84, 85, 105, 189], однако характерная особенность патогена быстро адаптироваться не только к разнообразию выращиваемого ассортимента сортов и гибридов подсолнечника, но и к применяемым фунгицидам [208, 209, 212] вполне объясняет существующую неоднородность расового состава популяции *P. halstedii* [197, 238]. Для борьбы с возбудителем ЛМР используют химический, биологический, агротехнический и селекционный методы, которые достаточно широко освещены в работах многих ученых [3, 13, 33, 34, 61, 91, 97, 102, 109, 124, 146, 148, 208, 225, 236]. Однако здесь следует учесть, что каждый из перечисленных выше методов, за исключением селекции на устойчивость, не только способствует удорожанию производства подсолнечника, но и не всегда обеспечивает абсолютную защиту. К примеру, сдерживать распространенность болезни только химическим методом, который основан на использовании фунгицидов, удастся лишь на время. Так начиная с середины 90-х гг. прошлого столетия и по сей день периодически появляются сообщения о встречающихся патотипах возбудителя ЛМР, обладающих резистентностью к действию химических препаратов [208, 209, 212], к примеру массовое применение фунгицидов на основе металаксила

( $C_{15}H_{21}NO_4$ ) способствует появлению новых рас возбудителя ЛМР [209]. Следовательно, говоря об эффективности и надежности данного метода борьбы с возбудителем ЛМР необходимо учитывать периодически возникающую в популяции *P. halstedii* изменчивость (способность патогена преодолевать гены устойчивости). Однако несмотря на это в Европе для решения этой проблемы в 2020 г. начали применять новый препарат Люмисена®<sup>®</sup>, с действующим веществом оксатиапипролин ( $C_{24}H_{22}F_5N_5O_2S$ ) от компании Corteva Agriscience [106]. Данный препарат, оказывая мощное воздействие на патоген позволяет минимизировать возможные риски при возделывании подсолнечника [107]. При этом важно помнить, что химический метод борьбы загрязняет окружающую среду. Фунгициды, являясь токсичными не только для животных, но и человека, способствуют снижению активности функциональной деятельности микроорганизмов в почве. Таким образом, даже несмотря на то, что химический метод по объему применения занимает ведущее место в защите растений, данный метод борьбы не лишен серьезных недостатков. При помощи селекции растений на устойчивость к болезням [3, 33, 128] хотя бы частично, можно снять с повестки дня вопрос о загрязнении окружающей среды, который на современном этапе развития нашего общества уже приобрел глобальное значение.

Агротехнический метод является основой для экологически чистого урожая. Эффективность данного метода напрямую зависит от средств и приемов, которые имеют систематический характер и строго регламентированы сроками, соответственно проводятся в определенной последовательности [26, 33, 91, 102, 109, 146]. Строгое соблюдение правил чередования культур в севообороте является наиболее важным приемом [92, 114]. Кроме этого, большое значение имеют способы и качество обработки почвы (глубокая вспашка с оборотом пласта), своевременное уничтожение падалицы и обязательный посев подсолнечника на участках, достаточно удаленных от полей прошлого года, соблюдение пространственной изоляции

[91, 92]. Однако, несмотря на малозатратность и экологичность, агротехнический метод борьбы с возбудителем ЛМР имеет лишь профилактический характер, поскольку исключить возникновение болезни целиком невозможно, но при этом можно существенно снизить потери урожая от нее.

Антагонистические взаимоотношения отдельных микроорганизмов объясняются тем, что один вид способен угнетать другой [97], что и является основой биологического метода борьбы с патогенными организмами, к тому же не противоречит нормальному круговороту и не наносит вред экологии. Использование микроорганизмов или заимствование продуктов их жизнедеятельности для подавления возбудителей болезней, в частности для возбудителя ЛМР вполне возможно [98]. Попытки подбора биологических препаратов для борьбы с патогенными организмами предпринимались неоднократно, в литературе описано достаточно случаев использования препаратов, созданных на основе использования разных биологических агентов (*Trichoderma spp.*, *Pythium spp.*, *Bacillus spp.*, *Entehjbacter spp.*, *Pseudomonas spp* и т. д.). Так, при изучении антифунгальных действий перспективных штаммов грибных и бактериальных антагонистов (*T-2 Trichoderma sp.*, *Xk-1-4 Chaetomium olivaceum*, *Б-12 Bacillus licheniformis* и *Sgrc-1 Pseudomonas fluorescens*) на зооспорангии смеси рас возбудителя ЛМР было выявлено не только отсутствие угнетающего влияния на подсолнечник перспективных штаммов грибных и бактериальных антагонистов, но и установлено их ростостимулирующее действие, проявившееся в увеличении массы корня проростка и развитии боковых корней [99, 100]. Таким образом, биологический метод борьбы с патогенными организмами являясь абсолютно безопасным для человека и экологически безвредным для окружающей среды соответственно имеет ряд преимуществ в сравнении с химическим методом борьбы.

Возделывание устойчивых сортов – это самый эффективный способ защиты посевов подсолнечника от пагубного влияния патогенных

организмов [3, 13, 33, 127, 128, 180, 220, 225], однако при ведении селекции на устойчивость к патогенным организмам важно учесть все нюансы, например, когда приходится работать с растениями-интродуцентами. Устойчивость растений-интродуцентов может быть лишь временным исключением, т. е. до момента появления патогенов, ранее не встречавшихся в регионе возделывания [195]. Но с учетом межконтинентальных перевозок семян и сельхозпродукции, даже при хорошо развитой карантинной службе, такая ситуация длится недолго, как правило, распространение патогенов происходит вслед за распространением растения-хозяина [228].

#### **1.4 Селекция подсолнечника на устойчивость к возбудителю ЛМР**

У нас в стране селекция подсолнечника на устойчивость к возбудителю ЛМР была начата Г. В. Пустовойт и ее учениками под руководством В.С. Пустовойта. [123, 124]. Ими была проведена большая работа по выявлению устойчивости к патогену среди многолетних видов рода *Helianthus*. К середине пятидесятых годов прошлого столетия (при скрещивании топинамбура *H. tuberosus* L. с культурным подсолнечником сортом ВНИИМК 8931 были получены первые межвидовые гибриды подсолнечника [124, 125], они как раз и послужили исходным материалом для получения устойчивых форм к возбудителю ЛМР [126, 127]. Однако отсутствие на тот момент отработанных методик по оценке селекционного материала на устойчивость к патогену могло способствовать вовлечению в селекционный процесс восприимчивого материала. В дальнейшем это не только усложняло создание устойчивых сортообразцов, но и затягивало весь селекционный процесс, в целом. Разработанные в начале шестидесятых годов тепличный и теплично-полевой методы заражения и оценки устойчивости к возбудителю ЛМР селекционного материала позволяли круглогодично проводить оценку [78, 108].

Селекция гибридного подсолнечника на устойчивость к возбудителю ЛМР по-прежнему является одним из приоритетных направлений, вместе с тем

в течение последнего времени она строилось только на использовании доминантных генов устойчивости (*Pl*), гарантирующих вертикальную устойчивость. Как известно, после продолжительного периода стабильности генетической устойчивости всегда наступает период дисбаланса вследствие появления новых рас патогена [4, 5], причем, скорость расообразовательного процесса в настоящее время заметно увеличилась [197], тем самым сократив период, сохраняющий стабильность генетической устойчивости. Говоря о провале селекционной программы, основанной только на защитных механизмах, за счет обеспечения локуса главного гена, важно помнить, что достаточно всего одной мутации чтобы аннулировать данную устойчивость. Поэтому необходимо параллельно вести селекцию и на горизонтальную устойчивость, обусловленную многими малыми генами и действующую независимо от расовой принадлежности [232, 233].

Селекция на горизонтальную, в отличие от вертикальной устойчивости сложна и трудоемка, но этот недостаток в будущем уравнивается более длительным периодом использования. Основная причина длительного сохранения горизонтальной устойчивости объясняется полигенной основой механизмов [23, 130], для преодоления горизонтальной устойчивости растения-хозяина, нужно накопление необходимого ряда генов у возбудителя, которое требует более длительного периода времени, чем выявление одиночной мутации в случае с вертикальной устойчивостью [24]. Обычно оба типа устойчивости рассматриваются как взаимно исключающие друг друга, однако наилучшим вариантом является комбинация обоих типов, поскольку каждый из них помогает другому. Поскольку борьбу с болезнью нельзя ориентировать на полное подчинение патогена, так как, он является частью растительного сообщества и едва ли удастся ликвидировать его полностью, однако установить контроль над расообразовательным процессом возбудителя ЛМР за счет селекции на долговременную устойчивость вполне возможно. Для этого предложено несколько стратегий селекции: пирамидирование генов устойчивости, создание мультилинейные,

конвергентные сортов, объединение в одном генотипе горизонтальной и вертикальной устойчивости [8, 33, 66, 69, 233, 236].

На проблеме создания сортов с длительной устойчивостью сосредоточено внимание многих ученых. Сочетание генов вертикальной устойчивости с генетическими системами, характеризующимися широким спектром горизонтальной устойчивости, является обязательным условием селекции на длительную устойчивость [72]. Долговременной устойчивости можно добиться также за счет использования доноров неспецифической устойчивости и пирамидирования генов специфической устойчивости [8], поскольку пирамидирование генов в одном генотипе может повысить не только уровень устойчивости, но и стабилизировать популяцию патогена, за счет снижения его репродуктивной способности. В современной литературе имеется ряд примеров по созданию устойчивых сортов за счет пирамидирования генов устойчивости, однако данная стратегия пока еще сложна для практического воплощения в гибридном подсолнечнике, поскольку существуют определенные трудности идентификации генов и оценки их взаимодействия. Пирамидирование доминантных *Pl*-генов устойчивости, обеспечивающих устойчивость к определенной расе возбудителя ЛМР это пока еще трудно реализуемый проект для гибридного подсолнечника. Работа по поиску и анализу молекулярных маркеров устойчивости к возбудителю ЛМР на подсолнечнике в ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК была начата совсем недавно, на сегодняшний день было апробировано двадцать четыре маркера генов *Pl*<sub>5</sub>, *Pl*<sub>6</sub>, *Pl*<sub>8</sub>, контролирующих устойчивость к разным расам возбудителя болезни. Сложность данной работы заключается в большом количестве физиологических рас патогена, устойчивость к которым контролируют около 30 на сегодняшний день известных *Pl*-генов, причем устойчивость к одной расе могут контролировать разные гены иногда сцепленные или находящиеся в одном кластере [6,7, 10, 219].

Изначально идея создания многолинейных или мультилинейных сортов принадлежала П. Йенсену, который выдвинул основной принцип создания сортов, тогда как N. Borlaug (1959) на примере пшеницы осуществил подробную разработку данного принципа, однако теоретическое обоснование и практическое значение создания и возделывания мультилинейных сортов принадлежит J. A. Browning (1954). Принцип создания мультилинейных сортов [11, 180, 182] был задуман исключительно для борьбы с патогенными организмами, однако широкого распространения в производстве такие сорта так и не получили. Даже несмотря на то, что мультилинейные сорта обеспечивали длительную защиту, в тоже время, они способствовали и появлению вирулентной расы [23]. Хотя накопление такой расы на мультилинейном сорте невозможно, поскольку всегда есть возможность заменить сильно поражающуюся линию другой [180]. Стратегия создания «мультилинейных сортов» для селекции гибридов подсолнечника ( $F_1$ ) также трудно приемлема, поскольку будет нарушено основное преимущество гибридов – их единообразие. Таким образом, долговременной устойчивости гибридов подсолнечника к возбудителю ЛМР можно добиться, как за счет пирамидирования генов устойчивости [233], так и за счет объединения в одном генотипе двух типов устойчивости (горизонтальной и вертикальной) [236]. Причем комбинация вертикальной и горизонтальной устойчивости в одном генотипе является наиболее эффективным типом устойчивости, так как задержка возникновения эпифитотии на фоне горизонтальной устойчивости увеличивается, а замедленное размножение паразита сокращает возможность возникновения расы, преодолевающей эффективный ген вертикальной устойчивости. Таким образом, концентрация увеличенного числа генов обуславливает длительную устойчивость, детерминированную функциональной спецификой продуктов этих генов [236]. Соответственно такого сочетания устойчивости легко добиваться при создании гетерозисных гибридов. Если одна из родительских форм, к примеру, отцовская защищена вертикальной устойчивостью, а другая, т. е. материнская форма

горизонтальной, то в гибриде они объединяются. При этом не имеет значения маскирующее действие вертикальной устойчивости, селекционер уверен, что в гибриде присутствует и та и другая. Таким образом, селекция гибридов подсолнечника на долговременную устойчивость к возбудителю ЛМР открывает перспективу долгосрочной стабильности, так как позволяет исключить один из наиболее важных факторов, влияющий на изменения и адаптационные способности популяции *P. halstedii*, а именно давление стабилизирующего отбора, возникающее при применении способов борьбы направленных на ликвидацию патогенов.

### **1.5 Селекция линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника**

Генетические ресурсы наследственной изменчивости, т. е. внутривидовое разнообразие качественных и количественных признаков исходного материала, играют важную роль в селекции [13, 14, 15, 139], чем больше желательных генов находилось в исходном материале, тем выше вероятность выделения из него лучших генотипов, которые в дальнейшем передадут их потомству [14, 15, 19, 234]. Иначе говоря, исходный материал – это не только первое звено, но и одно из наиболее важных звеньев селекционного процесса [13, 28, 33].

Для получения линий-восстановителей фертильности пыльцы в качестве исходного материала как правило используют полученные на основе ЦМС гибриды, а также созданные с участием лучших самоопыленных линий синтетические популяции [14, 93], очень редко рассматривают сорта, поскольку они не могут служить донорами признака рецессивной ветвистости стебля, а также из-за низкой концентрации доминантных генов восстановления фертильности пыльцы, хотя для большинства современных сортов характерна различная степень концентрации генов восстановления фертильности пыльцы [16]. Путем инбридинга и направленного отбора можно получить выравненные по фенотипу [186, 205, 218] с желаемыми

признаками родительские линии подсолнечника [13, 28, 60, 206, 207, 217]. Однако характерной особенностью селекции родительских линий подсолнечника является разница в требованиях, предъявляемых к ним. К линиям-восстановителям фертильности пыльцы, как к отцовским линиям, предъявляется ряд особых требований [16, 19]. Во-первых, они должны обладать высокой комбинационной способностью. Во-вторых, иметь высокую пылецовую продуктивность и хорошую восстановительную способность, а для рентабельного семеноводства важен ген рецессивной ветвистости [13, 15, 19, 95, 207].

По литературным данным, восстановление фертильности пыльцы определяют два ядерных доминантных гена  $Rf_1$   $Rf_2$  [95], при этом ген  $Rf_2$  присутствует практически во всех инбредных линиях и даже у закрепителей ЦМС, тогда как ген  $Rf_1$  несут только линии-восстановители фертильности пыльцы [96]. Присутствие доминантных генов  $Rf$  в гомозиготном состоянии у линии, в дальнейшем обеспечивает полное восстановление фертильности пыльцы у создаваемого гибрида. И, наконец, в-третьих, они, должны обладать устойчивостью к возбудителю ЛМР [14, 19]. Вовлечением в селекционный процесс доминантных генов, обеспечивающих вертикальную устойчивость к возбудителю ЛМР, можно получить отцовские формы подсолнечника (линии-восстановители фертильности пыльцы) с вертикальной устойчивостью к желаемым расам патогена [116, 126]. Учитывая, что для каждой климатической зоны характерен определенный расовый состав популяции патогена, своевременная регистрация физиологических рас позволяет начать селекционную работу на вертикальную устойчивость еще до момента массового распространения выявленных рас [77, 115]. Основой селекционных программ по созданию гетерозисных гибридов подсолнечника с долговременной устойчивостью к возбудителю ЛМР должны являться родительские линии [41, 49], обладающие разным типом устойчивости [45].

Как правило, гены устойчивости входят в один сцепленный блок с генами, контролирующими другие не только полезные, но иногда и нежелательные для селекции как признаки [13, 225], кроме этого необходимо помнить и о том, что иногда устойчивость может отрицательно коррелировать с хозяйственно полезными признаками [15, 33], генетика иммунитета сложна и еще недостаточно изучена. Максимальная величина гетерозисной селекции гибридов подсолнечника зависит как от происхождения родителей, так и от степени родства. Поскольку проявление гетерозиса легко объяснимо генетической связью отдаленных форм одного и того же вида [13, 15, 149, 155]. По причине того, что продуктивность будущих гибридов подсолнечника зависит от возможностей родительских линий, рядом ученых [60, 94, 186, 207] были проведены исследования по изучению корреляционных связей родительских линий и их гибридов. Однако кроме генотипа скрещиваемых родительских линий величина эффекта гетерозиса зависит от биотических и абиотических факторов, формирующих условия среды, в которых испытываются гибриды [28, 60].

Определение комбинационной способности родительских линий является важным этапом в селекционном процессе [17, 30, 81], такая диагностика существенно снижает затраты труда селекционера, и дает возможность выбраковать заведомо бесперспективные линии [151, 152]. Знание характеристики линии по комбинационной способности позволяет успешно вести подбор пар при скрещивании [150, 153]. В 1942г. было предложено выражать комбинационную ценность для одной и той же формы двумя способами, согласно которым средняя величина гетерозиса, проявляющаяся по всем гибридным комбинациям, указывает на общую комбинационную способность (ОКС), тогда как отклонение какой-либо конкретной комбинации от этой величины говорит о специфической комбинационной способности (СКС) [227]. Поскольку ОКС обуславливается аддитивными (суммарными) эффектами генов в то время, как СКС неаддитивными взаимодействиями генов (эпистаз, доминирование,

сверхдоминирование), то ОКС нужно рассматривать как наиболее ценный критерий оценки [190]. Наиболее полную информацию о комбинационной способности селекционных форм получают в системе диаллельных скрещиваний [151, 152, 192], однако при наличии большого числа линий провести оценку каждой на СКС технически невозможно, поэтому целесообразно на начальном этапе проводить оценку на ОКС. [81, 190]. Эффективный путь выявления линий с высокой комбинационной способностью лежит через изучение урожайности и других признаков гибридов, созданных с участием повторяемых линий-тестеров (топкросс) [30, 141, 153, 155]. Метод топкросса широко используется для оценки комбинационной способности линий [81, 204], сущность которого заключается в том, что все изучаемые линии скрещиваются с общим тестером. Тестеров, как правило, должно быть не менее двух [190]. Выявление ОКС методом топкросса требует меньших затрат средств, в сравнении с диаллельными скрещиваниями [137, 191, 192]. Известно, что ОКС и СКС наследуется независимо, но при этом их величина зависит не только от генотипа, но и от внешних условий среды [152, 226], причем ОКС в меньшей степени зависит от условий среды, чем СКС [151, 192], соответственно для получения точных данных по СКС требуется большее число испытаний [186], чем для определения ОКС [13, 33, 219]. Оценка на комбинационную способность может проводиться не только в ранних поколениях инбридинга  $F_3$ , поскольку ряд авторов ориентируют на более поздних поколениях  $F_5$  [153, 204, 207]. Таким образом, для получения гибридов подсолнечника с долговременной устойчивостью к возбудителю ЛМР, в качестве отцовских форм, необходимо использовать линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника, характеризующиеся не только устойчивостью к патогену, но и учитывать значение ОКС [51].

Таким образом, анализ литературы свидетельствует об актуальности выбранной темы исследований, и необходимости ее проработке, особенно в аспекте селекции подсолнечника на долговременную устойчивость.

## **2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ**

В 2016–2021 гг. проводили исследования в рамках научно-исследовательской программы АААА-А16-116050560081-1 «Создать высокопродуктивные линии и гибриды подсолнечника разных групп спелости масличного и кондитерского направлений, устойчивые к основным патогенам и стрессовым условиям среды, новый исходный материал подсолнечника с сочетанием ценных признаков для селекции» лаборатории селекции гибридного подсолнечника отдела селекции и первичного семеноводства подсолнечника ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. Полевые опыты закладывали на центральной экспериментальной базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, в северо-восточной части г. Краснодара, на третьей террасе реки Кубань.

### **2.1 Характеристика почвенно-климатических условий района исследований**

Центральная экспериментальная база ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, находится в пределах центральной агроклиматической зоны Краснодарского края, на границе зон недостаточного и умеренного увлажнения [1, 80]. В теплый период по обеспеченности влагой считается неустойчиво увлажненной, ГТК = 0,85, тогда как при значении ГТК = 0,5–1,0 зона считается засушливой [134]. За год выпадает 650–750 мм осадков, причем выпадение осадков не всегда равномерное, в период вегетации подсолнечника могут наблюдаться кратковременные засухи. Источником увлажнения почв служат исключительно атмосферные осадки. Сумма положительных температур составляет 4000...4050 °С. Средняя влажность воздуха 72 % [1, 163].

Почвы экспериментальных полей представлены черноземом выщелоченным слабогумусным, в верхнем пахотном слое содержанием гумуса находится в пределе 4,0–4,7 %, тогда как с увеличением глубины

содержание значительно уменьшается, вплоть до 1,7 % [136]. Почва хорошо оструктурена, характеризуется как комковато-зернистая с рыхлым сложением в пахотном слое, в подпахотном слое зернисто-комковатая [143]. Такая почва обладает хорошей водопоглотительной способностью, но при этом не всегда накапливает достаточное количество доступной для растений влаги, как правило, в 2-метровом слое почвы запас влаги находится в пределах 560–690 мм и только 40 % составляет долю продуктивной влаги [136, 143].

Поскольку Краснодар расположен на правом берегу реки Кубани, на расстоянии 90–120 км. к востоку от Черного и Азовского морей [1], то особую роль в формировании климата играют теплые моря и горы Большого Кавказа. Климат Краснодара согласно классификации, Кеппен-Гейгера, можно охарактеризовать как переходный от умеренно-континентального Dfa к сухому субтропическому Cfb [80]. Зима начинается в январе, при этом считается мягкой, переменчивой. Так, во время прохождения арктического антициклона вероятны морозы, а при выносе теплого воздуха с юга-запада возможно потепление до +15 °С. Характерными осадками для зимнего периода могут быть дожди, снега, мокрый снег с дождем, вероятен и «ледяной дождь» [1, 163]. Весна, обычно начинаясь со второй половины февраля, считается ранней с свойственными для нее резкими перепадами температуры воздуха от повышения до +20 °С (февральские окна) к резкому понижению до +4 °С. Для апреля характерен «сезон ветров», который стихает лишь к середине мая. Как правило вначале мая могут наблюдаться заморозки. Весна редко бывает прохладной и, затяжной обычно она резко переходит в лето [1]. Самый длинный и жаркий сезон в Краснодаре – это лето. Начинается оно обычно в мае со средней продолжительностью от 150 до 160 сут. В мае-июне возможно повышение температуры воздуха выше +30 °С, влажность и естественная конвекция в этот период приводят к частым кратковременным грозовым ливням, тогда как в июле-августе дожди и грозы наблюдаются реже, что объясняется деятельностью атмосферных фронтов, воздух становится гораздо суше.

Самая комфортная погода обычно бывает в сентябре, дневная жара сменяется ночной прохладой [163]. Осень чаще всего начинается не раньше октября и отличается как правило большим количеством осадков. Для Краснодарской осени характерен период «бабье лето» с сухой и солнечной погодой до +25 °С и плавный переходит в мягкую зиму, с длительным безморозным периодом и с крайне неустойчивым снежным покровом. В ноябре возможны заморозки и обычно начинают дуть ветра, но не такие сильные и продолжительные, как в начале весны. Однако в силу преобладания положительных температур зима чаще всего бывает малоснежной [1, 163].

## **2.2 Погодные условия в период проводимых исследований**

Проведя сравнительный анализ погодных условий за 5 лет исследований, мы обнаружили различия не только в температурном режиме, но и отметили резкое колебание осадков (таблица 1).

В июне 2016 г. наблюдалось обилие осадков ливневого характера, сумма осадков 176 мм, – это наивысший показатель за весь период исследований, тогда как в июне 2018 г. осадков выпало значительно меньше – всего 11,0 мм, причем распределение осадков по декадам было следующим: в первую декаду – 0 мм, во вторую декаду – 3 мм, в 3 декаду – 8 мм. Но, если сравнить сумму осадков за июль этих лет, то мы уже увидим другую картину, с точностью до наоборот.

Самое минимальное количество осадков всего 6,8 мм за весь период исследований выпало в августе 2018 г. Количество выпавших осадков в течение месяца и по годам относительно среднемноголетнего показателя значительно разнятся. Превышающих среднемноголетний показатель в 2016 г. было 4 месяца (январь, июнь, сентябрь, декабрь), в 2017 г. 3 месяца (май, июль, декабрь), в 2018 г. 5 месяцев (февраль, март, май, сентябрь, декабрь) и в 2019 г. 3 месяца (январь, июль, август).

Таблица 1 – Характеристика метеорологических условий в период проведения опытов, г. Краснодар, цифровая метеостанция ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2016–2020 гг.

Год	Сумма осадков, мм												Данные за год
	Месяц												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
2016	90,8	47,2	29,2	25,6	62,2	176,1	43,4	27,0	78,3	43,3	93,8	66,4	784
2017	21,3	35,0	52,2	43,5	116	63,4	86,7	11,2	18,2	68,8	49,9	77,2	644
2018	21,0	81,6	150	17,6	86,0	11,0	119	6,8	80,4	44,8	49,8	71,4	740
2019	75,4	27,4	54,8	42,6	67,6	17,4	134,6	57,0	43,8	45,2	16,4	40,6	623
2020	64,0	55,0	18,0	4,4	89,0	37,0	105,0	11,0	65,0	17,0	25,0	21,0	512
Ср. мн*	63,8	52,9	66,7	49,8	68,2	80,0	62,8	42,4	49,8	62,9	66,7	70,7	737
Средняя температур воздуха, °С													
2016	0,2	7,1	8,5	14,7	17,7	23,4	25,8	27,2	18,8	10,9	7,0	1,2	13,3
2017	0,6	1,4	9,0	12,1	17,5	22,0	24,8	26,3	21,3	12,2	6,4	5,2	13,2
2018	1,0	2,7	6,1	13,5	19,1	23,2	26,2	25,4	19,5	13,8	3,6	2,6	13,1
2019	2,7	2,8	6,2	11,9	19,3	25,1	23,0	23,6	18,2	12,9	6,1	3,8	13,0
2020	2,4	4,5	9,7	10,8	17,2	23,6	26,4	24,6	21,7	16,7	6,0	2,3	13,8
Ср. мн*	0,8	1,9	6,4	12,4	17,9	22,1	24,8	24,6	19,0	12,7	6,4	2,4	12,6
* – среднемноголетнее значение (1999–2019 гг.)													

Наибольшее годовое количество осадков 784 мм выпало в 2016 г., что на 50 мм выше среднемноголетнего показателя. Наименьшее годовое количество осадков 623 мм было отмечено в 2019 г., при сравнении со среднемноголетним показателем это меньше чем на 100 мм. По количеству осадков июнь 2018, 2019 гг. не сильно отличается, однако в 2018 г. была зафиксирована аномальная засуха, которая привела к формированию глубоких почвенных трещин и разрыву боковых корней подсолнечника, а ливневые дожди с сильными порывами ветра способствовали полеганию отдельных растений. Таким образом, не зависимо от года исследований распределение осадков по месяцам было крайне неравномерным. В течение вегетации до начала налива семян они наблюдались в достаточном количестве и умеренные осадки были отмечены в конце налива семян, что вполне соответствовало потребностям подсолнечника в возможности формирования урожая.

Для нормального роста и развития подсолнечника оптимальная температура воздуха находится в интервале 20...30 °С, но наиболее комфортным является интервал 20...25 °С [25], при этом повышение температуры более 30 °С сказывается крайне неблагоприятно [26], и способно оказывать негативное влияние не только на рост, но и на дальнейшее развитие подсолнечника в целом [102].

Анализируя полученные данные по температурному режиму, мы видим, что среднемесячные значения температуры воздуха в период вегетации подсолнечника находились в допустимом, вполне комфортном для него пределе 17...26 °С, что в целом соответствует биологическим требованиям подсолнечника. Показатель средней температуры воздуха по годам исследований находился в пределе 13,0...13,3 °С, за исключением 2020 г. (13,8 °С), что более чем на градус выше среднемноголетнего значения (12,6 °С). Таким образом, полученные данные говорят о том, что значения температуры воздуха практически во всех случаях хотя и превышали среднемноголетний показатель, но были близки к благоприятным.

### **2.3 Исходный материал**

Исходным материалом для получения новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника с устойчивостью к различным расам возбудителя ЛМР служили коммерческие гибриды подсолнечника иностранной селекции (поскольку они уже сочетают в себе лучшие качества материнских и отцовских форм), а также синтетики (созданные на основе лучших константных линий селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК). Данный исходный материал обладает рядом ценных селекционных признаков и имеет разное географическое происхождение.

Для получения экспериментальных гибридных комбинаций с долговременной устойчивостью к возбудителю ЛМР в работу включали константные самоопыленные линии подсолнечника с различным типом устойчивости к патогену. В качестве материнских форм использовались ЦМС-линии, а также два простых невосстановленных гибрида с высоким и средним уровнем горизонтальной устойчивости к возбудителю ЛМР. В качестве отцовских форм в скрещивание вовлекали созданные новые линии-восстановители фертильности пыльцы, обладающие вертикальной устойчивостью к выявленным в ЮФО разным расам возбудителя ЛМР.

### **2.4 Методика проведения опытов**

При проведении исследований применялся системный подход. Теоретико-методологическую основу исследований составили методы планирования и проведения опытов, а также лабораторные исследования. Закладку опытов, фенологические наблюдения, биометрические измерения, учет урожая и других хозяйственно полезных признаков линий и гибридов подсолнечника проводили согласно должных методик, часть из которых разработана в ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, а также с использованием необходимых ГОСТов и соответствующих программ [55-57, 63, 77, 82, 83, 91, 92].

### *2.4.1 Полевые опыты*

Полевые опыты закладывали на полях селекционного севооборота согласно принятой в Краснодарском крае технологии возделывания подсолнечника [91, 92]. Предшественником для закладки полевых опытов был озимый ячмень. Посев семян подсолнечника осуществляли селекционной пневматической сеялки «Nege 95 DT», а также использовали ручные сажалки. В фазе 3-я пара настоящих листьев делали прорывку растений, оставляя по одному наиболее развитому растению. Уход за посевами включал две междурядные культивации и ручные прополки по мере появления сорняков. Полевые опыты размещались в питомниках лаборатории селекции гибридного подсолнечника. В питомнике селекционных линий изучали горизонтальную устойчивость восприимчивых к возбудителю ЛМР родительских линий подсолнечника. Семена высевали селекционной сеялкой на двухрядных делянках в двукратной повторности, рендомизированными блоками. Создание и изучение линий разных поколений инцухта проводили в питомнике исходного материала на однорядных делянках, без повторений. Отбор лучших растений начинали с  $I_3$ , что предполагает проведение соответствующих учетов и наблюдений за признаками и свойствами растений, поскольку на данном этапе селекционного процесса они проявляются наилучшим образом [19, 60]. Лучшие растения подвергали принудительному самоопылению [226] с использованием индивидуальных изоляторов [18], из спанбонда размером  $40 \times 50$  см, которые применяли перед началом раскрытия язычковых цветков. В опытах по созданию линий восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника использовали метод Педигри, заключающийся в индивидуальном отборе растений в расщепляющихся поколениях с отслеживанием родословной растений вплоть до получения константных линий [19]. В течение вегетации осуществляли фенологические наблюдения и биометрические измерения. Основную браковку растений по ряду признаков (высота центрального побега, тип ветвления, расположение

и наклон центральной корзинки) делали до начала цветения, а по поражению болезням вплоть до уборки.

Фитопатологическая оценка пораженности растений подсолнечника возбудителем ЛМР в полевых условиях основалась на визуальных наблюдениях без использования инструментальных способов учета реакции растений. Поскольку возбудитель ЛМР вызывая патологические изменения в растениях, которые проявляются внешне разнообразными формами болезни, при этом симптомы характерные для 1–3 формы болезни хорошо визуализируются соответственно необходимости в дополнительном использовании инструментальных способов нет (рисунок 6).

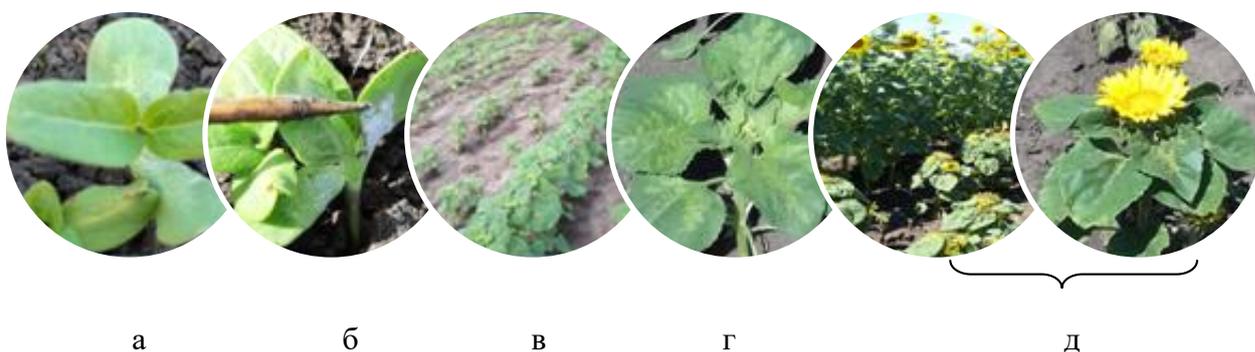


Рисунок 6 – Симптомы поражения подсолнечника возбудителем ЛМР (оригинал):

а – спороношение на семядольных листьях; б – войлочный налет;

в – отстаивание в росте, изреженность посевов;

г – гофрированность листьев с растекающейся по жилкам обесцвеченностью;

д – фаза цветения, мелкие прямостоячие корзинки

Для получения экспериментальных гибридных комбинаций закладывали участки гибридизации, где родительские линии высевали чередующимися 1–2-рядными делянками по схеме АББАББА и т. д., где А – материнская форма, Б – отцовская форма (рисунок 7). В случае разницы в продолжительности периода цветения семена родительских линий высевали селекционной сеялкой и ручными сажалками в несколько сроков. Гибридизацию проводили под парными изоляторами из спанбонда размером 40 × 80 см, которые одевали за 2–3 дня до начала цветения. С 9 до 11 часов осуществляли опыление, с чередованием через день, всего делали 3–4 опыления. Уборку селекционного материала осуществляли вручную индивидуально в пакет из крафт-бумаги. После уборки проводили

лабораторные анализы, с обязательной оценкой селекционного материала на устойчивость к возбудителю ЛМР [77].



Рисунок 7 – Участок гибридизации (оригинал):  
а, б – до цветения; в, г – в период цветения

Оценку экспериментальных гибридных комбинаций проводили в питомнике испытания гибридов (ПИГ) на четырехрядных делянках, в трехкратной повторности. Общая площадь делянки 28,0 м<sup>2</sup>, учетная – 14,0 м<sup>2</sup>. Норма высева растений составляла 60 тыс. шт./га. Фенологические наблюдения проводили на учетных средних рядах делянки. Фиксировали даты посева, всходов (при раскрытии семядолей на поверхности почвы, не менее 75 % взошедших растений), фазу начало цветения (при цветении первого, периферийного, круга трубчатых цветков – пыльники выходят за пределы цветка). В период прекращения роста растений проводили биометрические измерения, которые выполняли для следующих признаков: высота растений и диаметр корзинки. Объем выборки составлял 25 учетных растений на делянке. Уборку опытных делянок осуществляли при помощи комбайна Wintersteiger Classik, на двух центральных рядах, краевые (защитные) ряды из учета, исключали.

#### ***2.4.2 Вегетационные опыты***

При условии успешной работы в полевых условиях, начиная с первых этапов селекции родительских линий, и до передачи нового гибрида на государственное сортоиспытание требуется не менее 10–12 лет. Межсезонное проведение научных исследований в области селекции предусматривает применение климатических камер [31, 82, 83].

В своих исследованиях мы использовали климатическую камеру и вентилируемую теплицу, что позволило значительно сократить селекционный процесс (рисунок 8).

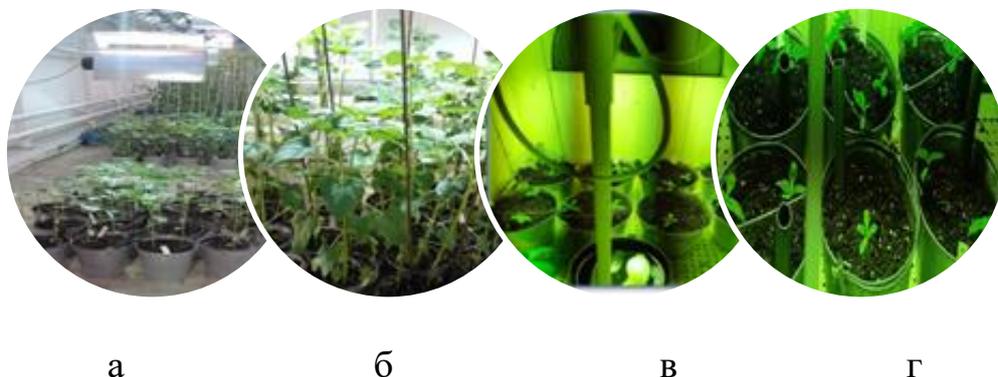


Рисунок 8 – Промежуточный этап селекции в искусственных условиях(оригинал):  
а, б – вентилируемая теплица; в, г – климатическая камера (КВ–2РП)

Климатическая камера и вентилируемая теплица обеспечивают не только выбор, но и поддержание необходимых условий путем стабильного автоматического режима. Искусственное освещение обеспечивалось настраиваемыми по высоте светильниками Фотос-4 с металлогалогенными лампами. Лучшими лампами (МГЛ) для выращивания растений считаются растениеводческие лампы ДРИ-2000-6. Уровень освещенности этой лампы 25 килолюкс при фотопериоде 16 ч (день) и 8 ч (ночь) [120]. Для поддержания необходимых параметров в камере и теплице используется как ручной, так и автоматические режимы, регулируется температура теплоносителя и вентиляция воздуха [31]. Вентилируемые теплицы общей площадью 250 м<sup>2</sup>, при рабочей зоне в 190 м<sup>2</sup>. Температура воздуха в теплице днем +25 °С, ночью +22 °С, с точностью ± 1 °С. В рабочей зоне теплицы равномерность обмена воздуха обеспечивается естественной системой вентиляции. Благодаря вентиляции создается достаточное содержание СО<sub>2</sub>, в рабочем объеме теплицы. Система полива предусматривает наличие кранов для шлангового полива. Камера КВ-2РП общая площадь 6 м<sup>2</sup>, высота 2,20 м., с автоматически регулируемые параметрами, при температурном диапазоне от + 10 °С до + 40 °С, и относительной влажностью воздуха 60-70%. Температура воздуха в камере днем +25 °С и ночью +22 °С, с точностью

$\pm 1,0$  °С. Растения выращивали в сосудах по 2 растения, заполненных торфогрунтом, объем сосуда 8–10 л. Кастрацию выполняли ручным способом, с помощью пинцета. Пыльцу собирали в бумажные пакеты из крафт-бумаги, опыление проводили в обеденные часы. Для изоляции использовали изоляторы из спанбонда (20 × 30). Полив производили по мере необходимости. Уборку растений проводили в фазе лимонно-желтой корзинки. Корзинки обмолачивали вручную, семена подсушивали при комнатной температуре.

### ***2.4.3 Лабораторные опыты***

После обмолота и очистки, семена изучаемых сортов образцов взвешивали, определяли влажность на влагомере Wile-65. Урожай семян приводили к стандартной влажности (10 %) и делали пересчет на урожайность. Для отбора по масличности, массе 1000 семян анализировались семена, полученные от свободного опыления. Масличность семян определяли в лаборатории физических методов исследований ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, методом ядерно-магнитного резонанса по ГОСТ 8.597-2010 [57]. Массу 1000 семян определяли по ГОСТ 12042-66 [56]. Лабораторную оценку устойчивости подсолнечника к возбудителю ЛМР проводили в лаборатории иммунитета ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, путем искусственного заражения проростков [77]. В лабораторных условиях на устойчивость к возбудителю ЛМР оценивались все изучаемые линии подсолнечника, а также экспериментальные гибриды. В качестве инокулюма использовали все выявленные в ЮФО расы (330, 710, 730, 334, 713, 733, 734) возбудителя ЛМР [77]. Лабораторную оценку на устойчивость к возбудителю ЛМР условно можно разделить на три этапа, каждый из которых представлен на рисунке 9. Первый этап заключается в проращивании семян с закладкой изучаемых образцов в рулоны фильтровальной бумаги и помещением их в термостат. Проращивание происходит при температуре 25 °С до достижения корешка 1–2 см, примерно в течение 2–3 суток. Заражение проростков подсолнечника проводили на втором этапе. Перед инокуляцией снимали лузгу и семенную

оболочку для того, чтобы убедиться в отсутствии поражения другими патогенами. Затем проростки подсолнечника раскладывали рядами в пластиковые растильни (через 5 рядов изучаемых образцов один ряд контрольный, универсально восприимчивый генотип), корни накрывали полосками влажной ваты.

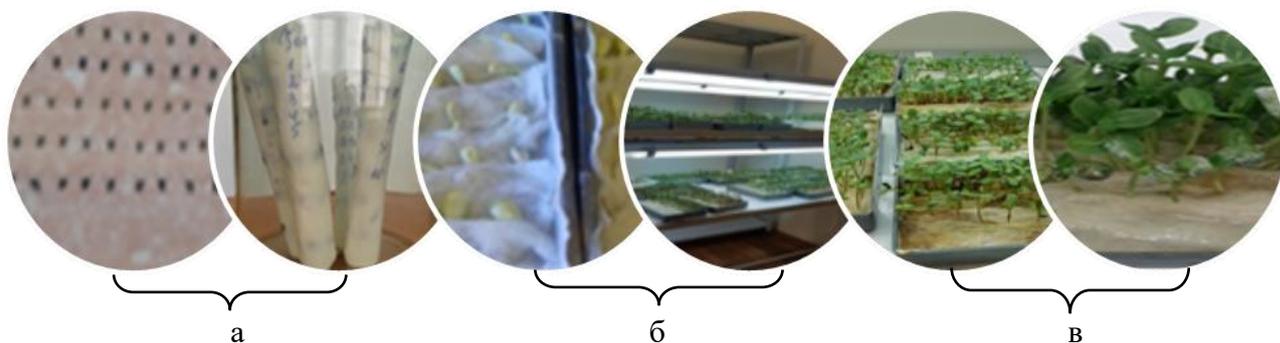


Рисунок 9 – Этапы лабораторной оценки(оригинал):  
а – первый этап (подготовительный); б – второй этап (основной);  
в – третий этап (завершающий)

Проростки в растильнях поливали водным раствором суспензии (16 °С) из расчета 150 мл в каждую, и выращивали при температуре 25 °С днем, 18 °С ночью в течение 7–9 дней. Затем обильно поливали отстоявшейся водопроводной водой комнатной температуры, понижали температуру воздуха до 16...17 °С и создавали влажную камеру. Третий, завершающий этап заключается в оценке устойчивости к патогену. Оценку проводили на 9–10-й день после заражения, согласно результатам заражения растений, о которых судят по внешним признакам проявления реакции проростков на заражение возбудителем ЛМР. В нашем случае отмечают два типа реакции: наличие симптомов нормального патологического процесса или отсутствие таких симптомов. В качестве контроля использовали восприимчивый к возбудителю ЛМР сорт подсолнечника ВНИИМК 8883. Достоверность оценки достигается при 100 % поражении контроля. Показателем восприимчивости является наличие конидиального спороношения на семядольных листьях, некроз, хлороз. Полное отсутствие признаков проявления болезни свидетельствуют об устойчивости изучаемых образцов [77].

### **3 ОЦЕНКА ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РОДИТЕЛЬСКИХ ЛИНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА К ВОЗБУДИТЕЛЮ ЛМР**

Суточная, сезонная, пространственная изменчивость погодных условий определяет многообразие окружающей среды, в которой обитают и развиваются патогенные организмы [93]. Отчего очень важно не только принимать во внимание значение этих условий, но и анализировать их влияние на развитие и распространении болезни в целом [62, 140]. Однако, рассматривая вопрос о развитии болезни в зависимости от погодных условий [93, 145], рекомендуется учитывать одну из особенностей поражаемой культуры, а именно каким типом устойчивости она характеризуется [23, 37, 196, 213]. Модификационная изменчивость горизонтальной устойчивости подсолнечника не зависит от расового разнообразия популяции патогена [116, 237], но при этом уровень ее защиты всегда определяется характером климатических показателей года [52]. Постепенное нарастание температуры воздуха на протяжении последних 30 лет привело к изменениям среднегодового показателя температуры воздуха в сторону повышения (13,3 °С) [73]. Процесс климатических изменений в Краснодарском крае характеризуется аномальными явлениями, в основном в виде длительных засушливых периодов [74]. При этом температура и влажность – это основные климатические факторы, которые как правило, обуславливают динамику развития болезни [93]. Однако в большинстве случаев каждый из этих факторов действуя в совокупности с другими может иметь разную степень влияния как на возбудителя (агрессивность, жизнеспособность и скорость распространения), так и на патологический процесс в целом (возможность его возникновения, время поражения, продолжительность инкубационного периода) [140, 159].

Для возбудителя ЛМР диапазон изменения температуры и влажности, в пределах которого он способен сохранять свою активность достаточно широк [105]. Основные циклы его развития организованы во времени

и пространстве так, что чаще всего они совпадают с наиболее уязвимыми для патогена фазами роста подсолнечника. Однако при рассмотрении вопроса о их взаимоотношениях [138, 214]. важно учесть, что условия окружающей среды могут не только ускорять или замедлять развитие патогена, но и удлинять или укорачивать период восприимчивости подсолнечника [93, 130, 140]. Поскольку скорость роста и развития оомицета определяется температурным режимом [105, 211], а степень поражения влагосодержанием [93], соответственно заражение растений подсолнечника возбудителем ЛМР возможно только при насыщенном влагой воздухе с доступной капельной влагой [144, 105], которая, кстати, определяется температурным режимом. Соответственно нарастание температуры способствует увеличению скорости испарения влаги, тем самым сокращает период возможного заражения [93, 145]. Уместно было бы знать оптимальную температуру, способную максимально обеспечить продолжительность увлажнения, причем хотя бы в течение нескольких часов. Примечательно, что продолжающееся в нашем регионе изменение климата [73], приводит к достаточно резким, плохо прогнозируемым колебаниям температуры воздуха, тем самым внося свои коррективы в развитие и распространение болезни [39, 40], причем даже так что при посеве подсолнечника, как в более ранние, так и в оптимальные сроки распространения болезни может и не быть [50]. Хотя ранний посев подсолнечника обычно рассматривают как уход от болезни [105, 174], но при этом эффективность данного мероприятия может отмечаться только в годы с не затяжной весной [105]. Вместе с тем имеющаяся информация указывает на значительные поражения подсолнечника возбудителем ЛМР при поздних сроках посева [160].

В течение проводимых исследований посев подсолнечника осуществляли в оптимальные сроки для нашего региона (конец апреля начало мая) за исключением 2018 г., дата посева приходится почти на конец второй декады мая. Согласно имеющейся информации семена подсолнечника прорастают при температуре 4...14 °С, при этом молодые всходы могут

выдерживать даже небольшие заморозки, до минус 6 °С, однако появление всходов может значительно растянуться во времени. Оптимальный температурный режим для прорастания семян и появления всходов подсолнечника находится в пределах 8...14 °С, но все же лучшим считается диапазоном 12...14 °С, с появлением всходов на 10–15 сут [25, 26, 33, 146, 102]. В наших исследованиях период посев-появление всходов подсолнечника характеризовался повышенной температурой воздуха, особенно в 2018 г. (19...23 °С). В 2016 г. температура воздуха была ниже от 14 до 17 °С в сравнении с 2018 г., тогда как среднесуточная температура воздуха в интересующий нас период 2017 и 2019 гг. была одинаковой (17 °С) даже несмотря на различие границ температурных пределов, так в 2017 г. 13...19 °С, а в 2019 г. 14...21 °С. Таким образом, среднесуточные значения температуры воздуха, по каждому году исследований, находились за пределами оптимума однако всходы появлялись на 7–8-е сутки, соответственно возможность для беспрепятственного проникновения патогена через корневую систему была именно в этот период. Период от посева семян до выхода семядольных листьев на поверхность почвы считается критичным для подсолнечника, поскольку в этот промежуток он наиболее уязвимым для проникновения патогена через корневую систему. Данный период по каждому году исследования схематично представлен на рисунке 10.

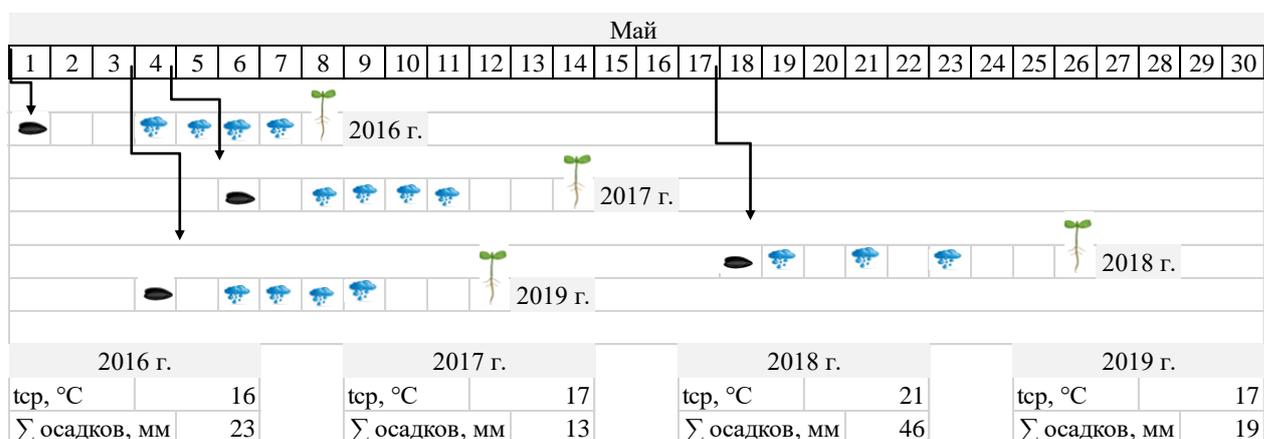


Рисунок 10 – Погодные условия в период от посева семян до появления всходов подсолнечника, ЦЭБ ВНИИМК, 2016–2019 гг.

По количеству дней и сумме осадков в интересующий нас период (посев-всходы) также можно выделить 2018 г., когда за 3 дня выпало 46 мм, это самый большой объем на минимальное количество дней с осадками в сравнении с 2016 г. (4 дня – 23 мм), 2017 г. (4 дня – 13 мм), 2019 г. (4 дня – 19 мм). Однако наиболее полную характеристику влагообеспеченности территории дает ГТК (гидротермический коэффициент), который является интегрированным показателем увлажнения окружающей среды [134].

В период проводимых исследований отмечалось массовое распространение болезни в 2016 г. с ГТК =1,6, а при таком показателе, согласно существующей градации степень увлажнения среды, зона считается избыточно увлажненной. В 2017 г. при значении ГТК =1,4 мы также наблюдали массовое распространение болезни (предел оптимального увлажнения зоны считается при ГТК =1,5). Умеренное и минимальное распространение ЛМР было отмечено в 2018 г., когда ГТК = 0,7 и в 2019 г. при ГТК = 0,8 (значение ГТК от 0,5 до 1 характеризует зону как недостаточно увлажненной).

Достоверность результатов скрининга по уровню горизонтальной устойчивости подсолнечника к возбудителю ЛМР и данные по распространенности болезни подтверждали графическим анализом основных метеорологических факторов [55]. Одновременная оценка ежедневного соотношения температуры и влажности воздуха с учетом количества выпавших осадков в критический период для восприимчивости подсолнечника является необходимым фактором для анализа условий предшествующих заражению и распространению болезни [43, 55].

Наиболее типичными, с проявлением практически всех симптомов поражения ЛМР являются 1–2 формы болезни [89, 105, 147]. Образуются они как правило при заражении через корневую систему, при этом симптомы заболевания обнаруживаются уже на семядольных или 1–2 паре настоящих листьев [90, 177, 240]. Поэтому взяв за основу дату посева, появление всходов, разложив температуру и влажность воздуха с учетом количества

выпавших осадков, мы получили четкую картину условий заражения в интересующий нас период [55].

Погодные условия, предшествующие заражению растений подсолнечника и проявлению болезни в 2016 г., были вполне удовлетворительными для развития возбудителя ЛМР. Даже несмотря на то, что большая часть дней интересующего нас периода попали в предел оптимального температурного режима 14...17 °С, однако влажность воздуха не всегда была в пределах оптимума. В первые 3 дня наблюдалась пониженная влажность воздуха 38–64 %, затем отмечалось постепенное увеличение влажности, вплоть до 82 %, при этом сумма атмосферных осадков составила всего 23 мм. Графическое отображение оптимальных и пороговых показателей метеорологических факторов рассматриваемого периода в 2016 г. (рисунок А3). Примечательно, всего четыре дня (с благоприятными условиями для заражения), из которых три попали во второй термогигрорежим и один в первый термогигрорежим способствовали не только прорастанию зимующих ооспор, как источника первичной инфекции, но и появлению зооспор. При этом их возможность двигаться, прикрепиться и инцистироваться с последующим прорастанием в течение нескольких часов совпала с критическим периодом для восприимчивости подсолнечника. Таким образом, даже с учетом всех сложностей взаимодействия подсолнечника и возбудителя ЛМР, каждый из которых по-своему реагировал на изменения погодных условий, следует отметить, что условиями окружающей среды в 2016 г. в интересующий нас период сложились вполне благоприятно для патогена. При оптимальном температурном режиме выпал достаточный объем осадков, обеспечив патоген необходимым количеством доступной влаги, что в свою очередь способствовало не только заражению, но и распространению болезни в целом, причем даже с изреженностью посевов (характерным для 1 формы болезни). Основная задача скрининга на горизонтальную устойчивость заключалась в поиске фенотипических различий восприимчивых к патогену

растений подсолнечника по признаку иммунитета [46]. Для выявления восприимчивого к патогену материала, и исключения влияния генов специфической устойчивости коллекция родительских линий подсолнечника селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК была оценена на устойчивость к одной, ранее наиболее распространенной в ЮФО расе 330 возбудителя ЛМР. Высокий дифференцирующий эффект по резистентности к патогену позволил разделить изучаемую коллекцию на две группы (таблица 2).

Таблица 2 – Лабораторная оценка коллекции родительских линий подсолнечника на устойчивость к расе 330 популяции *P. halstedii*, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2016 г.

Линия (1-я группа)	Иммунологическая реакция на заражение <i>P. halstedii</i>	Линия (2-я группа)	Иммунологическая реак- ция на заражение <i>P. halstedii</i>
ВНИИМК 8883*	В**	ВНИИМК 88883	В
ВК 653	В	ВК 536	У***
ВК 276	В	ВК 585	У
ВК 678	В	ВК 551	У
ВК 680	В	ВК 580	У
ВК 700	В	ВК 591	У
ВК 732	В	ВК 776	У
ВК 905	В	ВК 780	У
ВК 934	В	ВК 787	У
ВК 935	В	ВК 794	У
СЛ 24	В	ВК 914	У
СЛ 4	В	ВК 915	У
СЛ 3844	В	ВК 989	У
ВК 101	В	ВК 930	У
ВА 93	В	ВК 941	У
* – контроль; **В – восприимчивая линия; *** У – устойчивая линия			

В первую группу вошли 14 восприимчивых линии подсолнечника (без *Pl*-генов), которые используются как правило в качестве материнских форм при создании гибридов подсолнечника. Остальные родительские линии подсолнечника из изучаемой коллекции составили вторую группу, но поскольку они имеют некий *Pl*-ген устойчивости, соответственно характеризуются вертикальной устойчивостью к расе 330 возбудителя ЛМР. Оценку горизонтальной устойчивости проводили визуально в течение 4 лет (2016–2019 гг.) на восприимчивых к патогену родительских линиях подсолнечника 1-ой группы (таблица 3).

Таблица 3 – Распространенность ЛМР на родительских линиях подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2016 г., %

Линия (1-я группа)	Частота встречаемости ЛМР	Линия (2-я группа)	Частота встречаемости ЛМР
ВК 276*	70	ВК 585**	100
ВК 653	1	ВК 536	5
ВК 678	7	ВК 551	13
ВК 680	10	ВК 580	23
ВК 700	46	ВК 591	13
ВК 732	5	ВК 776	6
ВК 905	29	ВК 780	34
ВК 934	15	ВК 787	69
ВК 935	17	ВК 794	17
СЛ 24	8	ВК 914	30
СЛ 4	14	ВК 915	62
СЛ 3844	4	ВК 930	72
ВА 93	4	ВК 941	36
ВК 101	16	ВК 989	39
В среднем по группе	17	В среднем по группе	37
* – 1 контроль (ВК 276); ** – 2 контроль (ВК 585)			

Но вместе с тем в качестве эксперимента также ежегодно в полевых условиях фиксировалась распространенность ЛМР на родительских линиях подсолнечника из 2-й группы. В условиях 2016 г. было обследовано более 4 тыс. растений изучаемой коллекции родительских линий подсолнечника. Полученные данные свидетельствуют о распространенности болезни не только на восприимчивых, но и на устойчивых к патогену линиях подсолнечника [121]. Примечательно, что средний показатель частоты встречаемости болезни у линий 2-й группы был выше. Таким образом, несмотря на наличие вертикальной устойчивости к возбудителю ЛМР все линии второй группы были поражены, причем на отдельных линиях отмечался высокий процент распространенности болезни (ВК 930 – 72 %, ВК 787 – 69 %, ВК 915 – 62 %, ВК 989 – 39 %). Частота встречаемости ЛМР на восприимчивых к патогену линиях подсолнечника доказывает, что даже при благоприятных условиях для заражения, распространенность болезни зависит от того, насколько рассеяно инфекционное начало патогена и как точно совпадает с критической для заражения фазой растения-хозяина. Поскольку развитие ЛМР следует рассматривать как функцию, зависящую от погодных условий [93] и внутренних особенностей как самого растения [62], так и патогена [105], следовательно, распространенность болезни на линиях подсолнечника 1-й группы в условиях 2016 г. доказывает достаточно выгодное сочетание активных и «опасных» фаз развития возбудителя ЛМР с восприимчивой к заражению фазой подсолнечника. Тогда как высокий процент распространенности болезни на отдельных линиях подсолнечника 2-й группы в условиях 2016 г. указывает на присутствие вирулентной расы в местной популяции *P. halstedii*

Изучаемый период посев-всходы в 2017 г., можно охарактеризовать как наиболее прохладный, с резкими колебаниями температуры воздуха, утренними туманами и росами. Хотя туман и роса могут рассматриваться как источник влаги, однако положительное влияние на патологический процесс они оказывают лишь при оптимальной температуре для развития патогена

[159]. Особое значение для заражения растений может иметь роса, которая нередко является единственным источником влаги для инфекции, даже с учетом того, что сохраняется на растении она может не более 5–8 ч, иногда этого бывает вполне достаточно для развития болезни [92]. Количество влаги, выпадающее в виде росы в среднем, составляет 5–10 % от общей суммы осадков за теплый период времени, так по имеющейся информации, в Краснодарском крае, возможное образование росы на полях находится в пределах 750–3000 л/га [92]. С учетом того, что гидротермические условия оказывают серьезное влияние на основные аспекты жизнеспособности возбудителя болезни, следует отметить, что изучаемый период в 2017 г. вполне соответствовал условиям для развития патогена. Так при среднесуточной температуре воздуха 17 °С, температурный предел составил 13...19 °С. тогда как оптимальным считается 15...18 °С. Влажность воздуха находилась в пределах 54–81 %. Начиная с 7 мая, в течение 4 суток подряд наблюдались дожди. Хотя сумма выпавших осадков составила всего 13 мм, и это значительно меньше в сравнении с предыдущим годом (2016 г.), их оказалось вполне достаточно, так же, как и достаточно было инфекционного начала. Графическое отображение оптимальных и пороговых показателей основных климатических факторов в рассматриваемый период 2017 г. (рисунок А4). Только четыре дня попали во второй, пороговый термогигрорежим и один день в первый оптимальный термогигрорежим развития возбудителя ЛМР. Таким образом суть выше изложенного сводится к тому, что воздействие кратковременного, но при этом активного взаимодействия факторов, влияющих на патологический процесс в целом, привело к проявлению болезни в условиях 2017 г., при этом распространенность ЛМР была примерно на уровне 2016 г. Всего в условиях 2017 г. по двум изучаемым группам (обладающими разным типом устойчивости) также, как и в 2016 г., было обследовано более 4 тыс. растений. Полученные данные свидетельствуют о распространенности ЛМР,

но при этом независимо от типа устойчивости средний показатель по группам находится примерно на одном уровне (таблица 4).

Таблица 4 – Распространенность ЛМР на родительских линиях подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2017 г., %

Линия (1-я группа)	Частота встречаемости ЛМР	Линия (2-я группа)	Частота встречаемости ЛМР
ВК 276 *	77	ВК 585**	20
ВК 653	9	ВК 536	9
ВК 678	10	ВК 551	3
ВК 680	25	ВК 580	18
ВК 700	34	ВК 591	13
ВК 732	16	ВК 776	36
ВК 905	51	ВК 780	30
ВК 934	26	ВК 787	47
ВК 935	19	ВК 794	31
СЛ 24	16	ВК 914	35
СЛ 4	16	ВК 915	33
СЛ 3844	16	ВК 930	30
ВА 93	1	ВК 941	41
ВК 101	23	ВК 989	18
В среднем по группе	24	В среднем по группе	26
* – 1 контроль (ВК 276); ** – 2 контроль (ВК 585)			

Распространенность болезни на линиях 2-й группы указывает на то, что преобладающая ранее раса 330 патогена сыграла решающую роль в нарастании инфекционного начала и проявление симптомов болезни на устойчивых к ней генотипах. Тогда как высокий процент распространенности болезни на линиях подсолнечника 1-й группы в отличие от линий характеризующихся вертикальной устойчивостью, легко объясним лишь зависимостью от степени благоприятности внешних условий среды и времени их воздействия в наиболее уязвимую фенофазу растения, но при

этом расовый состав местной популяции патогена совершенно не имел значение. Для возникновения болезни бывает достаточно в ряде случаев и незначительного количества инфекционного начала [12, 104], хотя нередко ход развития болезни определяют либо запасы имеющегося на месте инфекционного начала, либо доставляемые воздушным потоком со стороны [103]. Таким образом, в зависимости от типа устойчивости распространенность ЛМР для линий 2-й группы зависит от вирулентности инокулюма и доступной заражению ткани растения хозяина, тогда как у линий подсолнечника 1-й группы распространенность болезни определяется количеством инокулюма, доступной заражению ткани растения хозяина, а также влиянием внешней среды.

Характерной особенностью исследуемого периода в 2018 г. была жаркая, с суховейными явлениями погода, последнее способствовало иссушению верхних слоев почвы. Учитывая более позднюю дату посева, следует отметить, что термоигрорежим изучаемого периода был приближен к максимальным пороговым значениям, соответственно характеризовался он не только повышенной температурой воздуха 20...23 °С, но и повышенной влажностью воздуха, которая находилась в пределах 69–91 %. Однако для нормального протекания инфекционного процесса одной, даже повышенной влажности воздуха недостаточно. Повышенный температурный режим, даже несмотря на максимальную сумму осадков – 46 мм (в сравнении с 2016–2017 гг. исследуемого периода) способствовал не только возникновению дефицита доступной влаги в почве, но и замедлению патологического процесса в целом, поскольку основная часть осадков выпала за один день и почти на начальном этапе изучаемого периода. Графическое отображение оптимальных и пороговых показателей метеорологических факторов в уязвимый период роста подсолнечника в 2018 г. (рисунок А6). В условиях 2018 г. за исключением отдельных сортообразцов отмечался не высокий процент распространенности болезни, как на линиях 1-й группы, так и на линиях 2-й группы и находился он примерно на одном уровне. Если судить

о распространенности болезни по изучаемым группам и эффективности разных типов устойчивости, то для линий 2-й группы вирулентного инфекционного начала было вполне достаточно для распространенности ЛМР. Тогда как для восприимчивых родительских линий подсолнечника первой группы, с характерной для них горизонтальной устойчивостью уровень которой зависит от внешних условий среды и не зависит от взаимодействия «ген-на-ген» максимально сработала эффективность горизонтальной устойчивости. Всего в условиях 2018 г. было обследовано более 3,5 тыс. растений. Распространенность ЛМР на отдельных линиях изучаемой коллекции не превышала 25 % (таблица 5).

Таблица 5 – Распространенность ЛМР на родительских линиях подсолнечника, % ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК Краснодар, 2018 г.

Линия (1 группа)	Частота встречаемости ЛМР	Линия (2 группа)	Частота встречаемости ЛМР
ВК 276*	15	ВК 585**	0
ВК 653	19	ВК 536	22
ВК 678	3	ВК 551	5
ВК 680	2	ВК 580	15
ВК 700	5	ВК 591	6
ВК 732	0	ВК 776	0
ВК 905	25	ВК 780	3
ВК 934	0	ВК 787	0
ВК 935	0	ВК 794	0
СЛ 24	22	ВК 914	4
СЛ 4	9	ВК 915	19
СЛ 3844	4	ВК 930	2
ВА 93	1	ВК 941	9
ВК 101	2	ВК 989	25
В среднем по группе	7	В среднем по группе	8
* – 1 контроль (ВК 276); ** – 2 контроль (ВК 585)			

При посеве подсолнечника даже в оптимальные сроки, при благоприятных для развития возбудителя ЛМР погодных условиях, распространенность болезни может быть минимальной или отсутствовать вообще, что дает основания полагать, что сам по себе срок посева играет не столь важную роль в интенсивности развития болезни, по сравнению с количеством и качеством инфекционного начала. Здесь следует отметить, что в неблагоприятных условиях для развития патогена ооспоры являются хранителями инфекционного начала [90, 105], и могут длительно сохраняться в почве, однако их прорастание также требует определенных метеорологических условий [105, 189].

Предшествующие заражению условия в изучаемый период (посев-всходы) 2019 г., по метеорологическим условиям были вполне благоприятными не только для роста подсолнечника, так как посев был осуществлен в оптимальные сроки, в отличие от 2018 г., но и для развития возбудителя ЛМР. Так сумма выпавших осадков за 5 дождливых дней составила всего 19 мм, это примерно на уровне 2017 г., но ниже уровня не только 2016 г., но даже и 2018 г. Однако наблюдался приближенный к оптимуму не только температурный режим 14...18 °С, за исключением одного дня, когда температура воздуха поднялась до 21 °С, но и влажность воздуха, которая находилась в пределах 65–93 %. Следовательно, 5 дней изучаемого периода находились в пределах второго, порогового термогигрорежима и только 3 дня попали в первый, оптимальный термогигрорежим что вполне соответствует благоприятным условиям для развития патогена и дальнейшему распространению болезни. Диапазон температуры и влажности воздуха в изучаемый период для заражения подсолнечника в условиях 2019 г. (рисунок А6). Таким образом, отмеченные показатели основных климатических факторов хотя и попадают в область развития возбудителя ЛМР, однако распространенность болезни на линиях изучаемой коллекции в условиях 2019 г. была минимальной, не более 2 % за исключением линии ВК 732 с распространенностью болезни в 4 %. Хотя если

не брать во внимание это факт, то независимо от групповой принадлежности линий по типу устойчивости распространенность болезни была минимальной (таблица 6).

Таблица 6 – Распространенность ЛМР на родительских линиях подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г., %

Линия (1-я группа)	Частота встречаемости ЛМР	Линия (2-я группа)	Частота встречаемости ЛМР
ВК 276*	0	ВК 585**	1
ВК 653	0	ВК 536	1
ВК 678	1	ВК 551	0
ВК 680	1	ВК 580	1
ВК 700	2	ВК 591	1
ВК 732	4	ВК 776	0
ВК 905	0	ВК 780	0
ВК 934	1	ВК 787	1
ВК 935	1	ВК 794	0
СЛ 24	0	ВК 914	1
СЛ 4	0	ВК 915	2
СЛ 3844	1	ВК 930	1
ВА 93	2	ВК941	2
ВК 101	0	ВК 989	2
В среднем по группе	1	В среднем по группе	1
* – 1 контроль (ВК 276); ** – 2 контроль (ВК 585)			

Таким образом, данные многолетних исследований с очевидностью доказывают, что сроки посева подсолнечника, в отличии от погодных условий, могут иметь не столь существенное значение в развитии патогена и распространения болезни.

При наблюдавшемся разнообразии погодных условий в годы исследований (2016–2019 гг.) применение термогигрограмм позволило не только всесторонне изучить влияние основных метеорологических элементов на развитие патогена [43], но и выявить значение отдельных факторов, оказывающих влияние на динамику болезни. Нельзя не заметить,

что для возбудителя ЛМР, так же, как и для возбудителей болезней, способных вызвать эпифитотии, характерны три основных состояния: депрессия, умеренное развитие и эпифитотия [93]. Возможность совмещения периода, характеризующегося благоприятными условиями для развития патогена, с критическим периодом, т. е. особо уязвимой фазой развития растения-хозяина может варьироваться из года в год, что мы и наблюдали в годы проводимых исследований.

Поэтому если взять за основу период от посева подсолнечника в течение 30 дней и выделить только те дни, в которых по основным климатическим показателям складывались благоприятно условия для возможного заражения и развития ЛМР то можно увидеть на сколько уязвимая фаза роста подсолнечника заполнена днями с благоприятными условиями для заражения (рисунок 11).



Рисунок 11 – Совмещение периода уязвимости подсолнечника к возбудителю ЛМР с днями благоприятными для заражения

Известно, что при длительном совпадении границ чаще всего наблюдается массовое распространение болезни, тогда как при ограниченном или совсем непродолжительном совмещении, возможно депрессивное состояние болезни [93]. Глядя на представленную схему даже без подсчета количества благоприятных дней, можно выделить 2016–2017 гг. как годы,

наиболее подходящие не только для заражения, но и для массового распространения возбудителя ЛМР. Зато в 2018 г. недостаток дней с наиболее благоприятными условиями для заражения подсолнечника возбудителем ЛМР указывает не только на минимальную возможность заражения и распространения болезни в целом, но и на отсутствие дальнейшего накопления инфекционного начала в почве.

Известно, что пораженные растительные остатки и почва, содержат первичную инфекцию – ооспоры, которые являются хранителями инфекционного начала [90, 105, 161, 175], причем количество ооспор может достигать до 30 тыс. на 1 кг почвы, но также известно, что, что уже через пять лет происходит потеря жизнеспособность основной массы ооспор [84]. Поскольку только благоприятные гидротермические условия в период развития патогена определяют продолжительность инкубационного периода и влияют на репродуктивную способность патогена то собственно основную роль в накоплении инфекционного начала играют тоже они [104, 105, 145]. Однако, несмотря на, казалось бы, и возникшую в 2019 г. возможность совмещения периода уязвимости подсолнечника к возбудителю ЛМР с днями благоприятными для заражения (12 из 30), распространенность ЛМР была нулевой. Учитывая выше сказанное, следует предположить, что погодные условия, предшествующие 2019 г., и неблагоприятное стечение ряда обстоятельств оказали существенное влияние на патоген, что вызвало депрессивное состояние.

Несмотря на большую значимость горизонтальной устойчивости растений в плане интенсивности распространения болезней, фитопатологический аспект данного вопроса изучен еще не до конца, к примеру, на сегодняшний день в доступной для нас литературе информация о возможно существующей шкале, согласно которой можно определить уровень горизонтальной устойчивости отсутствует.

Опираясь на результаты полевой оценки в благоприятные годы для развития возбудителя ЛМР и с учетом того, что в зависимости от погодных

условий уровень горизонтальной устойчивости может быть высоким, средним или низким мы смогли дифференцировать восприимчивые к патогену родительские линии подсолнечника по уровню горизонтальной устойчивости [47]. Распространенность болезни до 10 % характерна для восприимчивых родительских линий подсолнечника с высоким уровнем горизонтальной устойчивостью. На восприимчивых к патогену родительских линиях подсолнечника со средним уровнем горизонтальной устойчивости распространенность болезни не превышала 40 %, тогда как на линиях с низким уровнем горизонтальной устойчивости распространенность болезни выше 40 %. Результаты скрининга восприимчивых линий подсолнечника (1 группа) по уровню горизонтальной устойчивости представлены на рисунке 12, где линии с высоким уровнем горизонтальной устойчивости отмечены зеленым цветом, средний уровень желтым и низкий соответственно красным.

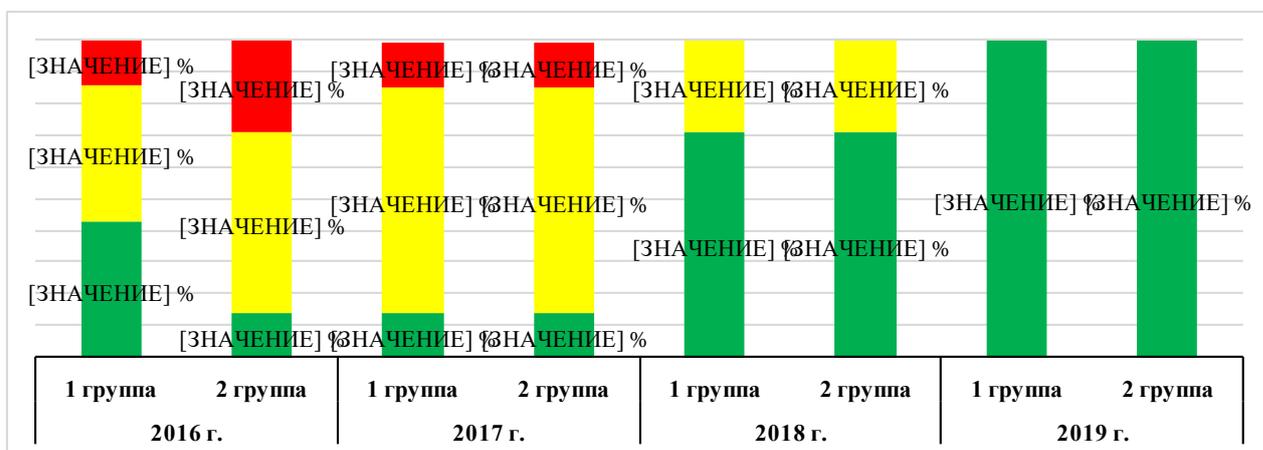


Рисунок 12 – Распространенность ЛМР на изучаемой коллекции в годы проводимых исследований

Говоря о распространенности ЛМР по изучаемым группам, не переходя на конкретные линии, следует отметить, что распространенность болезни в годы проводимых исследований (2016–2019 гг.) на восприимчивых линиях подсолнечника 1-й группы, характеризующихся горизонтальной устойчивостью, была ниже либо находилась на уровне линий 2-й группы, характеризующихся

вертикальной устойчивостью к расе 330 популяции *P. halstedii* (см. таблицы 3–6).

Соответственно, если применить разработанную нами шкалу ко 2-й группе линий, характеризующихся вертикальной устойчивостью то при сравнении распространенности болезни за годы исследований можно отметить определенное сходство между группами, даже несмотря на контрастное различие по типу устойчивости (см. рисунок 12).

Таким образом, многофакторный полевой опыт указывает на существенный вклад условий года в распространенность ЛМР на родительских линиях подсолнечника даже несмотря на контрастное их различие по типу устойчивости. Однако для выявления обусловленности влияния условий года на появление болезни в зависимости от генотипа линии и типа устойчивости был проведен дисперсионный анализ, с преобразованием полученные данные по распространенности болезни через угол синус которого является квадратным корнем из процента.

Результаты дисперсионного анализа четырехлетнего эксперимента по учету распространенности болезни на восприимчивых линиях подсолнечника указывают на то, что для линий данной группы генотип и условия года оказывают достоверное влияние на поражение возбудителем ЛМР, так же, как и взаимодействие этих двух факторов.

Аналогичные результаты дисперсионного анализа получены и по линиям 2-й группы, где генотип и условия года оказывают достоверное влияние на поражение подсолнечника ЛМР, так же, как и взаимодействие этих двух факторов, однако, сравнивая доли влияния фактора А, следует отметить, что для линий подсолнечника 2-й группы (характеризующихся вертикальной устойчивостью) доля влияния условий года была выше, чем для восприимчивых к данной расе родительских линий подсолнечника (таблицы 7, 8).

Таблица 7 – Результаты дисперсионного анализа для линий 1-й группы, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2016–2019 гг.

Источник варьирования	df	SS	mS	Дисперсия	Доли влияния	F <sub>фак.</sub>	F <sub>таб.</sub>
Восприимчивые к расе 330 возбудителя ЛМР линии подсолнечника							
Общее	111	16935,6					
Повторности	1	226,3					
Фактор А	3	7023,4	2341,1	88,6	0,4	63,6	2,8
Фактор В	13	2517,5	193,7	26,1	0,1	5,3	1,9
Взаимодействие	39	5144,7	131,9	47,6	0,2	3,6	1,6
Остаточное	55	2023,6	36,8	26,8	0,2		
Ошибка средней							4,3
Относительная ошибка опыта							30,4
НСР <sub>05</sub> частных средних							12,1
НСР <sub>05</sub> по фактору А							3,2
НСР <sub>05</sub> по фактору В							6,1
Доля влияния фактора А, %							47

Таблица 8 – Результаты дисперсионного анализа для линий 2-й группы ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2016–2019 гг.

Источник варьирования	df	SS	mS	Дисперсия	Доли влияния	F <sub>фак.</sub>	F <sub>таб.</sub>
Устойчивые к расе 330 возбудителя ЛМР линии подсолнечника							
Общее	111	26503,8					
Повторности	1	167,6					
Фактор А	3	14351,1	4783,7	182,4	0,6	117,8	2,8
Фактор В	13	3594,4	276,5	39,3	0,1	6,8	1,9
Взаимодействие	39	6156,9	157,9	58,6	0,2	3,9	1,6
Остаточное	55	2233,7	40,6	40,6	0,1		
Ошибка средней							4,5
Относительная ошибка опыта							23,9
НСР <sub>05</sub> частных средних							12,7
НСР <sub>05</sub> по фактору А							3,4
НСР <sub>05</sub> по фактору В							6,4
Доля влияния фактора А, %							57

Поскольку распространенность ЛМР для линий 2 группы зависит еще и от расового состава популяции патогена. Наличие доминантного *Pl*-гена обеспечивает устойчивость только к отдельно взятым расам *P. halstedii*, а в нашем случае речь идет о 330 расе патогена. Здесь важно понимать, что пораженность линий подсолнечника 2-й группы не говорит о потере или даже снижении эффективности вертикальной устойчивости, это лишь указывает на присутствие вирулентной расы в местной популяции патогена.

Таким образом, изучение в течение четырех лет поражения ЛМР одного и того же набора восприимчивых родительских линий подсолнечника позволило выделить материал с максимально высоким уровнем горизонтальной устойчивости к популяции *P. halstedii*. Линии ВК101А, ВК680А, ВК732А, ВК653, ВК934А могут быть пригодны для селекции гибридов подсолнечника с долговременной устойчивостью к патогену [41].

Применение термогигрограмм позволило установить влияние комбинаций метеорологических элементов на период заражения и объяснить развитие и распространение, либо полное отсутствие болезни в период проводимых исследований.

Таким образом, благоприятные погодные условия и наличие достаточного количества инфекционного начала в совокупности обеспечивает нормальное протекание патологического процесса, что способствует не только распространению болезни, но и дальнейшему накоплению или даже пополнию инфекции в почве. Здесь также следует отметить, что сроки посева как таковые не оказывают особого влияния на распространенность болезни, поскольку они могут лишь незначительно нарушить синхронизацию развития возбудителя ЛМР и прохождение подсолнечником наиболее уязвимой для заражения фазы развития.

#### **4 СЕЛЕКЦИЯ ЛИНИЙ-ВОССТАНОВИТЕЛЕЙ ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЫ ПОДСОЛНЕЧНИКА С УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ВОЗБУДИТЕЛЮ ЛМР**

Полученный новый исходный материал на основе коммерческих гибридов подсолнечника иностранной селекции и синтетиков селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК позволил создать ряд линий-восстановителей фертильности пыльцы, сочетающих в себе комплекс хозяйственно ценных признаков с вертикальной устойчивостью к выявленным в ЮФО различным расам возбудителя ЛМР [44, 133]. Использование гибридов подсолнечника, в качестве исходного материала, позволило получить 14 новых линий-восстановителей фертильности пыльцы, и в целом сократить селекционный процесс, избежав этап проверки восстановительной способности выделившихся линий [14]. Вместе с этим новый линейный материал – это еще 8 линий-восстановителей фертильности пыльцы, был получен на основе синтетиков, которые уже сочетают в себе качества лучших константных линий.

При селекции линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника в процессе отбора учитывалась выравненность растений в отношении созревания, высоты стебля, наклона корзинки, но особое внимание уделялось длине межфазного периода от всходов до цветения, который в отличие от перечисленных выше признаков характеризуется наибольшей изменчивостью. Кроме этого отборы велись на плотность и не осыпаемость корзинки. В ранних поколениях инбридинга ( $I_2$ ,  $I_3$ ) выбраковывали все растения, не соответствующие заданному типу, причем основную выбраковку, по ряду желаемых признаков проводили как правило до цветения, дальнейшая проходила вплоть до уборки.

#### 4.1 Оценка новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника по хозяйственно ценным признакам

Для оценки новых линий по хозяйственно ценным признакам в качестве стандарта была определена лучшая линия-восстановитель фертильности пыльцы подсолнечника селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК – ВК 303 (рисунок А11), которая является отцовской формой перспективного коммерческого гибрида Тайфун [149], рисунок А8. Характеристика новых линий восстановителей фертильности пыльцы представлена в таблице 9.

Таблица 9 – Характеристика новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2017–2019 гг.

Линия	Период всходы-цветение, суток	Высота растения, см	Диаметр центральной корзинки, см	Масличность, %	Масса 1000 семян, г
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>
ВК303*	53	124	14	49,7	43
Получены из материала иностранной селекции					
Л645-15	59	130	14	41,0	36
Л642-15	62	100	12	42,0	28
Л634-15	60	105	13	41,0	30
Л622-15	65	130	11	49,5	26
Л2018-1	56	120	12	44,9	30
Л686	57	127	16	47,7	52
Л687	61	116	14	50,8	35
Л689-1	56	108	12	45,6	30
Л689-2	57	115	13	45,4	33
Л693	59	116	14	49,5	46
Л696	60	140	14	51,0	36
Л697	61	119	15	50,9	30
Л699	59	106	14	49,1	34
Л700	53	125	12	49,2	36
Получены из синтетиков, селекции ВНИИМК					
Л665	57	129	14	50,2	36
Л667	60	124	13	45,0	31

Продолжение таблицы 9

1	2	3	4	5	6
Л670	54	100	14	46,6	42
Л673	54	119	12	47,0	41
Л675	55	107	14	45,6	39
Л676	56	135	14	48,1	46
Л678	59	114	15	47,7	39
Л680	57	124	14	48,3	39
*– стандарт					

Поскольку продолжительность межфазного периода всходы-цветение является варьирующим признаком, зависящим не только от биологических особенностей линии, но и от гидротермического режима, то в годы исследований наблюдались существенные различия в длине данного периода. Так, в наиболее прохладный 2017 г. цветение наступило значительно позже в сравнении с жарким 2018 г., разница в данном случае составила более десяти дней, тогда как при сравнении в 2018 и 2019 гг. разница по данному показателю была не более трех дней. Среди выделившихся линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника более длительным периодом всходы-цветение, с максимальной продолжительностью 65 дней характеризовались линии, полученные из гибридов. По данному показателю только одна линия Л700 соответствует стандарту ВК303, и еще 3 линии Л670, Л673, Л675 приближены к стандарту, тогда как все остальные имеют удлинённый межфазный период всходы-цветение. Таким образом, продолжительность изучаемого периода находится в пределах 53–65 сут. Высота растений генетически детерминированный признак, который также под действием погодных условий и технологии возделывания может незначительно меняться. Хотя для линий-восстановителей фертильности пыльцы, которые используются в качестве отцовских форм высота растения не столь важна. Однако ее значение должно находиться в оптимальном пределе 100–160 см. Поскольку даже

многокорзиночные, но при этом низкорослые формы, могут не обеспечить достаточное количество пыльцы, тогда как высокорослые, более 160 см, в дальнейшем создадут определенные трудности при уборке гибридов подсолнечника.

В зависимости от условий года высота растений имела небольшой размах варьирования, поскольку высота растений считается наиболее чувствительным к наличию влаги в почве признаком то в 2018 г., отмеченным как наиболее засушливый год, влияние погодных условий в период наиболее активного роста подсолнечника очень сильно отразилось на снижении высоты растений. За годы исследований значение высоты растений находилось в пределах 100–140 см, при этом лишь небольшая часть изучаемых линий по данному показателю была на уровне стандарта ВК 303, остальные были либо ниже, либо выше стандарта. В процессе селекции также уделялось внимание расположению, и особенно наклону корзинки, поскольку при сильном наклоне корзинки внутрь массива возникают предпосылки к развитию различных заболеваний. Так для растений, корзинки которых находятся под покровом листьев, особенно при условиях повышенной влажности воздуха, а существует большая вероятность возникновения болезней [139]. Кроме этого, во время уборки сильный наклон корзинки может способствовать большим потерям урожая, поэтому пространственное расположение корзинки на стебле имеет принципиальное значение. Диаметр корзинки является значимым морфологическим признаком, оказывающим существенное влияние на урожайность [102]. Известно о существовании прямой корреляционной зависимости между диаметром корзинки и урожайностью при близких значениях густоты стояния растений [28, 29, 33], соответственно в процессе селекции линий-восстановителей фертильности пыльцы проводили отбор на крупность, плотность и диаметр корзинки. Оптимальный диапазон диаметра центральной корзинки находится в пределах 10–15 см, как мы видим все линии, попадают в данный лимит значений. При этом отмечается

оптимальное расположение центральной корзинки (чуть выше, или на уровне боковых корзинок). Наличие ветвистости стебля, контролируемое рецессивными генами [95, 96], позволяет линиям-восстановителям фертильности пыльцы обеспечивать максимальную пыльцевую продуктивность, за счет более длительного периода цветения (до 30 дн), что особенно важно для промышленного семеноводства.

Масличность, как один из наиболее важных показателей, характеризующий качество семян подсолнечника, определяется сортовыми особенностями и условиями произрастания, в частности гидротермическим режимом в период формирования семян [15, 122]. С момента начала формирования семян интенсивность процесса маслообразования возрастает, но примерно через 3 недели после цветения, масличность семян стабилизируется и держится на постоянном уровне. У выделившихся линий средняя масличность находилась в пределах от 41,0 до 51,0 %, более высокая масличность была отмечена у линий Л665, Л687, Л696, Л697. Масса 1000 семян характеризует качество семенного материала, и при этом коррелирует с крупностью и выполненностью [28]. Семена с высокой массой 1000 семян являются резервом в повышении урожаев подсолнечника, тогда как снижение массы 1000 семян может привести к уменьшению урожайности [29]. Даже несмотря на то, что наследование признака массы 1000 семян, у гибридов подсолнечника  $F_1$  происходит промежуточно и с небольшим отклонением в сторону материнской линии [29, 94], в процессе селекции линий-восстановителей фертильности пыльцы данный признак также учитывался. Крупные, но при этом выполненные и тяжеловесные семена могут характеризоваться большим запасом питательных веществ, что в целом будет способствовать формированию более мощных, устойчивых к неблагоприятным факторам окружающей среды растений [102]. По данному признаку у выделившихся линий был широкий диапазон варьирования от 26 до 52. Линия Л686 имеет более высокую массу 1000 семян, превышающую стандарт. Линии Л670, Л673, Л676, Л686, Л693 характеризовались

повышенной масличностью и массой 1000 семян. Линия Л700 почти по всем показателям находится на уровне стандарта, у линии Л686 отмечается самая большая масса 1000 семян и наибольший диаметр центральной корзинки.

Генетическая защита гибридов подсолнечника от пагубного воздействия возбудителя ЛМР обеспечивается за счет устойчивости родительских форм к данному патогену [116]. Селекция линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника на вертикальную устойчивость к возбудителю ЛМР велась адаптивно к распространенным в ЮФО расам популяции *P. halstedii*. [49, 53]. Оценку селекционного материала на устойчивость к возбудителю ЛМР проводили ежегодно как в полевых (на естественном фоне), так и в лабораторных условиях [77]. Эффективность полевой оценки зависит ряда факторов, главным из которых является расовый состав местной популяции патогена, тогда как высокая эффективность лабораторной оценки определяется многократным воспроизводстве лабораторного исследования. При этом созданные искусственным путем условия, полностью отвечают потребностям возбудителя, что в свою очередь гарантирует достоверность желаемого результата.

#### **4.2 Лабораторная оценка новых-линий восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника на устойчивость к возбудителю ЛМР**

Поскольку устойчивость или восприимчивость растений подсолнечника к возбудителю ЛМР – это следствие коэволюции двух генофондов (подсолнечника и патогена) то, чем шире разнообразие данных генофондов, тем короче период образования новых рас возбудителя болезни [22].

Ввиду того, что вертикальная устойчивость, оказывая сильное селективное давление на популяцию патогена и способствует повышению его вирулентности, что приводит к образованию новых рас, то при селекции линий-восстановителей фертильности пыльцы на вертикальную устойчивость к возбудителю ЛМР необходимо проводить отборы не только

на вирулентные, но и на широко распространенные расы популяции *P. halstedii*. С учетом того, что селекция на вертикальную устойчивость – это непрерывный процесс, включающий в себя постоянный поиск новых источников устойчивости, то в процессе создания линий-восстановителей фертильности пыльцы лабораторную оценку на устойчивость к возбудителю ЛМР мы должны проводить ко всем расам местной популяции *P. halstedii*. Такой подход в селекции на вертикальную устойчивость позволит замедлить расообразовательный процесс патогена. Так, согласно имеющейся информации [4], долгое время повсеместно распространенной и в тоже время доминирующей в Южном федеральном округе считалась раса 330, хотя в некоторых местах все же преобладали расы 710, 730 [4, 5]. Но в 2013 г. на отдельных полях Краснодарского края впервые была обнаружена новая раса 334, при этом выделялась она только на единичных растениях определенного иностранного гибрида подсолнечника, не вдаваясь в обсуждение следует предположить, что данная раса была завезена к нам с семенным материалом. При этом согласно результатам фитомониторинга, к 2016 г. произошло не только возрастание ее распространения, но и накопление расы в местной популяции *P. halstedii*. Интересно, что данная раса патогена впервые была обнаружена в России и считается наиболее агрессивной, поскольку смогла преодолеть доминантный ген устойчивости ( $Pl_6$ ), обеспечивающий вертикальную устойчивость подсолнечника к возбудителю ЛМР на протяжении многих лет. Таким образом, принимая во внимание вышесказанное и даже с учетом того, что селекция новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника велась на устойчивость только к ранее наиболее распространенным в ЮФО расам возбудителя ЛМР, то все изучаемые сортообразцы изначально были оценены на устойчивость к 4 расам патогена. Иммунологическая реакция проростков подсолнечника на искусственное заражение патогеном позволила не только выявить устойчивые сортообразцы, но и сгруппировать согласно их специфическим особенностям. Результаты лабораторной оценки дают

основания полагать, что все изучаемые сортообразцы обладают вертикальной устойчивостью не только к расе 330, но и к смеси наиболее распространенных в Южном федеральном округе рас 330, 710, 730 возбудителя ЛМР. В тоже время полученные данные свидетельствуют о наличии, но только у отдельных линий (Л2018-1, Л642-15, Л645-15, Л634-15, Л622-15) вертикальной устойчивости к вирулентной расе 334 возбудителя ЛМР (таблица 10).

Таблица 10 – Иммунологическая реакция линий подсолнечника на заражение распространенными в ЮФО расами патогена, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2016–2017 гг.

Линия	Расы популяции <i>P. halstedii</i> *		
	330	Смесь (330, 710, 730)	334
ВНИИМК 8883 (контроль)	В	В	В
Л665	У**	У	В
Л667	У	У	В
Л670	У	У	В
Л673	У	У	В
Л675	У	У	В
Л676	У	У	В
Л678	У	У	В
Л680	У	У	В
Л2018-1	У	У	У
Л686	У	У	В
Л687	У	У	В
Л689-1	У	У	В
Л689-2	У	У	В
Л693	У	У	В
Л696	У	У	В
Л697	У	У	В
Л699	У	У	В
Л700	У	У	В
Л645-15	У	У	У
Л642-15	У	У	У
Л634-15	У	У	У
Л622-15	У	У	У
Фенотипическая реакция проростков подсолнечника: В* – восприимчивая, У** – устойчивая			

Существующая неоднородность популяции *P. halstedii* обязывает нас к постоянному контролю расового состава патогена. В этом контексте представляются весьма актуальными результаты фитомониторинга по отдельным регионам ЮФО, проведенного сотрудниками лаборатории иммунитета ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. Так в период с 2017 по 2020 г. были выявлены еще три вирулентные расы 713, 733, 734 возбудителя ЛМР [197]. По мнению Ван дер Планка (1972), вирулентные расы не всегда могут быть приспособленными и конкурентоспособными. Излишняя вирулентность может даже снижать жизнеспособность патогена [24]. Сказанное заставляет полагать, что в свободно мутирующей популяции *P. halstedii* вирулентные расы будут редки, а в силу действия стабилизирующего отбора, наиболее приспособленными к выживанию окажутся расы, лишённые «ненужной» вирулентности. Судя по всему, вирулентные расы возбудителя ЛМР были интродуцированы с семенами иностранных гибридов подсолнечника, хотя они могли сформироваться и в местной популяции *P. halstedii*. Поскольку в агроценозах подсолнечника эти расы были выделены с растений как местных сортов и гибридов, так и иностранных гибридов подсолнечника [197]. Для лабораторной оценки новых линий восстановителей фертильности пыльцы на устойчивость к возбудителю ЛМР в качестве инокулюма использовали как смесь вирулентных рас (713, 733, 734), так и отдельно взятую расу 713 патогена (таблица 11).

Таблица 11 – Иммунологическая реакция линий подсолнечника на заражение новыми расами возбудителя ЛМР, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2018–2020 гг.

Линия	Раса <i>Plasmopara halstedii</i> *	
	713	Смесь рас (713, 733, 734)
<i>l</i>	2	3
Л645-15	у**	у
Л642-15	у	у
Л634-15	у	у
Л622-15	у	у
Л2018-1	В*	В

Продолжение таблицы 11

1	2	3
Л686	В	В
Л687	В	В
Л689-1	В	В
Л689-2	В	В
Л693	В	В
Л696	В	В
Л697	В	В
Л699	В	В
Л700	В	В
Л665	В	В
Л667	В	В
Л670	В	В
Л673	В	В
Л675	В	В
Л676	В	В
Л678	В	В
Л680	В	В
<i>Фенотипическая реакция проростков подсолнечника: В – восприимчивая, У – устойчивая</i>		

Фенотипическая реакция оцениваемых сортообразцов на заражение разными расами возбудителя ЛМР была неодинаковой, что указывает как на наличие, так и отсутствие вертикальной устойчивости к отдельно взятым расам патогена. Результаты лабораторной оценки в зависимости от расового состава популяции *P. halstedii* позволили дифференцировать изучаемые линии подсолнечника на 2 контрастные группы. В первую группу вошли 18 линий, характеризующиеся вертикальной устойчивостью как к расе 330, так и смеси наиболее распространенных рас 330, 710, 730 патогена. Во вторую группу вошли 4 линии, которые обладают вертикальной устойчивостью ко всем выявленным в ЮФО расам возбудителя ЛМР. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о наличии вертикальной устойчивости, приобретенной за счет доминантных *Pl*-генов. Учитывая ранее

сказанное, вертикальная устойчивость растений подсолнечника к возбудителю ЛМР, вернее к отдельным его расам контролируется независимыми *Pl* генами и их комплексами [10], причем некоторые из них могут обеспечивать устойчивость только к одной расе, тогда как другие сразу к двум и более расам [6,7]. К примеру, гены *Pl*<sub>1</sub>, *Pl*<sub>2</sub> обеспечивают устойчивость к расе 330, тогда как ген *Pl*<sub>2</sub> эффективен против расы 334, но в тоже время гены *Pl*<sub>2</sub>, *Pl*<sub>6</sub> сохраняют устойчивость к расам 330, 710, 730, ген *Pl*<sub>8</sub> способствует устойчивости не только к расе 710, но и к расе, кроме этого известно и об положительной результативности гена *Pl*<sub>arg</sub>, который обеспечивает устойчивость сразу к нескольким расам 334, 330, 710, 730 расам возбудителя ЛМР [10]. Примечательно, что гены *Pl*<sub>5</sub>, *Pl*<sub>8</sub> контролируют устойчивость 16 расам *P. halstedii* [219]. Однако на сегодняшний день наиболее перспективным считается ген *Pl*<sub>8</sub>, который обеспечивает вертикальную устойчивость к большому числу распространенных в Южном федеральном округе рас возбудителя ЛМР. Соответственно вовлечение гена *Pl*<sub>8</sub> в селекционный процесс является приоритетным условием селекции на вертикальную устойчивость к данному патогену [7]. Вместе с тем более длительный период эффективности вертикальной устойчивости возможен только при возделывании в пределах одной географической зоны генотипов подсолнечника, обладающих вертикальной устойчивостью сразу к нескольким расам патогена.

#### **4.3 Полевая оценка новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника по устойчивости к возбудителю ЛМР**

Несмотря на результаты лабораторной оценки, весь новый линейный материал ежегодно оценивался в полевых условиях на устойчивость к возбудителю ЛМР. Всего за период исследований (2016–2020 гг.) в полевых условиях было оценено более 15 тыс. растений подсолнечника, при этом фенотипическая реакция 4 линий подсолнечника (2-я группа), обладающих вертикальной устойчивостью как к наиболее

распространенным, так и к недавно появившимся расам возбудителя ЛМР, была одинаковой на протяжении всего периода исследований (таблица 12).

Таблица 12 – Распространенность ЛМР на инбредных линиях подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2016–2020 гг., (%)

№ п/п	Линия	Год				
		2016	2017	2018	2019	2020
1	Л 645–15*	0	0	0	0	0
2	Л 642–15	0	0	0	0	0
3	Л 634–15	0	0	0	0	0
4	Л 622–15	0	0	0	0	0
Количество обследованных растений, шт.		810	988	978	787	390
*– линии, характеризующиеся вертикальной устойчивостью ко всем распространенным в ЮФО расам патогена						

Тогда как фенотипическая реакция линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника 1 группы была разной даже несмотря на присутствие в них доминантных генов *Pl*, такое проявления устойчивости указывает лишь на присутствие более вирулентной расы патогена. Поскольку наличие доминантного гена *Pl* делает растение почти иммунным, т. е. обеспечивает ему устойчивость к одной или нескольким расам возбудителя ЛМР, то нахождение единичных растений с явными симптомами проявления болезни (рисунок 13) на отдельных делянках вполне объяснимо неоднородностью местной популяции *P. halstedii*.



Рисунок 13 – Симптомы проявления ЛМР на линиях подсолнечника 1-й группы (оригинал):

а – условия 2016 г.; б – условия 2017 г.; в – условия 2018 г.

В первые три года исследований некоторые линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника (Л665, Л670, Л673, Л689-2, Л696), полученные из разного исходного материала стабильно поражались возбудителем ЛМР, однако распространенность болезни на них не превышала 10%. Известно, что распространенность и интенсивность проявления ЛМР из года в год может колебаться, при этом между высокой и низкой вероятностью развития болезни возможен промежуточный этап, возникающий как правило при низкой вирулентности инфекции и высокой устойчивости растения-хозяина. Анализ результатов полевой оценки линейного материала по поражению возбудителем ЛМР за пять лет показал, что ежегодное среднее значение распространенности болезни в течение трех лет соответствовало минимальному показателю 1,0–1,6%, за исключением 2019 и 2020 гг., когда симптомы проявления болезни отсутствовали полностью, соответственно распространенность была нулевой (таблица 13).

Таблица 13 – Распространенность ЛМР на инбредных линиях подсолнечника первой группы, ЦЭБ ВНИИМК, Краснодар, 2016–2020 гг. (%)

№ п/п	Линия	Год				
		2016	2017	2018	2019	2020
1	2	3	4	5	6	7
Получены из сингетиков, селекции ВНИИМК						
1	Л 665	2	2	5	0	0
2	Л 667	0	1	0	0	0
3	Л 670	9	1	5	0	0
4	Л 673	4	2	1	0	0
5	Л 675	0	0	1	0	0
6	Л 676	2	0	0	0	0
7	Л 678	0	0	5	0	0
8	Л 680	0	2	5	0	0
Получены из материала иностранной селекции						
1	Л 2018-1	0	0	2	0	0
2	Л 686	3	1	0	0	0

Продолжение таблицы 13

1	2	3	4	5	6	7
3	Л 687	2	1	0	0	0
4	Л 689-1	1	4	0	0	0
5	Л 689-2	2	1	1	0	0
6	Л 693	0	1	0	0	0
7	Л 697	0	0	2	0	0
8	Л 696	2	2	1	0	0
9	Л 699	0	1	0	0	0
10	Л 700	2	0	1	0	0
Количество обследованных растений, шт.		2428	2764	1609	2740	1796
Среднее значение за год		1,6	1,0	1,6	0	0

Результаты проведенных ранее исследований указывают на присутствие в почве инфекционного начало различных возбудителей болезней, при этом отмечено, что имеющегося количества обычно достаточно для вспышки болезни. Однако наличие инфекции еще не означает проявление болезни, по мнению Б. Дж. Деверолл (1980) высокая вероятность развития болезни возможна только при вирулентной инфекции и восприимчивым растением-хозяином в противные случаи следует ожидать низкую вероятность развития болезни даже при вирулентной инфекция, если растение-хозяин обладает устойчивостью [62]. Как правило, под воздействием ряда различных факторов количественный и качественный состав популяции *P. halstedii* претерпевает изменения, которые могут выражаться в виде эпифитотии, умеренного развития болезни, либо вообще повлечет за собой депрессию патогена. Полученные данные полевой оценки по устойчивости к возбудителю ЛМР линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника за весь период исследования указывают на очень низкий процент распространенности болезни. При этом распространенность болезни наблюдалась только в первые три года исследований 2016–2018 гг.,

тогда как в 2019–2020 гг. было отмечено полное отсутствие развития и распространения болезни, даже несмотря на возможное присутствие вирулентной расы патогена. Учитывая данный аспект, мы провели двухфакторный дисперсионный анализ полученных экспериментальных данных путем исследования значимости различий в средних значениях. Так как методом дисперсионного анализа нельзя обрабатывать данные, выраженные в процентах, потому что они не подчиняются закону нормального распределения, а в нашем случае некоторые наблюдения имели нулевые и очень маленькие значения варьирующей переменной, соответственно для расчета нам пришлось преобразовать имеющиеся данные по распространенности ЛМР за четыре года исследований через угол, синус которого является квадратным корнем из процента [61]. Результаты преобразования полученных данных представлены в таблице 14.

Таблица 14 – Распространенность ЛМР на линиях подсолнечника характеризующихся вертикальной устойчивостью к смеси наиболее распространенных рас возбудителя ЛМР, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2016–2019 гг. (%)

Линия	Год				Среднее значение по фактору В
	2016	2017	2018	2019	
<i>I</i>	2	3	4	5	6
Л2018-1	2,85	0,00	6,90	0,00	2,44
Л665	6,90	5,57	8,10	0,00	5,19
Л667	0,00	2,85	0,00	0,00	0,71
Л670	12,05	2,85	9,05	0,00	5,99
Л673	9,80	5,75	5,70	0,00	5,31
Л675	0,00	0,00	2,85	0,00	0,71
Л676	6,90	0,00	0,00	0,00	1,73
Л678	0,00	0,00	9,05	0,00	2,26
Л680	0,00	7,85	7,85	0,00	3,92
Л686	5,00	2,85	0,00	0,00	1,96
Л687	5,70	4,05	0,00	0,00	2,44

Продолжение таблицы 14

1	2	3	4	5	6
Л689-1	5,70	9,80	0,00	0,00	3,88
Л689-2	5,75	2,85	2,85	0,00	2,86
Л693	0,00	5,70	0,00	0,00	1,42
Л697	0,00	0,00	5,70	0,00	1,42
Л696	6,90	6,90	2,85	0,00	4,16
Л699	0,00	2,85	0,00	0,00	0,71
Л700	5,70	0,00	2,85	0,00	2,14
Среднее значение по фактору А	4,07	3,34	3,54	0,00	2,74
НСР <sub>05</sub> по фактору А					6,6
НСР <sub>05</sub> по фактору В					6,9

Для оценки существенности частных различий полученные преобразованные значения обрабатывали по схеме дисперсионного анализа (таблица 15). Данное преобразование позволило провести более точное сравнение.

Таким образом, результаты дисперсионного анализа четырехлетнего эксперимента показали, что для изучаемой группы линий, обладающих вертикальной устойчивостью к наиболее распространенным расам возбудителя ЛМР генотип линии и условия года оказывают достоверное влияние на поражение возбудителем ЛМР, но при этом доля влияния фактора А немного выше доли влияния фактора В. Такая незначительная разница указывает на то, что распространенность возбудителя ЛМР для изучаемой группы линий зависит от расового состава патогена, т. е. от количественного отношения присутствующих рас. На динамику появления вирулентных рас патогена будет оказывать влияние только увеличение площади, занимаемой генотипами с генами, обеспечивающими устойчивость к комплексу 330, 710, 730 рас.

Таблица 15 – Результаты дисперсионного анализа для линий первой группы, обладающих вертикальной устойчивостью к смеси наиболее распространенных рас патогена, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2016–2019 гг.

Источник варьирования	df	SS	mS	Дисп.	Доли влияния	F <sub>расч.</sub>	F <sub>таб.</sub>
Общее	143	2183,25					
Повторности	1	5,48					
Фактор А (год)	3	369,83	123,28	3,39	19	15,44	2,73
Фактор В (линия)	17	368,68	21,69	2,28	12	2,72	1,77
Взаимодействие	51	872,42	17,11	4,56	25	2,14	1,52
Остаточное	71	566,85	7,98	7,98	44		
Ошибка средней							2
Относительная ошибка опыта, %							73
НСР <sub>05</sub> частных средних							5,62
НСР <sub>05</sub> по фактору А							1,33
НСР <sub>05</sub> по фактору В							2,82

Таким образом, такое взаимоотношение между возбудителем и растением-хозяином можно объяснить, не влиянием погодных условий, сложившихся в период развития патогена, а количеством доступного источника питания (присутствие восприимчивых форм подсолнечника) для патогена и вирулентным инфекционным началом для растения-хозяина. Следовательно, вертикальная устойчивость к данному комплексу рас не модифицируется внешними условиями, а зависит от инфекционной нагрузки вирулентной расы.

## 5 ОЦЕНКА КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ РОДИТЕЛЬСКИХ ЛИНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Оценка комбинационной способности родительских линий является важным звеном в создании гетерозисных гибридов подсолнечника. Главную информацию о комбинационной способности дают результаты полевого испытания гибридов с повторностями [101, 152, 190]. Как правило, в таких условиях обеспечивается получение достаточно точных величин с минимальной ошибкой опыта. Это позволяет не только получить необходимую информацию о общей комбинационной способности линейного материала [48], но и своевременно выбраковывать заведомо бесперспективные линии [153, 156].

В условиях 2018–2019 гг. были произведены тестовые скрещивания по схеме топкросса, куда были вовлечены все новые линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника, обладающие вертикальной устойчивостью к выявленным в ЮФО различным расам возбудителя ЛМР, а также ряд ЦМС-линий, выделившихся по уровню горизонтальной устойчивости к возбудителю ЛМР. Поскольку оценивать комбинационную способность линий подсолнечника можно по любому интересующему селекционера признаку [113, 156, 226], то в нашем случае оценка велась по трем признакам (урожайность, масличность семян (т/га) и сбор масла (т/га)). Использование метода гибридизации позволило получить достаточное число комбинаций скрещивания для изучения комбинационной способности родительских линий подсолнечника. Систематизация полученной информации о гибридных комбинациях по изучаемым признакам составила 15 блоков экспериментальных данных, что позволило провести расчет ОКС и выявить эффект СКС. Однако ввиду большого объема табличной информации в данной главе диссертации подробно будут рассмотрены лишь отдельные результаты обработки экспериментальных данных (8 блоков). Результаты дисперсионного анализа комбинационной способности

родительских линий подсолнечника 1-го блока данных по изучаемым признакам (урожайность, масличность семян (т/га) и сбор масла (т/га) свидетельствуют о существенных различиях между гибридными комбинациями, но только по масличности (таблица А4). При средней урожайности по опыту 3,22 т/га размах варьирования составил 0,45 т/га. Гибридная комбинация ВК131 А × Л634-15 характеризовалась высокой урожайностью (3,45 т/га), но низкой масличностью семян (47,9 %). Среднее значение по сбору масла в опыте было 1,43 т/га. Высокий показатель (1,57 т/га) был отмечен в гибридной комбинации ВК101 А × Л622-15, тогда как низкий (1,27 т/га) в комбинации ВК131А × Л645-15. Все гибридные комбинации, где в качестве отцовской формы использовалась линия Л 645-15 характеризовались низкими показателями по изучаемым признакам. Среднее значение по масличности семян в опыте составило 49,3 %. Наибольшая масличность была отмечена в комбинации ВК101 А × Л622-15 (52,3%). Наименьший показатель масличности семян был отмечен в комбинации ВК131 А × Л645-15. Высокая масличность семян была отмечена во всех гибридных комбинациях с участием линии Л622-15 (таблица А5). Данные дисперсионного анализа ОКС и СКС родительских форм гибридов подсолнечника по урожайности, масличности и сбору масла свидетельствуют о несущественных отличиях ОКС материнских форм, тогда как результаты дисперсионного анализа ОКС отцовских форм по сбору масла и масличности семян указывают на достоверные различия, и кроме этого был отмечен эффект СКС (таблица 16).

Таблица 16 – Результаты дисперсионного анализа по ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника по изучаемым признакам, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
<i>1</i>	2	3	4	5	6
По урожайности семян, т/га					
ОКС материнских форм	1	0,01	0,01	0,09	4,60
ОКС отцовских форм	3	0,09	0,03	1,60	3,34

Продолжение таблицы 16

<i>1</i>	2	3	4	5	6
СКС	3	0,05	0,02	0,84	3,34
Ошибки	14	0,26	0,02		
По сбору масла, т/га					
ОКС материнских форм	1	0,01	0,01	0,65	4,60
ОКС отцовских форм	3	0,06	0,02	4,67	3,34
СКС	3	0,01	0,01	0,23	3,34
Ошибки	14	0,06	0,01		
По масличности семян, %					
ОКС материнских форм	1	0,78	0,78	2,79	4,60
ОКС отцовских форм	3	21,91	7,30	26,08	3,34
СКС	3	3,50	1,17	4,17	3,34
Ошибки	14	3,92	0,28		

Таким образом, по масличности семян выделились 2 компонента, это ОКС отцовских форм и СКС комбинация линии × тестер, оказывающих влияние на дисперсию масличности. Однако в сравнении с вариансой СКС ( $m_s = 1,17$ ) варианса ОКС отцовских форм намного больше ( $m_s = 7,30$ ). При суммировании дисперсии на долю эффектов ОКС приходится 76 % всей изменчивости масличности изучаемых гибридов, тогда как доля СКС равна 12 %. Таким образом, основным компонентом генотипической вариации по изучаемому признаку является аддитивное взаимодействие генов. Положительную оценку ОКС среди материнских форм по трем изучаемым признакам имела линия ВК101А. Среди отцовских форм с положительными оценками ОКС по урожайности и сбору масла выделились линии Л642-15, Л634-15, Л622-15, причем линия Л634-15 имела наивысший показатель оценки ОКС. По масличности семян среди отцовских форм с высокой положительной оценкой ОКС была линия Л622-15. Линия Л645-15 по всем признакам имела отрицательное значение оценки ОКС (таблица 17).

Таблица 17 – Оценка ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Оценка ОКС	Отцовская форма	Оценка ОКС
По урожайности семян, т/га			
ВК131А	-0,01	Л642-15	0,02
ВК101А	0,01	Л645-15	-0,18
		Л634-15	0,11
		Л622-15	0,05
НСР <sub>05</sub>	0,11	НСР <sub>05</sub>	0,18
По сбору масла, т/га			
ВК131А	-0,02	Л642-15	0,01
ВК101А	0,02	Л645-15	-0,14
		Л634-15	0,04
		Л622-15	0,09
НСР <sub>05</sub>	0,05	НСР <sub>05</sub>	0,08
По масличности семян, %			
ВК131А	-0,31	Л642-15	-0,02
ВК101А	0,31	Л645-15	-2,22
		Л634-15	-0,20
		Л622-15	2,45
НСР <sub>05</sub>	0,40	НСР <sub>05</sub>	0,70

В результате проведенного анализа первого блока данных были отмечены достоверные значения ОКС испытываемых линий по всем анализируемым признакам. Среди материнских форм с высокой оценкой ОКС можно выделить линию ВК101А, среди отцовских форм линию Л634-15. Линия Л622-15 характеризовалась специфической комбинационной способностью. При изучении урожайности и сбора масла результаты дисперсионного анализа комбинационной способности 2-го блока данных свидетельствуют о не существенных различиях между гибридными комбинациями, что нельзя сказать о масличности семян, где были

отмечены достоверные различия (таблица А6). Средняя урожайность семян по опыту 3,38 т/га, при размахе варьирования 0,98 т/га. Высокая урожайность (3,98 т/га) была отмечена в комбинация ВК732А × Л634-15, тогда как низкой (3,0 т/га) характеризовалась комбинация ВК131А × Л645-15. Высокие показатели урожайности и сбора масла были во всех гибридных комбинациях с участием линии ВК732А. Низкой урожайностью, масличностью и сбором масла характеризовались все комбинации с участием линии Л 645-15. Среднее значение сбора масла по опыту составило 1,47 т/га, наибольшим показателем характеризовалась гибридная комбинация ВК732А × Л634-15 (1,72 т/га), тогда как наименьший показатель был отмечен в гибридной комбинация ВК131А × Л645-15 (1,27 т/га). Высокие результаты по сбору масла имели все комбинации где в качестве материнской формы использовалась линия ВК 732А. Гибридные комбинации с линиями Л634-15 и Л642-15 (отцовские формы) были на одном уровне. Среднее значение масличности семян по опыту составило 48,3 %. Высокая масличность (50,3%) была отмечена в комбинации ВК 101А × Л634-15, тогда как наименьшим показателем (46,9%) по данному признаку характеризовалась комбинация ВК 131А × Л 645-15 (таблица А7). Данные дисперсионного анализа ОКС и СКС родительских форм по урожайности и сбору масла свидетельствуют о существенных отличиях ОКС материнских форм и не существенных различиях ОКС отцовских форм. Эффектов СКС по урожайности семян и сбору масла выявлено не было. Однако результаты дисперсионного анализа по масличности семян свидетельствуют о несущественных отличиях ОКС материнских форм и существенных отличиях среди отцовских форм, при этом был отмечен эффект СКС (таблица 18). Важно отметить, что СКС более изменчива чем ОКС и поскольку определяется взаимодействием генотип – среда, соответственно она в большей степени зависит от условий года испытания. При дисперсии  $ms = 3,16$  на долю эффекта ОКС отцовских форм приходится 66 % всей изменчивости масличности изучаемых гибридов, тогда как на долю СКС всего 21 %. С

учетом того, что ОКС обуславливается аддитивными эффектами генов, следовательно, основным компонентом генотипической вариации по изучаемому признаку было аддитивное взаимодействие генов.

Таблица 18 – Результаты дисперсионного анализа по ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника по изучаемым признакам, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
По урожайности семян, т/га					
ОКС материнских форм	2	0,55	0,28	7,58	3,63
ОКС отцовских форм	2	0,17	0,08	2,29	3,63
СКС	4	0,06	0,02	0,41	3,01
Ошибки	16	0,59	0,04		
По сбору масла, т/га					
ОКС материнских форм	2	0,09	0,05	6,02	3,63
ОКС отцовских форм	2	0,05	0,03	3,55	3,63
СКС	4	0,01	0,01	0,11	3,01
Ошибки	16	0,12	0,01		
По масличности семян, %					
ОКС материнских форм	2	0,68	0,34	1,11	3,63
ОКС отцовских форм	2	6,33	3,16	10,34	3,63
СКС	4	4,00	1,00	3,26	3,01
Ошибки	16	4,90	0,31		

С положительной оценкой ОКС по урожайности и сбору масла среди материнских форм выделилась линия ВК732А, тогда как по масличности была линия ВК 101А. Среди отцовских форм с положительной оценкой ОКС по всем показателям были линии Л642-15, Л634-15 (таблица 19). Таким образом, дисперсионный анализ второго блока данных по изучаемым признакам показал наличие достоверных различий ОКС родительских линий подсолнечника. По урожайности и сбору масла лучшей гибридной комбинацией в данном блоке была ВК732А × Л634-15, а по масличности

ВК101А × Л634-15. Так, в наследовании урожайности семян и сбора масла были отмечены аддитивные эффекты генов материнских линий, тогда как в наследовании масличности семян доля неаддитивных эффектов взаимодействия генов не превышала 21 %.

Таблица 19 – Оценка ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Оценка ОКС	Отцовская форма	Оценка ОКС
По урожайности семян, т/га			
ВК131А	-0,18	Л642-15	0,01
ВК101А	-0,17	Л645-15	-0,17
ВК732А	0,35	Л634-15	0,16
НСР <sub>05</sub>	0,19	НСР <sub>05</sub>	0,19
По сбору масла, т/га			
ВК131А	-0,08	Л642-15	0,03
ВК101А	-0,06	Л645-15	-0,10
ВК732А	0,14	Л634-15	0,08
НСР <sub>05</sub>	0,09	НСР <sub>05</sub>	0,09
По масличности семян, %			
ВК131А	-0,08	Л642-15	0,78
ВК101А	0,37	Л645-15	-1,16
ВК732А	-0,28	Л634-15	0,38
НСР <sub>05</sub>	0,55	НСР <sub>05</sub>	0,55

Анализ комбинационной способности согласно результатам дисперсионного анализа по урожайности семян, сбору масла и масличности свидетельствует о существенных различиях между гибридными комбинациями (таблица А8). Средняя урожайность семян по опыту составила 2,89 т/га, наибольшая урожайность была отмечена в комбинации ВК101А × Л642-15 (3,32 т/га), наименьшей урожайностью характеризовалась гибридная комбинация ВК653 × Л645-15 (2,34 т/га). Среднее

значение сбора масла по опыту составило 1,28 т/га, высокий показатель сбора масла был отмечен в комбинация ВК101А × Л642-15 (1,46 т/га), минимальное значение было в комбинации ВК653 × Л645-15 (1,08 т/га). Лучшие результаты по сбору масла были получены в комбинациях, где в качестве материнской формы использовалась линия ВК101А. Среднее значение масличности семян по опыту 49,5 %, высокая масличность была в комбинации ВК653 × Л642-15 (52,8 %), наименьшим показателем по масличности характеризовалась комбинация ВК131А × Л645-15 (46,9 %). Высокой масличностью характеризовались все гибридные комбинации с участием линии ВК653Б (таблица А9). Данные дисперсионного анализа ОКС родительских линий гибридов подсолнечника по урожайности семян и сбору масла свидетельствуют о существенных отличиях ОКС материнских форм и не существенных различиях отцовских форм, эффектов СКС выявлено не было. По масличности семян были выявлены существенные отличия ОКС родительских форм гибридов подсолнечника как среди материнских, так и среди отцовских форм, при этом эффектов СКС так же выявлено не было (таблица 20).

Таблица 20 – Результаты дисперсионного анализа по ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника по изучаемым признакам, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
1	2	3	4	5	6
По урожайности семян, т/га					
ОКС материнских форм	2	0,82	0,41	15,73	4,10
ОКС отцовских форм	1	0,03	0,03	1,22	4,96
СКС	2	0,01	0,01	0,16	4,10
Ошибки	10	0,26	0,03		
По сбору масла, т/га					
ОКС материнских форм	2	0,09	0,04	8,80	4,10
ОКС отцовских форм	1	0,02	0,02	4,17	4,96
СКС	2	0,01	0,01	0,28	4,10
Ошибки	10	0,05	0,01		

По масличности семян, %

Продолжение таблицы 20

1	2	3	4	5	6
ОКС материнских форм	2	20,70	10,35	29,46	4,10
ОКС отцовских форм	1	5,80	5,80	16,51	4,96
СКС	2	0,75	0,38	1,07	4,10
Ошибки	10	3,51	0,35		

По урожайности и сбору масла среди материнских форм с положительной оценкой ОКС выделились две линии ВК101А, ВК131А, однако по масличности высокой положительной оценкой ОКС характеризовалась линия ВК653. Среди отцовских форм линия Л642-15 по всем показателям имела высокую оценку ОКС (таблица 21).

Таблица 21 – Оценка ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Оценка ОКС	Отцовская форма	Оценка ОКС
По урожайности семян, т/га			
ВК131А	0,19	Л642-15	0,07
ВК101А	0,32	Л645-15	-0,07
ВК653	-0,52		
НСР <sub>05</sub>	0,21	НСР <sub>05</sub>	0,15
По сбору масла, т/га			
ВК131А	0,06	Л642-15	0,06
ВК101А	0,10	Л645-15	-0,06
ВК653	-0,17		
НСР <sub>05</sub>	0,09	НСР <sub>05</sub>	0,06
По масличности семян, %			
ВК131А	-1,05	Л642-15	0,10
ВК101А	-1,55	Л645-15	-1,10
ВК653	2,61		
НСР <sub>05</sub>	0,76	НСР <sub>05</sub>	0,54

Таким образом, при анализе 3-го блока данных были отмечены достоверные значения оценки ОКС материнских форм по всем анализируемым показателям, для отцовских форм достоверное значение ОКС было получено только по масличности. Так по урожайности и сбору масла линия ВК 101А имела положительные значения ОКС, тогда как линия ВК 653 имела самую высокую оценку ОКС по масличности. Среди отцовских форм с высокой оценкой ОКС по всем показателям выделилась Л642-15. Лучшими гибридными комбинациями в этом блоке по урожайности семян и сбору масла была комбинация ВК101А × Л642-15 (3,32 и 1,46 т/га), по масличности ВК653 × Л642-15 (52,8 %). Анализ комбинационной способности четвертого блока данных свидетельствует о несущественных различиях между гибридными комбинациями по урожайности и сбору масла, тогда как по масличности семян были выявлены существенные различия (таблица А10). Средняя урожайность по опыту составила 3,28 т/га, при этом высокой урожайностью характеризовалась комбинация ВК680А × Л642-15 (3,40 т/га), низкая была в комбинации ВК131А × Л642-15 (3,16 т/га). Среднее значение сбора масла по опыту равно 1,52 т/га. Гибридной комбинации ВК 680А × Л642-15 характеризовалась высоким показателем по сбору масла (1,62 т/га), наименьшее значение было отмечено в комбинации ВК131А × Л642-15 (1,42 т/га). Гибридные комбинации, где в качестве материнской формы использовалась линия ВК 680 показали лучшие результаты по сбору масла и масличности семян. Среднее значение масличности семян по опыту составило 51,4 %. Высокой масличностью семян характеризовалась комбинация ВК680А × Л622-15 (53,6 %), кроме этого во всех гибридных комбинация с участием линии Л622-15 отмечалась высокая масличность семян (таблица А11). Данные дисперсионного анализа ОКС родительских линий по урожайности и сбору масла свидетельствуют о несущественных отличиях ОКС как материнских, так и отцовских форм. Эффектов СКС выявлено не было. Однако результаты дисперсионного анализа по масличности семян указывают на существенные различия ОКС не только

материнских, но и отцовских форм, кроме этого был выявлен эффект СКС. Следовательно, выделились три компонента ОКС материнских линий, ОКС отцовских форм и СКС комбинация линия × тестер оказывающих влияние на дисперсию масличности. Маленькая вариация СКС ( $ms = 1,22$ ) в сравнении с большими вариансами ОКС линий- тестеров ( $ms = 5,35$ ) и ОКС линий ( $ms = 4,86$ ) указывает на аддитивное взаимодействие генов по изучаемому признаку. Так при суммировании дисперсии на долю эффектов ОКС приходится 88 % против 10 % СКС (таблица 22).

Таблица 22 – Результаты дисперсионного анализа по ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника по изучаемым признакам, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
По урожайности семян, т/га					
ОКС материнских форм	2	0,02	0,01	1,01	4,10
ОКС отцовских форм	1	0,01	0,01	0,07	4,96
СКС	2	0,01	0,01	0,39	4,10
Ошибки	10	0,12	0,01		
По сбору масла, т/га					
ОКС материнских форм	2	0,02	0,01	4,38	4,10
ОКС отцовских форм	1	0,01	0,01	1,16	4,96
СКС	2	0,01	0,01	1,24	4,10
Ошибки	10	0,02	0,01		
По масличности семян, %					
ОКС материнских форм	2	9,27	4,86	24,63	4,10
ОКС отцовских форм	1	5,35	5,35	27,12	4,96
СКС	2	2,44	1,22	6,18	4,10
Ошибки	10	1,97	0,20		

По результатам оценок ОКС, среди материнских форм по трем показателям (урожайность, сбор масла, масличность) можно выделить линию

ВК680А. Линия ВК101А имела положительную оценку ОКС только по урожайности семян. Среди отцовских форм с положительным значением оценки ОКС по сбору масла и масличности выделилась линия Л622-15. Линия Л642-15 имела положительную оценку ОКС по урожайности (таблица 23).

Таблица 23 – Оценка ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Оценка ОКС	Отцовская форма	Оценка ОКС
По урожайности семян, т/га			
ВК131А	-0,09	Л622-15	-0,01
ВК101А	0,03	Л642-15	0,01
ВК680А	0,05		
НСР <sub>05</sub>	0,14	НСР <sub>05</sub>	0,10
По сбору масла, т/га			
ВК131А	-0,07	Л622-15	0,02
ВК101А	-0,01	Л642-15	-0,02
ВК680А	0,08		
НСР <sub>05</sub>	0,06	НСР <sub>05</sub>	0,04
По масличности семян, %			
ВК131А	-0,87	Л622-15	0,94
ВК101А	-0,93	Л642-15	-0,94
ВК680А	1,8		
НСР <sub>05</sub>	0,57	НСР <sub>05</sub>	0,40

Таким образом, при анализе 4-го блока данных только по масличности семян были отмечены достоверные значения ОКС как материнских, так и отцовских форм, кроме это был выявлен эффект СКС. Так, по урожайности и сбору масла линия ВК101А имела положительные значения ОКС. Самая высокая оценка ОКС по масличности была у линии ВК680А. Лучшие гибридные комбинации в этом блоке по урожайности семян и сбору масла

была комбинация ВК680А × Л642-15 (3,40 и 1,62 т/га), по масличности ВК680А × Л622-15 (53,6 %).

Анализ комбинационной способности пятого блока данных с изучением результатов испытания гибридных комбинаций (трехлинейные гибриды) по трем показателям (урожайность, сбор масла, масличность) свидетельствуют о несущественных различиях между гибридными комбинациями по урожайности и сбором масла, тогда как по масличности были отмечены существенные различия (таблица А12). Средняя урожайность по опыту составила 2,87 т/га с размахом варьирования 0,49 т/га. В гибридной комбинации Кубанский 93 × Л634-15 отмечена высокая урожайность (3,08 т/га) при наименьшем показателе урожайности – 2,59 т/га в комбинации Кубанский 86 × Л642-15. Среднее значение показателя по сбору масла опыте равно 1,27 т/га. Высоким показателем по сбору масла характеризовалась комбинация Кубанский 93 × Л634-15 (1,37 т/га), причем все гибридные комбинации с участием гибрида Кубанский 93 в качестве материнской формы показали хорошие результаты по урожайности и сбору масла. Среднее значение масличности семян по опыту 49,3 %, наибольшая масличность семян была отмечена в комбинации Кубанский 93 × Л622-15 с показателем 52,1 %, наименьшим показателем по масличности семян (48,6 %) характеризовалась комбинация Кубанский 86 × Л645-15. В комбинациях с участием линии Л622-15 были отмечены лучшие показатели по масличности семян (таблица А13).

Данные дисперсионного анализа ОКС родительских линий подсолнечника свидетельствуют о существенных отличиях ОКС материнских форм по урожайности, сбору масла и масличности и отцовских форм по масличности. Не существенные отличия ОКС отцовских форм были отмечены по урожайности и сбору масла. Эффектов СКС в данном блоке выявлено не было (таблица 24).

Таблица 24 – Результаты дисперсионного анализа по ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника по изучаемым признакам, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
По урожайности семян, т/га					
ОКС материнских форм	1	0,08	0,08	6,39	4,60
ОКС отцовских форм	3	0,04	0,01	1,02	3,34
СКС	3	0,03	0,01	0,64	3,34
Ошибки	14	0,18	0,01		
По сбору масла, т/га					
ОКС материнских форм	1	0,04	0,04	13,60	4,60
ОКС отцовских форм	3	0,01	0,01	1,26	3,34
СКС	3	0,01	0,01	0,51	3,34
Ошибки	14	0,04	0,01		
По масличности семян, %					
ОКС материнских форм	1	6,30	6,30	13,96	4,60
ОКС отцовских форм	3	22,97	7,66	16,96	3,34
СКС	3	2,15	0,72	1,58	3,34
Ошибки	14	6,32	0,45		

Согласно полученных данных, с положительным значением оценок ОКС по урожайности, сбором масла и масличностью выделилась материнская форма Кубанский 93. Среди отцовских форм с положительным значением оценок ОКС по масличности и сбором масла выделилась линия Л622-15, линия Л634-15 имела положительную оценку ОКС по урожайности и сбору масла (таблица 25). Таким образом, проанализировав пятый блок данных можно выделить простой невосстановленный гибрид подсолнечника Кубанский 93 который имел положительные оценки ОКС по всем изучаемым признакам. Среди отцовских форм с высокой оценкой ОКС (2,29) можно выделить линию Л622-15. Комбинации Кубанский 93 × Л634-15 и Кубанский 93 × Л622-15 следует считать лучшими в данном блоке.

Таблица 25 – Оценка ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Оценка ОКС	Отцовская форма	Оценка ОКС
По урожайности семянков, т/га			
Кубанский 93	0,10	Л642-15	-0,10
Кубанский 86	-0,10	Л645-15	0,06
		Л634-15	0,07
		Л622-15	-0,03
НСР <sub>05</sub>	0,09	НСР <sub>05</sub>	0,15
По сбору масла, т/га			
Кубанский 93	0,06	Л642-15	-0,03
Кубанский 86	-0,06	Л645-15	-0,03
		Л634-15	0,02
		Л622-15	0,05
НСР <sub>05</sub>	0,04	НСР <sub>05</sub>	0,07
По масличности семянков, %			
Кубанский 93	0,88	Л642-15	0,30
Кубанский 86	-0,89	Л645-15	-2,48
		Л634-15	-0,11
		Л622-15	2,29
НСР <sub>05</sub>	0,51	НСР <sub>05</sub>	0,88

Анализ комбинационной способности шестого блока данных с изучением результатов испытания шестнадцати гибридных комбинаций по трем показателям (урожайность, сбор масла, масличность) свидетельствует о существенных различиях между гибридными комбинациями (таблица А14). Среднее значение урожайности семянков по опыту составило 3,04 т/га, наибольший показатель урожайности семянков был отмечен в комбинации ВК131А × Л634-15 (3,45 т/га), тогда как наименьшим показателем по урожайности семянков характеризовалась комбинация Кубанский 86 × Л642-15 (2,59 т/га).

Лучшие результаты по урожайности семян были отмечены во всех гибридных комбинациях с участием линии Л634-15. Среднее значение по сбору масла в данном опыте было 1,35 т/га. Высоким показателем по сбору масла была отмечена гибридная комбинация ВК101А × Л622-15 (1,57 т/га), тогда как низким показателем характеризовалась гибридная комбинация Кубанский 86 × Л645-15 (1,17 т/га). Среднее значение масличности семян по опыту составило 49,3 %, наибольший показатель по масличности семян был отмечен в гибридной комбинации ВК101А × Л622-15 (52,3 %), наименьшим показателем по масличности семян 45,1 % характеризовалась гибридная комбинация Кубанский 86 × Л 645-15. Лучшие результаты по масличности семян с пределом 51,0–52,3 % были получены во всех гибридных комбинациях с использованием в качестве отцовской формы линию Л 622-15, тогда как наименьшим показателем от 45,1 до 48,5 % характеризовались те гибридные комбинации, где в качестве отцовской формы использовалась линия Л 645-15 (таблица А15). Линии, которые использовались в качестве материнских форм по всем показателям изучаемых признаков (урожайность, сбор масла, масличность) имели существенные различия ОКС (таблица 26).

Таблица 26 – Результаты дисперсионного анализа по ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника по изучаемым признакам, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
<i>1</i>	2	3	4	5	6
По урожайности семян, т/га					
ОКС материнских форм	3	0,59	0,20	11,26	2,92
ОКС отцовских форм	3	0,05	0,02	1,02	2,92
СКС	9	0,15	0,02	0,94	2,21
Ошибки	30	0,53	0,02		
По сбору масла, т/га					
ОКС материнских форм	3	0,14	0,05	12,82	2,92
ОКС отцовских форм	3	0,05	0,02	4,92	2,92
СКС	9	0,02	0,01	0,66	2,21

Продолжение таблицы 26

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>
Ошибки	30	0,11	0,01		
По масличности семянков, %					
ОКС материнских форм	3	7,08	2,36	6,79	2,92
ОКС отцовских форм	3	44,68	14,89	42,80	2,92
СКС	9	5,85	0,65	1,87	2,21
Ошибки	30	10,44	0,35		

По сбору масла и масличности были отмечены существенные различия ОКС отцовских форм, при этом результаты дисперсионного анализа по урожайности также указывают на существенность различий ОКС материнских линий и отсутствие существенных различий ОКС отцовских линий. Эффектов СКС в данном блоке выявлено не было. Линии ВК 101А, ВК 131А, Л 634-15 по урожайности имели положительные оценки ОКС. По сбору масла положительную оценку ОКС имели линии ВК131А, ВК101А, Л634-15, Л642-15, Л622-15. С положительными оценками ОКС по масличности выделились Кубанский 93, Л642-15, но самой высокой оценкой ОКС среди изучаемых линий отметилась линия Л 622-15 (таблица 27).

Таблица 27 – Оценка ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Оценка ОКС	Отцовская форма	Оценка ОКС
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
По урожайности семянков, т/га			
Кубанский 93	-0,08	Л642-15	-0,04
Кубанский 86	-0,28	Л645-15	-0,06
ВК131А	0,16	Л634-15	0,09
ВК101А	0,19	Л622-15	-0,01
НСР <sub>05</sub>	0,12	НСР <sub>05</sub>	0,12
По сбору масла, т/га			
Кубанский 93	-0,01	Л642-15	-0,02
Кубанский 86	-0,15	Л645-15	0,09

Продолжение таблицы 27

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
ВК131А	0,06	Л634-15	0,03
ВК101А	0,10	Л622-15	0,07
НСР <sub>05</sub>	0,05	НСР <sub>05</sub>	0,05
По масличности семянков, %			
Кубанский 93	0,88	Л642-15	0,14
Кубанский 86	-0,89	Л645-15	-2,35
ВК131А	-0,31	Л634-15	-0,16
ВК101А	-0,32	Л622-15	2,37
НСР <sub>05</sub>	0,52	НСР <sub>05</sub>	0,52

В результате анализа 6 блока данных были выявлены отрицательные и положительные оценки ОКС как материнских, так и отцовских форм, но это не значит, что эти родительские формы хуже или лучше в целом, а исключительно только по отношению к конкретным формам. Лучшей гибридной комбинацией по урожайности была ВК131А × Л634-15 (3,45 т/га), по сбору масла и масличности ВК101А × Л622-15 (1,57 т/га, 52,3 %).

Анализ комбинационной способности родительских линий подсолнечника 7-го блока данных согласно результатам дисперсионного анализа при испытании гибридных комбинаций по урожайности, сбору масла и масличности семянков свидетельствуют о существенных различиях между гибридными комбинациями (таблица А16). Средняя урожайность по опыту составила 2,70 т/га, с большим размахом варьирования 1,18 т/га. Высокая урожайность была отмечена в комбинации ВК 680А × Л 700 (3,29 т/га), тогда как наименьшим показателем характеризовалась гибридная комбинация ВК732А × Л678 (2,11 т/га). Высокие показатели урожайности отмечались гибридных комбинациях с участием в качестве отцовской формы линия Л700. Среднее значение показателя по сбору масла в опыте было 1,26 т/га, с размахом варьирования 0,70 т/га. Гибридная комбинация ВК680А × Л700 т/га характеризовалась самым высоким значением (1,65 т/га). Средняя масличность семянков по опыту составила 52,0 %. Высокий показатель по

масличности семянков в опыте был отмечен в комбинации ВК680А × Л700 (55,8 %), наименьший показатель был в гибридной комбинации ВК732А × Л678 (49,8 %). Высокими показателями по масличности характеризовались всех гибридные комбинации, где в качестве материнской формы использовалась линия ВК680А (таблица А17). Данные дисперсионного анализа свидетельствуют о существенных отличиях по ОКС как материнских форм, так и отцовских форм, кроме этого по урожайности и сбору масла выявлены эффекты СКС. Однако на долю эффектов СКС по урожайности приходится всего 17 %, тогда как по сбору масла 9 % (таблица 28).

Таблица 28 – Результаты дисперсионного анализа по ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника по изучаемым признакам, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2020 г

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
По урожайности семянков, т/га					
ОКС материнских форм	1	0,08	0,08	4,75	4,17
ОКС отцовских форм	7	0,97	0,14	4,84	2,34
СКС	7	0,38	0,05	3,08	2,32
Ошибки	30	0,53	0,02		
По сбору масла, т/га					
ОКС материнских форм	1	0,07	0,07	17,36	4,17
ОКС отцовских форм	7	0,23	0,03	8,42	2,34
СКС	7	0,10	0,01	3,55	2,32
Ошибки	30	0,12	0,01		
По масличности семянков, %					
ОКС материнских форм	1	27,04	27,04	76,97	4,17
ОКС отцовских форм	7	9,67	1,38	3,93	2,34
СКС	7	5,15	0,74	2,09	2,32
Ошибки	30	10,54	0,35		

Среди материнских форм линия ВК 680А имела положительную оценку ОКС по всем изучаемым признакам (урожайность, сбор масла, масличность). По урожайности среди отцовских форм с положительной оценкой ОКС выделились 4 линии, но лучшей была линия Л 700. По сбору масла среди отцовских форм с положительной оценкой ОКС выделились следующие линии Л642-15, Л634-15, Л700, Л696. С положительной оценкой ОКС по масличности семянков среди отцовских форм выделились линии Л 700, Л665, Л680, Л696. Таким образом, линии ВК680А, Л700 по всем изучаемым признаками имели высокое положительное значение оценок ОКС (таблица 29).

Таблица 29 – Оценка ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2020 г.

Материнская форма	Оценка ОКС	Отцовская форма	Оценка ОКС
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
По урожайности семянков, т/га			
ВК732А	-0,07	Л642-15	0,06
ВК680А	0,07	Л665	-0,21
		Л678	-0,35
		Л680	-0,12
		Л686	-0,17
		Л696	0,20
		Л700	0,45
		Л634-15	0,14
НСР <sub>05</sub>	0,07	НСР <sub>05</sub>	0,18
По сбору масла, т/га			
ВК732А	-0,06	Л642-15	0,10
ВК680А	0,06	Л665	-0,07
		Л678	-0,18
		Л680	-0,04
		Л686	-0,08
		Л696	0,09
		Л700	0,24

Продолжение таблицы 29

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
		Л634-15	0,03
НСР <sub>05</sub>	0,03	НСР <sub>05</sub>	0,08
По масличности семянков, %			
ВК732А	-1,30	Л642-15	-0,57
ВК680А	1,30	Л665	0,71
		Л678	-0,81
		Л680	0,58
		Л686	-0,13
		Л696	0,23
		Л700	1,20
		Л634-15	-1,22
НСР <sub>05</sub>	0,30	НСР <sub>05</sub>	0,80

Таким образом, при анализе 7 блока данных по всем анализируемым показателям изучаемых признаков были отмечены существенные различия ОКС не только материнских форм, но и отцовских форм. Кроме это были выявлены эффекты СКС по урожайности и сбору масла. При анализе полученных данных по сбору масла было установлено, что на долю эффектов ОКС, при суммировании дисперсии приходится 91 % и только 9 % на долю эффектов СКС, это указывает на аддитивное взаимодействие генов по изучаемому признаку. Лучшей гибридной комбинацией в изучаемом блоке была комбинация ВК680А × Л700. Высокой оценкой ОКС среди материнских форм характеризуется линия ВК680А, среди отцовских форм линия Л700. Анализ комбинационной способности родительских линий подсолнечника 8-го блока данных согласно полученным результатам дисперсионного анализа испытания гибридных комбинаций подсолнечника по урожайности, сбору масла и масличности семянков свидетельствуют о существенных различиях между гибридными комбинациями (таблица А18). Средняя урожайность по опыту 2,74 т/га. Отмечен большой размах варьирования 1,18 т/га. Высокая урожайность была получена в гибридной комбинации ВК680А × Л700 (3,29

т/га). Низкой урожайностью характеризовалась комбинация ВК732А× Л678 (2,11 т/га). Высокие результаты по урожайности были отмечены в комбинациях ВК732А ×Л700 (3,02 т/га), ВК934А × Л 696 (3,03 т/га), ВК934А × Л665 (3,06 т/га). Гибридные комбинации с участием линии ВК934А характеризовались высокой урожайностью. Средняя масличность семян по опыту 51,7 %, отмечен большой размах варьирования 7,6 %. Высокой масличностью характеризовалась гибридная комбинация ВК680А × Л700 (55,8 %). Комбинации где в качестве материнской формы использовалась линия ВК 680А имели высокие показатели по масличности. Среднее значение по сбору масла в опыте составило 1,27 т/га. Высокий показатель по сбору масла был отмечен в гибридной комбинации ВК680А × Л700 (1,65 т/га). По урожайности семян и сбора масла во всех комбинациях, где в качестве материнских форм использовались линии ВК680А и ВК934А отмечались высокие показатели, тогда как по масличности лучшие результаты были получены в гибридных комбинациях с участием линий ВК680А и ВК 900А.

Гибридные комбинации с участием в качестве отцовских форм линий Л 696, Л 700 показали достойный результат по всем изучаемым признакам (таблица А19). Результаты дисперсионного анализа по урожайности, масличности и сбору масла свидетельствуют о существенных различиях ОКС не только материнских форм, но и отцовских форм. Эффектов СКС в данном блоке выявлено не было (таблица 30).

Таблица 30 – Результаты дисперсионного анализа по ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника по изучаемым признакам, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2020 г.

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
<i>1</i>	2	3	4	5	6
По урожайности семян, т/га					
ОКС материнских форм	3	0,54	0,08	3,57	2,86
ОКС отцовских форм	4	0,58	0,15	4,30	2,63
СКС	12	0,47	0,04	1,17	2,02
Ошибки	38	1,28	0,03		

Продолжение таблицы 30

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>
По сбору масла, т/га					
ОКС материнских форм	3	0,11	0,04	4,04	2,86
ОКС отцовских форм	4	0,21	0,05	6,03	2,63
СКС	12	0,08	0,01	0,80	2,02
Ошибки	38	0,33	0,01		
По масличности семян, %					
ОКС материнских форм	3	45,02	15,01	31,88	2,86
ОКС отцовских форм	4	14,54	3,63	7,72	2,63
СКС	12	8,57	0,71	1,52	2,02
Ошибки	38	17,89	0,47		

Среди материнских форм линии ВК 680А, ВК 934А, среди отцовских форм линии Л 700, Л 696 имели положительные значения оценки ОКС по урожайности и сбору масла. Линии ВК 680А, ВК 900А характеризовались высокой положительной оценкой ОКС по масличности семян (таблица 31).

Таблица 31 – Оценка ОКС, СКС родительских форм гибридов подсолнечника, ЦЭБ ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2020 г.

Материнская форма	Оценка ОКС	Отцовская форма	Оценка ОКС
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
По урожайности семян, т/га			
ВК732А	-0,07	Л665	-0,12
ВК900А	-0,22	Л678	-0,23
ВК680А	0,07	Л696	0,10
ВК934А	0,22	Л700	0,25
		Л642-15	-0,01
НСР <sub>05</sub>	0,14	НСР <sub>05</sub>	0,17
По сбору масла, т/га			
ВК732А	-0,05	Л665	-0,06
ВК900А	-0,08	Л678	-0,14
ВК680А	0,08	Л696	0,06
ВК934А	0,06	Л700	0,16

Продолжение таблицы 31

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
		Л642-15	-0,01
НСР <sub>05</sub>	0,03	НСР <sub>05</sub>	0,08
По масличности семянков, %			
ВК732А	-0,98	Л665	-0,08
ВК900А	0,82	Л678	-1,28
ВК680А	1,99	Л696	0,74
ВК934А	-1,84	Л700	1,09
		Л642-15	-0,46
НСР <sub>05</sub>	0,54	НСР <sub>05</sub>	0,62

Высокой оценкой ОКС среди материнских форм по урожайности характеризуется линия ВК934А, среди отцовских форм линия Л700. По масличности и сбору масла высокая оценка ОКС была у линии ВК680А.

Таким образом изучение комбинационной способности родительских линий подсолнечника по основным хозяйственно ценным признакам (урожайность семянков, т/га; их масличность, %; и сбор масла с единицы площади, т/га) позволило выделить ряд линии с высоким устойчивым значением ОКС. Согласно результатам исследований, наиболее перспективными линиями среди новых линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника следует считать Л634-15, Л642-15, Л700, Л696. Данные линии рекомендуются для дальнейшего использования в селекции гибридного подсолнечника в качестве отцовских форм. Среди материнских форм с высокими оценками ОКС выделились линии ВК101А и ВК680А, кроме этого эти линии характеризуются высоким уровнем горизонтальной устойчивости к возбудителю ЛМР. Поскольку значения изучаемых признаков определяются как аддитивными, так и неаддитивными эффектами генных взаимодействий, то в определении селекционной ценности испытываемых линий также учитывалось значение варианс СКС. Линии ВК732А, ВК653, ВК934А, Л622-15 обладают специфической комбинационной способностью.

## 6 СОЗДАНИЕ И ИСПЫТАНИЕ ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА С ДОЛГОВРЕМЕННОЙ УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ВОЗБУДИТЕЛЮ ЛМР

Для получения экспериментальных гибридных комбинаций (простые и трехлинейные гибриды) с долговременной устойчивостью к возбудителю ЛМР в скрещивание вовлекали константные самоопыленные линии подсолнечника, а также простые невосстановленные гибриды подсолнечника, характеризующиеся различным типом устойчивости к патогену и хорошей комбинационной способностью по хозяйственно ценным признакам [42]. В качестве отцовских форм использовались новые линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника, при селекции, которых особо внимание уделялось фитопатологическому аспекту. Данные линии обладают вертикальной устойчивостью к выявленным в ЮФО различным расам популяции *P. halstedii* (полная характеристика представлена в 4 главе). Материнская форма представлена лучшими ЦМС-линиями и гибридами подсолнечника (таблица 32).

Таблица 32 – Характеристика материнских форм гибридов подсолнечника, Краснодар, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2016–2018 гг.

ЦМС-линия, гибрид	Период всходы-цветение, сут	Высота растений, см	Масличность, %	Масса 1000 семян, г
Кубанский 86	49	170	51	55
Кубанский 93	52	193	54	60
ВК678А	48	135	41	50
ВК131А	56	120	45	50
ВК101А	54	130	46	55
ВК680А	54	115	48	50
ВК732А	56	110	44	45
ВК934А	58	125	46	80
ВК900А	55	120	46	50
СЛ <sub>05</sub> 16А	55	110	46	50

В период 2018–2020 гг. методом межлинейной гибридизации в полевых условиях на участках гибридизации и в зимне-весенний период в ФТК было получено более 100 экспериментальных гибридных комбинаций подсолнечника. Которые в зависимости от типа гибрида (простые, трехлинейные) и с учетом вертикальной устойчивости отцовских форм были дифференцированы на 3 группы. Испытание и оценку по хозяйственно ценным признакам проводили в период 2019–2020 гг., как в полевых условиях ПИГ, так и в лабораторных условиях.

### 6.1 Испытание экспериментальных гибридных комбинаций подсолнечника в условиях 2019 г.

С учетом биологических особенностей и предъявляемых требований культуры к условиям произрастания погодные условия в вегетационный период 2019 г. сложились вполне благоприятно, не только для роста и развития подсолнечника, но и для формирования достойного урожая (рисунок 14, таблица 1).

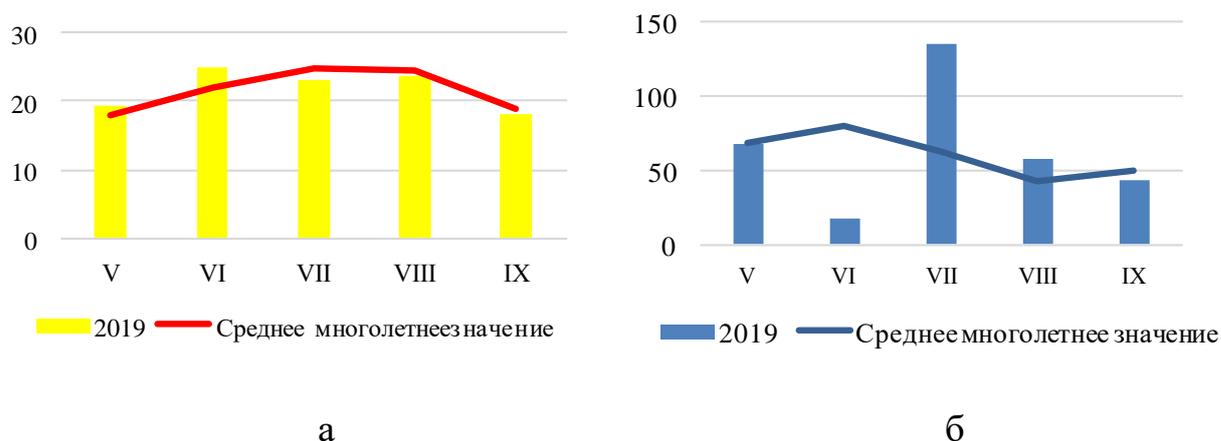


Рисунок 14 – Метеорологическая характеристика вегетационного периода по данным цифровой метеостанции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК:  
 а – среднесуточная температура воздуха, °С; б – месячная сумма осадков, мм

При испытании экспериментальных гибридных комбинаций (простые межлинейные гибриды) стандартом был определен коммерческий гибридов подсолнечника Тайфун селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК [149]. Опираясь на

полученные данные в ходе испытаний и анализа опыта (1 ПИГ), был выделен ряд перспективных гибридных комбинаций (таблица 33).

Таблица 33 – Характеристика лучших экспериментальных гибридных комбинаций из 1 питомника испытания гибридов, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Гибрид	Период всходы-цветение, суток	Урожайность		Масличность, %	Сбор масла	
		т/га	± к стандарту		т/га	± к стандарту
Тайфун (стандарт)	53	2,46	–	51,7	1,14	–
ВК131А × Л634-15*	52	3,64	+1,18	47,9	1,57	+0,43
ВК131А × Л622-15	54	3,34	+0,88	51,2	1,54	+0,40
ВК101А × Л622-15	55	3,51	+1,05	52,3	1,65	+0,51
ВК101А × Л642-15	53	3,39	+0,93	48,6	1,48	+0,34
ВК101А × Л634-15	52	3,40	+0,94	50,3	1,54	+0,22
ВК732А × Л642-15	53	3,93	+1,47	48,8	1,72	+0,58
ВК732А × Л645-15	54	3,64	+1,18	47,4	1,55	+0,41
ВК732А × Л634-15	53	4,48	+2,02	48,0	1,94	+0,80
ВК680А × Л642-15	53	3,55	+1,09	52,8	1,69	+0,55
ВК680А × Л622-15	55	3,49	+1,03	53,6	1,68	+0,05
ВК900А × Л634-15	56	3,80	+1,34	51,9	1,77	+0,63
ВК935А × Л622-15	55	3,40	+0,94	54,4	1,66	+0,52
НСР <sub>05</sub>		0,22			0,12	

\*♂ – линии, характеризующиеся вертикальной устойчивостью ко всем выявленным в ЮФО расам возбудителя ЛМР

Высокий показатель по урожайности (4,48 т/) и сбору масла (1,94 т/) был отмечен в гибридной комбинации ВК732А × Л634-15, при этом даже несмотря на низкую масличность семян (48,0 %), прибавка по урожайности и сбору масла составила 2,06 т/га и 0,80 т/га соответственно. Гибридная комбинация ВК732А × Л642-15 также характеризовалась высокой урожайностью (3,93 т/га) и высоким показателем по сбору масла (1,72 т/га), но при этом имела низкую масличность (48,8 %). Самой высокой масличностью характеризовалась гибридная комбинация ВК935А × Л622-15,

масличность которой находилась на уровне 54,4 %, что на 2,7 % больше, чем у стандарта. Однако учитывая выше сказанное следует отметить, что в данной группе перспективных гибридов лучший результат сразу по 3 показателям основных хозяйственно ценных признаков был получен в только в 1 гибридной комбинации (ВК900А × Л634-15). Данная комбинация характеризовалась высокой урожайностью (3,80 т/га) и сбором масла (1,77 т/га), превышающие уровень стандарта (2,46 т/га, 1,14 т/га), а также масличностью (51,9 %), находившейся на уровне стандарта (51,7 %).

Из следующей группы экспериментальных гибридных комбинаций (которые испытывались во 2-м ПИГ) так же выделился ряд перспективных гибридных комбинаций. Три из которых (ВК101А × Л687, Сл<sub>05</sub>16А × Л678, ВК131А × Л665) превзошли стандарт, впрочем, превышение находится в пределах ошибки опыта. Самый высокий показатель урожайности (4,12 т/га) и сбора масла (1,90 т/га) был получен в гибридной комбинации ВК10А × Л687, между тем масличность семян данной комбинации была ниже стандарта, но менее чем на 1 %. Только одна гибридная комбинация ВК732А × Л687 по масличности семян находилась на уровне стандарта. Кроме этого, следует выделить еще на одну гибридную комбинацию Сл<sub>05</sub>16А × Л678, которая так же характеризуется высокой урожайностью (3,88 т/га) и сбором масла (1,74 т/га) даже имея низкий показатель масличности семян (49,8 %). Таким образом, проанализировав результаты испытаний перспективных гибридных комбинаций подсолнечника из 2 ПИГ следует выделить комбинацию ВК101А × Л687, которая по показателям хозяйственно ценных признаков считается лучшей (таблица 34).

В настоящее время на рынке гибридных семян подсолнечника представлены как простые, так и трехлинейные гибриды различного назначения, обладающими комплексом хозяйственно ценных признаков, но различающиеся по длине вегетационного периода. Перспективность использования гибридов того или иного типов зависит от реализации

генетического потенциала в конкретных зонах районирования и условий выращивания.

Таблица 34 – Характеристика лучших экспериментальных гибридных комбинаций из 2-го питомника испытания гибридов, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Гибрид	Период всходы-цветение, суток	Урожайность		Масличность, %	Сбор масла	
		т/га	± к стандарту		т/га	± к стандарту
Тайфун (стандарт)	53	3,66	–	52,0	1,71	–
ВК131А × Л665*	53	3,67	+0,01	49,1	1,62	–0,09
ВК101А × Л687	54	4,12	+0,46	51,3	1,90	+0,19
ВК101А × Л676	52	3,06	–0,60	50,5	1,39	–0,32
ВК732А × Л687	54	3,56	–0,10	52,0	1,67	–0,04
СЛ <sub>05</sub> 16А × Л665	52	3,65	–0,01	51,2	1,68	–0,03
СЛ <sub>05</sub> 16А × Л678	54	3,88	+0,22	49,8	1,74	+0,03
ВК732А × Л665	53	3,22	–0,44	49,5	1,43	–0,28
ВК732А × Л696	54	3,24	–0,42	50,7	1,48	–0,23
НСР <sub>05</sub>		0,23			0,11	

\*♂ – линии характеризующиеся вертикальной устойчивостью к наиболее распространенным по ЮФО расам возбудителя ЛМР

Несмотря на то, что однородность по морфобиологическим признакам у простых гибридов подсолнечника может характеризоваться как хорошая или очень хорошая, тогда как у трехлинейных гибридов подсолнечника удовлетворительная, но даже исключительная выравненность и максимальная продуктивность простых гибридов, сильно лимитируемая погодными условиями, не всегда позволяет конкурировать им с трехлинейными гибридами. Поскольку простые, межлинейные гибриды – это сочетание всего двух константных линий, наследственность которых в силу инбридинга сужена. Таким образом более сложная генетическая основа трехлинейных гибридов подсолнечника оказывает существенное влияние на степень варьирования урожайности в различных зонах возделывания, что гарантирует хотя и не самый высокий, но зато стабильный урожай. Так, при

использовании в качестве материнской формы двух простых стерильных гибрида подсолнечника (Кубанский 93, Кубанский 86), а в качестве отцовской формы новые линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника, нами были получены 8 трехлинейных гибрида (3-я группа). Данные гибриды испытывались в отдельном блоке в ПИГ, где в качестве стандартов были определены трехлинейные гибриды подсолнечника Ахиллес [54], Кубанский 930 селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. При испытании все экспериментальные гибридные комбинации по хозяйственно ценным признакам имели превышение над стандартами (таблица 35).

Таблица 35 – Характеристика новых трехлинейных гибридов подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Гибрид	Период всходы-цветение, суток	Урожайность, т/га	Масличность, %	Сбор масла, т/га
Кубанский 930 (1 стандарт)	52	2,69	47,0	1,14
Ахиллес (2 стандарт)	50	2,87	47,8	1,24
Кубанский 93 × Л642-15*	52	3,02	50,5	1,38
Кубанский 93 × Л645-15	51	3,09	48,5	1,35
Кубанский 93 × Л634-15	51	3,19	49,5	1,42
Кубанский 93 × Л622-15	52	3,03	52,1	1,42
Кубанский 86 × Л642-15	50	2,73	48,6	1,19
Кубанский 86 × Л645-15	50	3,15	45,1	1,28
Кубанский 86 × Л634-15	50	3,05	48,8	1,34
Кубанский 86 × Л622-15	50	2,91	54,4	1,33
НСР <sub>05</sub>		0,26		0,13
*♂ – отцовские формы с вертикальной устойчивостью ко всем распространенным в ЮФО расам патогена				

Размах варьирования в данной группе экспериментальных гибридных комбинаций подсолнечника по урожайности составил 0,46 т/га, по сбору масла 0,26 т/га и по масличности 5,6 %. Период всходы-цветения – 50–52 сут. Наивысший показатель урожайности (3,19 т/га) и сбора масла (1,42 т/га) был отмечен в комбинации Кубанский 93 × Л634-15. Комбинация Кубанский 93 × Л622-15 характеризовалась самым высоким показателем по масличности

(54,4 %). Таким образом из данной группы гибридов можно выделить 4 перспективных гибридных комбинаций, по урожайности лучшими были Кубанский 93 × Л634-15, Кубанский 86 × Л645-15, а по масличности Кубанский 86 × Л622-15, Кубанский 93 × Л622-15.

Раннее созревание трехлинейных гибридов дает возможность свести к минимуму затраты на десикацию и сушку, что позволяет сократить не только энергозатраты, но и увеличить, время на подготовку почвы под следующую культуру. Кроме этого, благодаря скороспелости, для них не только исключается возможность попасть в период засухи, но и появляется преимущество ухода от массового развития болезней, что будет способствовать меньшему поражению болезнями и вредителями. Соответственно данная концепция создает предпосылки для расширения традиционных регионов производства подсолнечника, поскольку такие гибриды целесообразно размещать в зонах районирования, характеризующихся стрессовыми условиями (холод, засуха и т. д.), а также при наличии причин, препятствующих созданию благоприятных условий вегетации.

Генетическая защита гибридов подсолнечника от болезнетворного влияния возбудителя ЛМР один из важных этапов в гибридной селекции. Широкое возделывание гибридов подсолнечника с долговременной устойчивостью к патогену позволит избежать не только эпифитотийного распространения болезни, но и значительных потерь урожая с сохранением как пищевых, так и товарных достоинств получаемой продукции. В полевых условиях на устойчивость к возбудителю ЛМР были оценены все экспериментальные гибридные комбинации подсолнечника. Перспективные гибридные комбинации были оценены еще и в лабораторных условиях (таблица 36). С учетом того, что при создании данных гибридов подсолнечника, характеризующихся долговременной устойчивостью к возбудителю ЛМР в качестве отцовских форм, использовались линии-восстановители фертильности пыльцы, обладающие вертикальной

устойчивостью к различным расам патогена, то лабораторную оценку проводили на все встречающиеся в ЮФО расы популяции *P. halstedii*. Полученные результаты полевой и лабораторной оценок на устойчивость к возбудителю ЛМР свидетельствуют о характерной для них устойчивости.

Таблица 36 – Полевая и лабораторная оценка перспективных гибридных комбинаций подсолнечника на устойчивость к возбудителю ЛМР, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Гибрид	Распространенность ЛМР, %	Лабораторная оценка на устойчивость к расам <i>P. halstedii</i>					
		330	330, 710, 730	334	734	733	713
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>
Простые межлинейные гибриды							
ВК131А × Л634-15	0	У*	У	У	У	У	У
ВК101А × Л622-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК732А × Л642-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК732А × Л645-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК732А × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК101А × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК680А × Л642-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК680А × Л622-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК900А × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК935А × Л622-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК131А × Л665	0	У	У	В**	В	В	В
ВК131А × Л676	0	У	У	В	В	В	В
ВК101А × Л687	0	У	У	В	В	В	В
ВК732А × Л665	0	У	У	В	В	В	В
ВК732А × Л696	0	У	У	В	В	В	В
ВК732А × Л687	0	У	У	В	В	В	В
СЛ <sub>05</sub> 16А × Л665	0	У	У	В	В	В	В
СЛ <sub>05</sub> 16А × Л678	0	У	У	В	В	В	В
Трехлинейные гибриды							
Кубанский 93 × Л642-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 93 × Л645-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 93 × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 93 × Л622-15	0	У	У	У	У	У	У

Продолжение таблицы 36

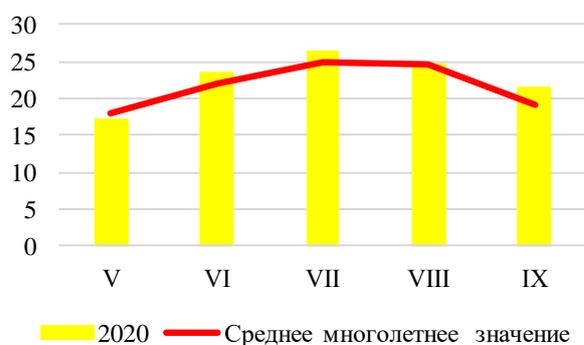
1	2	3	4	5	6	7	8
Кубанский 86 × Л642-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 86 × Л645-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 86 × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 86 × Л622-15	0	У	У	У	У	У	У
<i>Иммунологическая реакция гибридов подсолнечника на заражение расами P. halstedii: В* – восприимчивый, у** – устойчивый.</i>							

Таким образом, выделившиеся по результатам испытания в условиях 2019 г. перспективные гибридные комбинации подсолнечника, характеризующиеся высокими показателями по хозяйственно полезным признакам и устойчивостью к возбудителю ЛМР доказывает не только правильность, но и перспективность выбранного направления исследования.

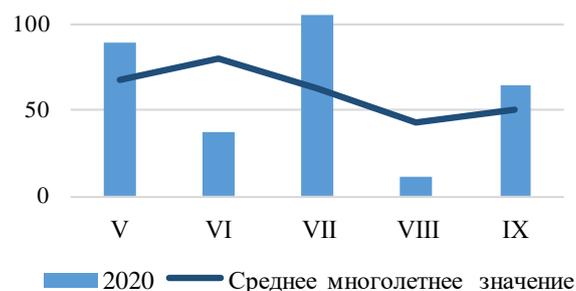
## **6.2 Испытание экспериментальных гибридных комбинаций подсолнечника в условиях 2020 г.**

Для формирования высокого урожая подсолнечника большое значение имеют осенне-зимние запасы влаги в почве. Однако наиболее критическая фаза развития в период формирования урожая начинается за 20 дней до начала цветения, соответственно любое негативное воздействие окружающей среды может негативно повлиять на конечную урожайность.

За осенне-зимний период 2019–2020 гг. выпало 244 мм осадков, это на 123 мм меньше в сравнении с 2018–2019 гг. Условия вегетационного периода 2020 г. по влагообеспеченности так же были недостаточно удовлетворительными, поскольку сумма осадков составила всего 311 мм, это на 42 мм меньше среднемноголетнего значения и на 52 мм меньше в сравнении с 2019 г. с учетом повышенного температурного режима.



а



б

Рисунок 15 – Метеорологическая характеристика вегетационного периода по данным цифровой метеостанции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК:

а – среднесуточная температура воздуха, °С; б – месячная сумма осадков, мм

Таким образом, определенная нестабильность в выпадении осадков и повышенная температура воздуха (рисунок 15, таблица 1) сыграли особую роль в формировании урожая изучаемых гибридных комбинаций (таблица 37-39). Экспериментальные гибридные комбинации (2-я группа), где в качестве отцовской формы использовались линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника, характеризующиеся вертикальной устойчивостью к наиболее распространенным в ЮФО расам (330, 710, 730) патогена, по основным признакам имели либо существенное превышение, либо находились на уровне стандарта гибрида подсолнечника Тайфун. Из данной группы гибридов по основным хозяйственно ценным признакам (урожайность, т/га, масличность, т/га, сбор масла, %) можно выделить ряд лучших гибридных комбинаций (таблица 37).

Таблица 37 – Характеристика лучших экспериментальных гибридных комбинаций подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2020 г.

Гибридная комбинация	Период всходы-цветение, суток	Урожайность		Масличность, %	Сбор масла	
		т/га	± к стандарту		т/га	± к стандарту
<i>I</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>
Тайфун (стандарт)	55	2,69		51,8	1,28	
ВК732А × Л696*	60	2,96	+0,27	50,8	1,36	+0,07
ВК900А × Л686	61	2,74	+0,05	52,7	1,29	+0,01

Продолжение таблицы 37

1	2	3	4	5	6	7
ВК900А × Л700	60	2,75	+0,07	53,6	1,33	+0,05
ВК680А × Л680	61	2,81	+0,13	54,1	1,37	+0,08
ВК680А × Л686	61	2,75	+0,06	52,5	1,30	+0,01
ВК680А × Л696	62	2,85	+0,16	54,2	1,38	+0,10
ВК680А × Л700	60	3,29	+0,60	55,8	1,65	+0,37
ВК934А × Л696	61	3,03	+0,34	51,7	1,41	+0,13
ВК934А × Л700	62	3,02	+0,33	50,9	1,39	+0,10
ВК101А × Л678	58	3,00	+0,31	51,3	1,39	+0,11
ВК131А × Л665	59	3,79	+1,10	50,7	1,72	+0,44
НСР <sub>05</sub>		0,20			0,11	
♂ – отцовские формы с вертикальной устойчивостью к смеси распространенных в ЮФО рас популяции <i>P. halstedii</i> .						

Так высоким показателем по урожайности семян и сбору масла характеризовалась комбинация ВК131А × Л665 (3,79 т/га и 1,72 т/га), которая по результатам испытаний (2019–2020) показывает высокую урожайность, но низкую масличность.

Масличность в данной комбинации была ниже уровня стандарта, но выше чем в условиях 2019 г. Несмотря на низкую урожайность (средняя по опыту составила 2,97 т/га, это 0,59 т/га меньше в сравнении с результатом 2019 г., где средняя урожайность была 3,56 т/га) все гибридные комбинации характеризовались высоким показателем масличности (средняя по опыту 52,5 %, это на 1,8 % больше, чем средняя по опыту 50,6 %, полученная в условиях 2019 г.).

Самая высокая масличность (55,8 %) была отмечена в гибридной комбинации ВК680А × Л700, которая имела существенное превышение над стандартом гибридом подсолнечника Тайфун как по урожайности–3,29 т/га, так и по сбору масла–1,65 т/га (таблица 38).

Таблица 38 – Характеристика экспериментальных гибридных комбинаций подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2020 г.

Гибридная комбинация	Период всходы-цветение, суток	Урожайность		Масличность, %	Сбор масла	
		т/га	± к стандарту		т/га	± к стандарту
Тайфун (стандарт)	55	2,69		51,8	1,28	
ВК732А × Л642-15*	62	2,78	+0,10	50,7	1,27	-0,02
ВК732А × Л634-15	62	3,07	+0,38	52,7	1,38	+0,09
ВК680А × Л642-15	62	2,74	+0,06	52,4	1,29	+0,01
ВК680А × Л634-15	62	2,62	-0,07	51,9	1,22	-0,07
ВК934А × Л642-15	62	2,88	+0,19	49,5	1,30	+0,02
ВК678А × Л634-15	58	3,03	+0,35	49,5	1,35	+0,07
СЛ <sub>05</sub> 16А × Л642-15	60	3,11	+0,42	52,3	1,47	+0,18
СЛ <sub>05</sub> 16А × Л622-15	64	2,81	+0,12	52,8	1,34	+0,05
СЛ <sub>05</sub> 16А × Л634-15	63	2,90	+0,22	50,9	1,33	+0,04
ВК10А × Л622-15	64	2,94	+0,25	51,8	1,37	+0,09
ВК900А × Л634-15	62	2,93	-0,35	51,8	1,36	+0,08
НСР <sub>05</sub>		0,23			0,11	

\*♂ – отцовские формы с вертикальной устойчивостью ко всем выявленным в ЮФО расам популяции *P. halstedii*.

По результатам испытаний из данной группы гибридов можно выделить ряд перспективных гибридных комбинаций, которые имели лучшие показатели по основным хозяйственно ценным признакам и находились либо на уровне, либо имели несущественное превышение над стандартом гибридом подсолнечника Тайфун. Высокий показатель по урожайности был отмечен в гибридной комбинации СЛ<sub>05</sub>16А × Л642-15 (3,11 т/га). Масличность для данной группы гибридов, средняя по опыту составила 51,5 %, это на 0,82 % больше в сравнении с 2019 г., когда средний показатель по опыту был 50,6 %. Гибридная комбинация СЛ<sub>05</sub>16А × Л622-15 имела существенное превышение стандарта по масличности семян (52,8 %). Максимальным значением показателя по сбору масла 1,47 т/га характеризовалась гибридная комбинация СЛ<sub>05</sub>16А × Л642-15.

Таким образом, в ходе исследований (2019–2020) при сравнение основных показателей хозяйственно ценных признаков по перспективным гибридным комбинациям (1–2-я группы, простые межлинейные гибриды) выяснилось, что ранг высокой урожайности простых гибридов подсолнечника не остается постоянным, а может претерпевать, причем достаточно резкое колебание, особенно в зависимости от условий года, что доказывает существенная вариабельность урожайности. Так, гибридная комбинация ВК732А × Л634-15, характеризовавшаяся высокими показателями по урожайности – 4,48 т/га и сбору масла –1,94 т/га в условиях 2019 г. в условиях 2020 г. данные показатели были уже значительно ниже (3,07 т/га и 1,38 т/га соответственно). Следовательно, учитывая существующую положительную корреляцию между урожайностью семян и климатическими переменными следует отметить, что условия 2020 г. значительно снизили продуктивность экспериментальных гибридов подсолнечника.

Проведенные повторные испытания экспериментальных гибридных комбинаций (3-я группа, трехлинейные гибриды) в условиях 2020 г. очередной раз подтверждают характерную для данного типа гибридов определенную стабильность по признаку урожайности, причем не сильно зависящую от условий года. Поскольку, обладая широкой генетической основой, показатели хозяйственно ценных признаков трехлинейных гибридов подсолнечника менее зависимы от условий года.

В таблице 39 представлены результаты испытаний 8 экспериментальных гибридных комбинаций (3 группа гибридов), где в качестве материнской формы использовались 2 простых невосстановленных гибрида подсолнечника, а в качестве отцовской формы линии-восстановители фертильности пыльцы, устойчивые ко всем выявленным в ЮФО расам возбудителя ЛМР. Наивысший показатель по урожайности и сбору масла был отмечен в комбинации Кубанский 93 × Л642-15 (3,10 т/га и 1,48 т/га). Высокий показатель по масличности был отмечен в комбинации Кубанский 93 × Л642-15 (53,1 %).

Таблица 39 – Характеристика новых трехлинейных гибридов подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2020 г.

Гибрид	Период всходы-цветение, суток	Урожайность, т/га	Масличность, %	Сбор масла, т/га
Кубанский 930 (1-й стандарт)	58	2,99	52,7	1,42
Ахиллес (2-й стандарт)	55	3,05	50,8	1,39
Кубанский 86 × Л645-15*	56	2,54	48,9	1,13
Кубанский 86 × Л622-15	58	2,65	52,2	1,25
Кубанский 86 × Л634-15	55	3,03	50,5	1,40
Кубанский 86 × Л642-15	56	2,80	52,6	1,32
Кубанский 93 × Л645-15	55	2,82	50,2	1,26
Кубанский 93 × Л622-15	57	2,71	52,7	1,28
Кубанский 93 × Л634-15	56	3,04	52,7	1,44
Кубанский 93 × Л642-15	55	3,10	53,1	1,48
НСР <sub>05</sub>		0,26		0,12

\*♂ – отцовские формы, характеризующиеся вертикальной устойчивостью ко всем распространенным в ЮФО расам популяции *P. halstedii*

По изучаемым признакам на уровне стандартов по урожайности семян находились только три гибридные комбинации Кубанский 93 × Л 642-15 (3,10 т/га), Кубанский 93 × Л634-15 (3,04 т/га), Кубанский 86 × Л634-15 (3,03 т/га), однако у последней из трех представленных комбинаций был отмечен низкий показатель масличности.

По трем показателям основных хозяйственно ценных признаков только две гибридные комбинации (Кубанский 93 × Л 642-15 урожайность – 3,10 т/га; масличность – 53,1 %; сбор масла –1,48 т/га и Кубанский 93 × Л 634-15 урожайность – 3,04 т/га; масличность – 52,7 %; сбор масла – 1,44 т/га) имели не существенное превышение либо находились на уровне стандартов.

Если сравнить результаты испытаний, полученных в 2019 г. по данной группе гибридов, то можно отметить, что существенного влияния погодных условий 2020 г. на урожайность семян трехлинейных гибридов отмечено не

было (средняя урожайность по опыту в условиях 2019 г. составила 2,71 т/га, тогда как в условиях 2020 г. была 2,83 т/га). Однако показатель масличности семян был значительно выше (средняя по опыту в условиях 2019 г. составила 44,5%, но в условиях 2020 г. была 51,6 %, что почти на 7 % больше). К примеру, гибридная комбинация Кубанский 93 × Л634-15 в условиях 2019 г характеризовалась высокими показателями по урожайности (3,19 т/га) и сбору масла (1,42 т/га), несмотря на условия 2020 г., имела неплохие показатели урожайности (3,04 т/га) и сбора масла (1,44 т/га), что вполне соответствует уровню 2019 г.

Благодаря результатам ежегодного мониторинга, проводимого сотрудниками лабораторией иммунитета ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК мы имеем данные не только по расовому составу популяции *P. halstedii*, но и информацию по агрессивности и вирулентности отдельных рас патогена, что позволяет нам своевременно разворачивать селекционные программы с иммуногенетической защитой гибридов подсолнечника. Несмотря на наличие горизонтальной и вертикальной устойчивости у родительских линий, используемых для создания гибридов подсолнечника, все экспериментальные гибридные комбинации подсолнечника оценивались на устойчивость к возбудителю ЛМР как в полевых, так и в лабораторных условиях. Результаты оценок лучших экспериментальных гибридных комбинаций, обладающих долговременной устойчивостью к возбудителю ложной мучнистой росы на устойчивость к различным расам популяции *P. halstedii* встречающимся по ЮФ округу представлены в таблице 40.

Таблица 40 – Полевая и лабораторная оценка лучших гибридных комбинаций на устойчивость к возбудителю ЛМР, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Гибрид	Распространенность ЛМР, %	Лабораторная оценка на устойчивость к расам <i>Plasmopara halstedii</i> *					
		330	(330,710, 730)	334	734	733	713
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>
Простые межлинейные гибриды							
ВК732А × Л696	0	У**	У	В*	В	В	В

ВК900А × Л686	0	У	У	В	В	В	В
Продолжение таблицы 40							
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>
ВК900А × Л700	0	У	У	В	В	В	В
ВК680А × Л680	0	У	У	В	В	В	В
ВК680А × Л686	0	У	У	В	В	В	В
ВК680А × Л696	0	У	У	В	В	В	В
ВК680А × Л700	0	У	У	В	В	В	В
ВК934А × Л665	0	У	У	В	В	В	В
ВК934А × Л696	0	У	У	В	В	В	В
ВК934А × Л700	0	У	У	В	В	В	В
СЛ <sub>05</sub> 16А × Л676	0	У	У	В	В	В	В
ВК101А × Л678	0	У	У	В	В	В	В
ВК131А × Л665	0	У	У	В	В	В	В
ВК732А × Л642-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК732А × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК680А × Л642-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК680А × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК934А × Л642-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК678А × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
СЛ <sub>05</sub> 16А × Л642-15	0	У	У	У	У	У	У
С <sub>05</sub> 16А × Л622-15	0	У	У	У	У	У	У
СЛ <sub>05</sub> 16 А × Л 634-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК101А × Л 622-15	0	У	У	У	У	У	У
ВК900А × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
Трехлинейные гибриды							
Кубанский 93 × Л642-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 93 × Л645-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 93 × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 93 × Л622-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 86 × Л642-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 86 × Л645-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 86 × Л634-15	0	У	У	У	У	У	У
Кубанский 86 × Л622-15	0	У	У	У	У	У	У
<i>Иммунологическая реакция гибридов подсолнечника на заражение расами P. halstedii: В* – восприимчивый, У** – устойчивый.</i>							

Таким образом, результаты полевой и лабораторной оценок лучших гибридных комбинаций на устойчивость к возбудителю ложной мучнистой росы подтверждают наличие устойчивости к данному патогену.

Внедрение в производство гибридов подсолнечника с долговременной устойчивостью к возбудителю ЛМР, широкий спектр устойчивости которых оказывая существенное влияние на массовом развитии болезни, будет способствовать депрессии патогена, тем самым сдерживать расообразовательный процесс.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Фенотипическая реакция на заражение возбудителем ложной мучнистой росой (ЛМР) восприимчивых линий подсолнечника в годы проводимых исследований подтверждает зависимость поражения подсолнечника болезнью от погодных условий и, как следствие, невозможность объективной оценки горизонтальной устойчивости в годы, с неблагоприятными условиями для развития патогена.

2. Проводимая в течение четырех лет полевая оценка поражения ЛМР одного и того же набора восприимчивых к патогену линий подсолнечника показала наличие значительной генетической изменчивости по признаку горизонтальная (расонеспецифическая) устойчивость. В результате проведенных исследований из группы восприимчивых сортообразцов выделены линии подсолнечника с высоким и средним уровнем горизонтальной устойчивости к возбудителю ЛМР. Линии ВК101А, ВК680А, ВК732А, ВК 653, ВК 934А являются пригодными для создания гибридов подсолнечника с долговременной устойчивостью к патогену.

3. Дисперсионный анализ полученных данных многофакторного полевого опыта указывает на существенный вклад условий года в распространенность ЛМР на родительских линиях подсолнечника изучаемой коллекции, при этом частота встречаемости болезни на линиях подсолнечника, характеризующихся вертикальной устойчивостью к расе 330 возбудителя ЛМР объясняется прежде всего узкоспецифичностью данного типа устойчивости.

4. Новый исходный материал, позволил получить ряд линий-восстановителей фертильности пыльцы, сочетающих в себе комплекс хозяйственно полезных признаков с вертикальной (расоспецифическая) устойчивостью к выявленным в ЮФО различным расам популяции *P. halstedii* (330, 710, 730, 334, 713, 733, 734). Тогда как, распространенность ЛМР в полевых условиях на новых линиях-восстановителях фертильности пыльцы подсолнечника, характеризующихся вертикальной устойчивостью

к смеси наиболее распространенных в ЮФО рас патогена в годы проводимых исследований указывает лишь на неоднородность по расовому составу популяции *P. halstedii* что прежде всего доказывает присутствие вирулентной расы возбудителя болезни.

5. Полученные экспериментальные данные позволили провести расчет комбинационной способности, а также дисперсионный анализ достоверности их оценки, что позволило дифференцировать линии по ОКС и СКС и выявить перспективный материал для дальнейшей селекции гибридного подсолнечника. Линии Л634-15, Л642-15, Л700, Л696, ВК101А, ВК 680А обладают высокими оценками ОКС по основным хозяйственно ценным признакам, тогда как линии ВК732А, ВК934А, ВК653, Л622-15 продемонстрировали СКС.

6. В результате проведенных исследований создан ряд высокопродуктивных гибридных комбинаций подсолнечника характеризующихся долговременной устойчивостью к возбудителю ЛМР (ВК732А × Л 642-15, ВК732А × Л634-15, ВК 900А × Л634-15, СЛ<sub>05</sub>16А × Л676, ВК101А × Л687, ВК131А × Л665). Внедрение в производство таких гибридов не только будет сдерживать расообразовательный процесс патогена, но и будет способствовать успешной конкуренции с гибридами иностранной селекции.

## РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКИ

1. Гибриды подсолнечника Фактор, Тайфун и Ахиллес рекомендуется использовать для получения высоких и стабильных урожаев в разных зонах Российской Федерации.

2. Линии-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника с вертикальной (расоспецифической) устойчивостью к различным расам возбудителя ЛМР (330, 710, 730, 334, 713, 733, 734) необходимо использовать для гибридизации с целью получения новых экспериментальных гибридов подсолнечника, устойчивых к патогену.

3. Линии с высокой горизонтальной устойчивостью к возбудителю ЛМР (ВК101А, ВК680А, ВК732А, ВК934А) целесообразно применять в качестве материнских форм для создания гибридов подсолнечника с долговременной устойчивостью к патогену.

4. Линии с высокой комбинационной способностью ВК101А, ВК 680А, Л634-15, Л642-15, Л696, Л700 необходимо вовлекать в скрещивания с целью получения новых перспективных высокоурожайных гибридных комбинаций подсолнечника.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. – Краснодар, 1961. – 467 с.
2. Анащенко, А. В. Болезни подсолнечника и современные способы борьбы с ними. Обзорная информация / А. В. Анащенко // ВАСХНИЛ, ВНИИТЭИСХ. – М., 1982. – С. 5–25.
3. Анащенко, А. В. Селекция подсолнечника на устойчивость к болезням. Обзорная информация / А. В. Анащенко // ВАСХНИЛ, ВНИИТЭИСХ. – М., 1978. – С. 12–23.
4. К вопросу о расовой принадлежности возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника на Северном Кавказе / Т. С. Антонова, Н. М. Арасланова, А. В. Головин, Т. А. Челюстникова, С. Л. Саукова // Масличные культуры. Науч.-техн. бюллетень ВНИИМК. – 2000. – Вып. 123 – С. 21–23.
5. Новые расы возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника на Северном Кавказе / Т. С. Антонова, Н. М. Арасланова, М. В. Ивевор, С. З. Гучетль, Т. А. Челюстникова, С. А. Рамазанова // Масличные культуры. Науч.-техн. бюллетень ВНИИМК. – 2006. – Вып. 1 (134). – С. 18–23.
6. Антонова, Т. С. К вопросу о маркировании локусов *Pl* контролирующей устойчивость подсолнечника к возбудителю ложной мучнистой росы / Т. С. Антонова, С. А. Рамазанова // Масличные культуры. Науч.-техн. бюллетень ВНИИМК. – 2019. – Вып. 1 (177). – С. 17–23.
7. Антонова, Т. С. Маркировании локусов *Pl<sub>5</sub>*, *Pl<sub>6</sub>* и *Pl<sub>8</sub>* контролирующей устойчивость к *Plasmopara halstedii* у линий подсолнечника селекции ВНИИМК / Т. С. Антонова, С. А. Рамазанова // Масличные культуры. Науч.-техн. бюллетень/ ВНИИМК. – 2018. – Вып. 3 (175). – С. 19–27.
8. Афанасенко, О. С. Проблемы создания сортов сельскохозяйственных культур с длительной устойчивостью к болезням / О. С. Афанасенко // Защита и карантин растений. – 2010. – № 3. – С. 4–9.

9. Ахтулова, Е. М. Физиологические расы гриба *Plasmopara halstedii* в Белгородской области / Е. М. Ахтулова // Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова. – 2001. – № 240. – С. 70–71.

10. Бадьянов, Е. В. Идентификация локусов  $Pl_5$ ,  $Pl_6$  и  $Pl_8$  контролирующей устойчивость *Plasmopara halstedii* у линий подсолнечника / Е. В. Бадьянов, С. А. Рамазанова // Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки масличных и других технических культур: материалы 10-й Всерос. конф. с междунар. участием молодых ученых и специалистов ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 26–28 февраля 2019 г. – Краснодар, 2019. – С. 12–16.

11. Библиотека специализированной литературы. Генетическая структура сорта [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.spec-kniga.ru/rastenievodstvo/principy-i-metody-selekcii-rastenij/geneticheskaya-struktura-i-prisposoblyaemost-sorta-geneticheskaya-struktura-sorta.html> (дата обращения 20.03.21).

12. Бородин, С. Г. Грибные болезни подсолнечника в Краснодарском крае / С. Г. Бородин, И. А. Котлярова // Болезни и вредители масличных культур. – 2006. – С. 3–10.

13. Бороевич, С. Принципы и методы селекции растений / С. Бороевич. – М. : Колос, 1984. – 344 с.

14. Бочковой, А. Д. Наследование некоторых признаков у межлинейных гибридов подсолнечника / А. Д. Бочковой, В. Д. Савченко // НТБ ВНИИМК. – 1997. – Вып. 118. – С. 3–5.

15. Бочковой, А. Д. Результаты и перспективы гетерозисной селекции подсолнечника / А. Д. Бочковой // Селекция и семеноводство. – 1982. – № 6. – С. 16–18.

16. Бочковой, А. Д. Сорта подсолнечника отечественной селекции как исходный материал для создания линий-восстановителей фертильности пыльцы / А. Д. Бочковой, Р. С. Назаров // Актуальные вопросы селекции, техноло-

гии и переработки масличных культур : материалы II Междунар. конф. молодых ученых и специалистов, ВНИИМК. – Краснодар, 1–2 марта 2003. – С. 19–22.

17. Комбинационная способность раннеспелых линий кукурузы при загущении / А. Н. Брага, В. Н. Борисов, Е. Н. Беликов, Д. Г. Зубко // Тез. док. 5 съезд ген. и сел. Украины. – 1986. – С. 9.

18. Бятец, М. В. Влияние материала изолятора на завязываемость семян у линий подсолнечника / М. В. Бятец // Науч.-техн. бюллетень ВНИИМК. – 2001. – Вып. 125. – С. 51–54.

19. Бятец, М. В. Повышение эффективности селекционной работы в ранних инбредных поколениях подсолнечника : дис. ... канд. с.-х. наук. – Краснодар, 2004. – 134 с.

20. Вавилов, Н. И. Проблемы иммунитета культурных растений / Н. И. Вавилов. – М.; Л.: Наука, 1964. – Т. IV. – 516 с.

21. Вавилов, Н. Н. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям / Н. Н. Вавилов. – М.-Л. : Сельхозгиз, 1935. – 100 с.

22. Ван дер Планк, Я. Е. Болезни растений / Я. Е. Ван дер Планк. – М. : Колос, 1966. – 358 с.

23. Ван дер Планк, Я. Е. Устойчивость растений к болезням / Я. Е. Ван дер Планк. – М. : Колос, 1972. – 254 с.

24. Ван дер Планк, Я. Е. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений / Я. Е. Ван дер Планк. – М. : Мир, 1981. – 236 с.

25. Васильев Д. С. Подсолнечник / Д. С. Васильев. – Агропромиздат, 1990. – 174 с.

26. Васильев, Д. С. Агротехника подсолнечника / Д. С. Васильев. – М. : Колос, 1983. – 97 с.

27. Вердеревский, Д. Д. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям / Д. Д. Вердеревский. – Кишинев, 1968. – 216 с.

28. Волгин В. В. Корреляция хозяйственно-биологических признаков между самоопыленными линиями и гибридами подсолнечника / В. В. Волгин,

А. Д. Обыдало // Масличные культуры. Науч.-техн. бюллетень ВНИИМК. – 2015. – Вып. 4 (164). – С. 20–28.

29. Хозяйственно ценные признаки допущенных к производству и перспективных гибридов масличного подсолнечника / В. В. Волгин, С. В. Костевич, В. Д. Савченко [и др.] // Масличные культуры. Науч.-техн. бюллетень ВНИИМК. – 2019. – № 3 (179). – С. 11–20.

30. Вольф, В. Г. Селекция самоопыленных линий подсолнечника и оценка комбинационной способности по продуктивности и масличности / В. Г. Вольф, А. Н. Рябота // Материалы VIII Междунар. конф. по подсолнечнику. – М. : Колос, 1978. – С. 141–144.

31. Воскобойник, Л. К. Использование теплиц и камер фитотрона для ускорения создания гибридов подсолнечника и внедрения их в производство / Л. К. Воскобойник, Н. И. Бочкарев, В. А. Литвиненко // Использование фитотрона в селекции масличных культур. – Краснодар, 1984. – С. 14–18.

32. Выприцкая, А. А. *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni в Тамбовской области / А. А. Выприцкая, А. А. Кузнецов, А. М. Пучнин // Вестник ТГУ. – 2015. – Т. 20. – Вып. 6. – С. 1595-1600.

33. Шкорич, Д. Генетика и селекция подсолнечника / Д. Шкорич, Д. Дж. Сейлер, Ж. Лью [и др.] // Сербская академия наук и искусств. – Ассоциация «Селекция и семеноводство подсолнечника». – Харьков : НТМТ, 2015. – 150 с.

34. Будашкина, Е. Б. Генетические основы селекции растений на иммунитет / Е. Б. Будашкина, Ю. Т. Дьяков, П. М. Жуковский. – М. Наука, 1973. – 232 с.

35. Гешеле, Э. Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений / Э. Э. Гешеле. – М. : Колос, 1978. – 2-е изд. – 208 с.

36. Гешеле, Э. Э. Генетические основы селекции подсолнечника на иммунитет / Э. Э. Гешеле, Г. В. Пустовойт // Генетика и селекция болезнестойчивых сортов культурных растений. – М. : Наука, 1974. – С. 224–226.

37. Гешеле, Э. Э. Полевая устойчивость растений и методы ее определения / Э. Э. Гешеле // Сельскохозяйственная биология. – 1969. – Т. 6. – № 5. – С. 12–16.

38. Сопряженная эволюция патогенов с растениями. – Глава 2. – 2.4.2 Толерантность [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://studfile.net/preview/1837079/page:6> (дата обращения 18.03.21).

39. Голощапова, Н. Н. Влияние погодных условий на поражение подсолнечника ложной мучнистой росой / Н. Н. Голощапова // Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки масличных и других технических культур : материалы 10-й Всерос. конф. с междунар. участием молодых ученых и специалистов ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 26–28 февраля 2019 г. – Краснодар, 2019. – С. 41–45.

40. Голощапова, Н. Н. Роль климатических факторов в появлении и развитии ложной мучнистой росы на подсолнечнике / Н. Н. Голощапова // Сборник тезисов по материалам Всерос. (национальной) конф. «Научное обеспечение агропромышленного комплекса». – Краснодар, 2019. – С. 59–60.

41. Голощапова, Н. Н. Создание гибридов подсолнечника с долговременной устойчивостью к возбудителю ложной мучнистой росы / Н. Н. Голощапова // Научные приоритеты адаптивной интенсификации сельскохозяйственного производства : материалы Междунар. науч.-практ. конф. с элементами школы молодых ученых. ФГБНУ ВНИИ риса. – Краснодар, 2019. – С. 31–32.

42. Голощапова, Н. Н. Долговременная устойчивость подсолнечника к ложной мучнистой росе / Н. Н. Голощапова, С. В. Гончаров // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2019. – № 5 (80). – С. 93–97.

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

44. Голощапова, Н. Н. Селекция линий и гибридов подсолнечника на устойчивость к ложной мучнистой росе / Н. Н. Голощапова, С. В. Гончаров //

Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования : материалы Международ. науч.-практ. интернет-конф. – ФГБНУ ПНИИАЗ, 2016. – С. 2860–2862.

45. Голощапова, Н. Н. Селекция подсолнечника на долговременную устойчивость к ложной мучнистой росе / Н. Н. Голощапова, С. В. Гончаров // Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования : материалы II Международ. науч.-практ. интернет-конф. – ФГБНУ ПНИИАЗ, 2017. – С. 1383–1386.

46. Голощапова, Н. Н. Фенотипическая реакция родительских линий подсолнечника с горизонтальной устойчивостью на заражение возбудителем ложной мучнистой росы / Н. Н. Голощапова, С. В. Гончаров // Актуальные проблемы научного обеспечения земледелия Западной Сибири : материалы Международ. науч.-практ. конф. – ФГБНУ «Омский АНЦ», 2020. – С. 189–193.

47. Голощапова, Н. Н. Оценка горизонтальной устойчивости линий подсолнечника к ложной мучнистой росе / Н. Н. Голощапова, С. В. Гончаров, Т. А. Процевская // Инновационные исследования и разработка для научного обеспечения производства и хранения экологически безопасной сельскохозяйственной и пищевой продукции : материалы II Международ. науч.-практ. конф. – ФГБНУ ВНИИТТИ, 2017. – С. 121–123.

48. Голощапова, Н. Н. Оценка комбинационной способности линий подсолнечника / Н. Н. Голощапова, П. А. Орлова, Э. В. Зеленская // Роль агрономической науки в оптимизации технологий возделывания сельскохозяйственных культур : материалы Международ. науч.-практ. конф. – ФГБОУ ВО Ижевская ГСХА в Удмуртии, 2020. – С. 86–89.

49. Голощапова, Н. Н. Новые линии подсолнечника с устойчивостью к ложной мучнистой росе / Н. Н. Голощапова, Т. А. Процевская // Проблемы и перспективы развития сельского хозяйства юга России : материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. – Адыгея, 2018. – С. 216–218.

50. Голощапова, Н. Н. Проявление и развитие ложной мучнистой росы на подсолнечнике при раннем сроке сева / Н. Н. Голощапова // Инновационные технологии отечественной селекции и семеноводства : материалы III Науч.-практ. конф. молодых ученых. – КубГАУ, 2019. – С. 74–76.

51. Гончаров, С. В. Комбинационная способность линий подсолнечника устойчивых к новым расам ложной мучнистой росы / С. В. Гончаров, Н. Н. Голощапова // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2020. – № 3 (84). – С. 126–129.

52. Гончаров, С. В. Расонеспецифическая устойчивость подсолнечника к ложной мучнистой росе / С. В. Гончаров, Н. Н. Голощапова // Проблемы и перспективы развития сельского хозяйства юга России : материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. – Адыгея, 2018. – С. 219–221.

53. Гончаров, С. В. Создание линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника, устойчивых к наиболее распространенным расам ложной мучнистой росы в Краснодарском крае / С. В. Гончаров, Н. Н. Голощапова // Масличные культуры. – 2019. – Вып. 3 (179). – С. 3–10.

54. Гончаров, С. В. Трехлинейный скороспелый гибрид подсолнечника Ахиллес / С. В. Гончаров, В. Д. Савченко, С. В. Костевич [и др.] // Масличные культуры. – 2018. – Вып. 3 (175). – С. 142–145.

55. Горьковенко, В. С. Основы научных исследований в агрономии : учеб.-метод. пособие / В. С. Горьковенко. – Краснодар, 2012. – С. 14–17.

56. ГОСТ 12042-80. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения массы 1000 семян (с Изменением № 1). – Введ. с 01.07.1981. – М.: Стандартиформ. – 2010. – С. 116–118.

57. ГОСТ 8.596-2010. Государственная система обеспечения единства измерений. ЯМР-анализаторы масличности и влажности сельскохозяйственных материалов. Методика поверки. – Введ. с 01.01.2012. – 2012. – 12 с.

58. Карты распространения и зон вредоносности вредителей и болезней картофеля и подсолнечника [Электронный ресурс] / И. Я. Гричанов, В. И. Якуткин, Е. И. Овсянникова, М. И. Саулич. – СПб : ВИЗР, 2017. – 63 с.–

Режим доступа: <http://vizrspb.ru/news/novoe-prilozhenie-k-zhurnalu-vestnik-zashhityi-rastenij-05.03.2017.html> (дата обращения 21.03.21).

59. Гуляев, Г. В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению / Г. В. Гуляев, В. В. Мальченко. – М. : Россельхозиздат, 1975. – 215 с.

60. Гундаев, А. И. Основные принципы селекции подсолнечника / А. И. Гундаев // Генетические основы селекции растений. – М. : Наука, 1971. – С. 417–465.

61. Пути получения высоких урожаев подсолнечника в Российской Федерации / Н. И. Дворянкин, Д. С. Васильев, Г. В. Пустовойт [и др.]. – Рекомендации. – М. : Россельхозиздат, 1979. – 75 с.

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

63. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. – М. : Агропромиздат, 1985. – 351 с.

64. Дьяков, Ю. Т. Генетика взаимоотношений растений-хозяев и их паразитов / Ю. Т. Дьяков // Генетика. – 1977. – Т. 13. – С. 533–541.

65. Дьяков, Ю. Т. Механизмы сопряженной эволюции растений-хозяев и их паразитов / Ю. Т. Дьяков // Генетические основы селекции растений на иммунитет. – М. : Наука, 1973. – С. 150–180.

66. Дьяков, Ю. Т. Программы создания сортов, длительно сохраняющих устойчивость / Ю. Т. Дьяков, И. Г. Одинцова // Генетические основы селекции растений на иммунитет. – М., 1973. – С. 181–204.

67. Жуковский, П. М. Культурные растения и их сородичи: систематика, география, цитогенетика, иммунитет, экология, происхождение, использование / П. М. Жуковский. – Л.: Колос, 1971. – 752 с.

68. Жуковский, П. М. Взаимоотношение между хозяином и грибным паразитом на родине и вне ее / П. М. Жуковский // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1959. – № 6. – С. 25–34.

69. Жуковский, П. М. Селекция на устойчивость сортов культурных растений к болезням / П. М. Жуковский // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1960. – № 12. – С. 23–33.

70. Жученко, А. А. Проблемы ресурсосбережения в зерновом хозяйстве / А. А. Жученко // Сберегающее земледелие: будущее сельского хозяйства России : материалы IV Междунар. науч.-практ. конф. – 2004. – С. 10–14.

71. Жученко, А. А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика) : монография. В 2 т. / А. А. Жученко. – М. : ООО «Издательство Агрорус», 2004.

72. Жученко, А. А. Адаптивная система селекции растений. (Экологогенет. основы): [Монография] / А. А. Жученко. – Рос. акад. с.-х. наук. – М. : Изд-во Рос. ун-та дружбы народов, 2001. – 156 с.

73. Зеленцов, С. В. К вопросу изменения климата Западного Предкавказья / С. В. Зеленцов, А. С. Бушнев // Масличные Культуры. – 2006. – Вып. 2 (135). – С. 79–92.

74. Зеленцов, С. В. Пути адаптации сельского хозяйства России к глобальным изменениям климата на примере экологической селекции сои / С. В. Зеленцов, Е. В. Мошненко // Научный диалог. – 2012. – № 7. – С. 40–59.

75. 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 / М. А. Ивебор. – Краснодар, 2009. – 145 с.

76. Ивебор, М. В. Идентификация расовой принадлежности изолятов выделенных из пораженных растений амброзии полынолистной / М. В. Ивебор, С. А. Рамазанова, Т. С. Антонова // Масличные культуры. ВНИИМК. – 2012. – Вып. 2 (151–152). – С. 19–20.

77. Современный подход к оценки устойчивости исходного материала подсолнечника к возбудителю ложной мучнистой росы / М. В. Ивебор, Т. А. Антонова, Н. М. Арасланова, С. А. Саукова // Инновационные исследования и разработки для научного обеспечения производства и

хранения экологически безопасной сельскохозяйственной и пищевой продукции : материалы II Междунар. науч.-практ. конф. ВНИИТМ. – Краснодар. – 2017. – С. 244–248.

78. Илатовский, В. П. Полевой метод инфицирования подсолнечника ложной мучнистой росой / В. П. Илатовский // Сб. работ по масличным культурам. – Майкоп, 1966. – С. 26–30.

79. Иммуитет растений / В. А. Шкаликов, Ю. Т. Дьяков, А. Н. Смирнов [и др.]. – М. : Колос, 2005. – 190 с.

80. Классификация климата Кеппен [Электронный ресурс]. – Режим доступа: [https://ru.qaz.wiki/wiki/К%C3%Вbrppen\\_climate\\_classification](https://ru.qaz.wiki/wiki/К%C3%Вbrppen_climate_classification) (дата обращения 13.03.2021).

81. Климов, И. М. О комбинационной способности сортов подсолнечника // Селекция и семеноводство масличных культур / И. М. Климов. – Краснодар, 1972. – С. 71–75.

82. Клюка, В. И. Технология интенсивного культивирования масличных растений в фитотроне в связи с задачами селекции : автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук / В. И. Клюка. – Одесса, 1988. – С. 38–45.

83. Клюка, В. И. Использование фитотрона в селекции масличных культур / В. И. Клюка // Сборник научных работ. – Краснодар, 1984. – С. 3–22.

84. Колесник, Ф. П. Некоторые особенности возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника / Ф. П. Колесник // Достижения науки – производству. Молдавский НИИ полевых культур. – Кишинев, 1973. – С. 139–141.

85. Кукин, В. Ф. Болезни подсолнечника и меры борьбы с ними / В. Ф. Кукин. – М. : Колос, 1982. – 78 с.

86. Кукин, В. Ф. Методы фитопатологических оценок при селекции подсолнечника / В. Ф. Кукин // Науч.-тех. Бюл. Всесоюзного селек.-генет. инст. – Одесса, 1977. – С. 23–25.

87. Либих, Ю. Химия в приложении к земледелию и физиологии / Ю. Либих. М.-Л.: ОГИЗ-СельхозГИЗ, 1936. – 408 с.

88. Лукомец, В. М. Перспективы и резервы расширения производства масличных культур в Российской Федерации / В. М. Лукомец, С. В. Зеленцов, К. М. Кривошлыков // Масличные культуры. Науч.-техн. бюл. ВНИИМК. – 2015. – Вып. 4 (164). – С. 81–102.
89. Лукомец, В. М. Атлас болезней подсолнечника / В. М. Лукомец, И. А. Котлярова, Г. А. Терещенко. – Краснодар : Просвещение-Юг, 2015. – 67 с.
90. Лукомец, В. М. Болезни подсолнечника / В. М. Лукомец, В. Т. Пивень, Н. М. Тишков. – BASF, 2011. – С. 168.
91. Лукомец, В. М. Технология возделывания подсолнечника / В. М. Лукомец, В. М. Пенчуков, Н. И. Зайцев // Вестник АПК Ставрополя. – 2015. – Спец. вып. 2. – С. 85–87.
92. Лукомец, В. М. Методика проведения полевых агротехнических опытов с масличными культурами / В. М. Лукомец. – Краснодар, 2010. – 327 с.
93. Макарова, Л. А. Погода и болезни культурных растений / Л. А. Макарова, И. И. Минкевич. – Гидрометеиздат, 1977. – 213 с.
94. Марин, И. В. Взаимосвязь и наследование элементов продуктивности гибридов подсолнечника  $F_1$  / И. В. Марин // НТБ ВНИИМК. – 1986. – Вып. 93. – С. 7–11.
95. Определение информативных ДНК-маркеров гена  $Rf_1$ -восстановителя фертильности пыльцы ЦМС РЕТ<sub>1</sub> подсолнечника / Н. В. Маркин, Т. В. Усатенко, А. В. Усатов, Е. В. Тихобаетов, О. Ф. Горбаченко, Г. А. Кулишова, К. В. Азарин // Современные проблемы науки и образования. – 2013. – №. 4. – С. 280–280.
96. SCAR-маркер гена  $Rf_1$  подсолнечника у линий восстановителей фертильности пыльцы растений с различными типами ЦМС / Н. В. Маркин, И. Н. Анисимова, В. Т. Рожкова, В. А. Гаврилова, А. В. Усатов // Масличные культуры. – 2009. – Вып. 2 (141). – С. 3–5.

97. Маслиенко, Л. В. Обоснование и разработка микробиологического метода борьбы с болезнями подсолнечника : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Л. В. Маслиенко. – Краснодар, 2005. – 48 с.

98. Биологические особенности штамма – продуцента микробиопрепарата Т. 2. *TRICHODERMA SP* – антагониста возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника / Л. В. Маслиенко, А. Х. Воронкова, Н. М. Арасланова, Е. Ю. Шипиевская // Масличные культуры. – 2017. – Вып. 2 (170). – С. 81–97.

99. Антифугальное действие перспективных штаммов грибных и бактериальных антагонистов на зооспорангии возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника / Л. В. Маслиенко, А. Х. Воронкова, Н. М. Арасланова [и др.] // Масличные культуры. – 2017. – Вып. 3 (171). – С. 85–92.

100. Скрининг штаммов-антагонистов к возбудителю ложной мучнистой росы подсолнечника / Л. В. Маслиенко, А. Х. Воронкова, Н. Н. Арасланова [и др.] // Наука Кубани. – 2016. – № 3. – С. 48–55.

101. Методические рекомендации по применению математических методов для анализа экспериментальных данных по изучению комбинационной способности / В. Г. Вольф, П. П. Литун, А. В. Хавелова, Р. И. Кузьменко. – Харьков, 1980. – 75 с.

102. Морозов, В. К. Селекция подсолнечника в СССР / В. К. Морозов. – М. : Пищепромиздат, 1947. – 272 с.

103. Наумов, Н. А. Методы микологических и фитопатологических исследований / Н. А. Наумов. – М.-Л. : Гос. изд-во колхоз. и совхоз. литературы, 1937. – 272 с.

104. Новикова, Н. Д. Ложная мучнистая роса подсолнечника в Краснодарском крае : автореферат дис. ... канд. биол. наук / Н. Д. Новикова. – М., 1962. – 26 с.

105. Новотельнова, Н. С. Ложная мучнистая роса подсолнечника / Н. С. Новотельнова. – М.-Л. : Наука, 1966. – 150 с.

106. Новый препарат в борьбе с возбудителем ложной мучнистой росы [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.agroinvestor.ru/business->

pages/34887-lumisena-protiv-lmr-schet-1-0-v-polzu-urozhaya/ (дата обращения 20.03.21).

107. Новый препарат фунгицидной обработки семян подсолнечника [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.agbz.ru/news/novyyu-preparat-dlya-fungitsidnoy-obrabotki-semyan-podsolnechnika-lumisena-budet-dostupen-v-2021-godu> (дата обращения 20.03.21).

108. Панченко, А. Я. Ускоренный метод оценки на устойчивость к ложной мучнистой росе / А. Я. Панченко // Селекция и семеноводство ВНИИМК. – 1965. – С. 52–54.

109. Пенчуков, В. М. Биология, селекция и возделывание подсолнечника / В. М. Пенчуков. – М. : Агропромиздат, 1992. – 285 с.

110. Пересыпкин, В. Ф. Атлас болезней полевых культур / В. Ф. Пересыпкин. – Киев : Урожай, 1987. – 144 с.

111. Пересыпкин, В. Ф. Сельскохозяйственная фитопатология / В. Ф. Пересыпкин. – М. : Агропромиздат, 1989. – 480 с.

112. Пивень, В. Т. Вредители и болезни подсолнечника / В. Т. Пивень, В. И. Якуткин, О. И. Тихонов // Прогноз главных вредителей и болезней с.-х. культур на 1986 г. – М., 1986. – С. 129–133.

113. Пикалова, Н. А. Оценка комбинационной способности линий подсолнечника по основным признакам урожайности / Н. А. Пикалова, Н. Д. Береснева, С. В. Гончаров // Масличные культуры. Науч.-технич. бюллетень ВНИИМК. – 2010. – № 2. – С. 13–16.

114. Биологические и агротехнические основы возделывания подсолнечника по интенсивной технологии / В. Ф. Пимахин, В. М. Лекарев, П. Н. Соловьев [и др.]. – Саратов, 1991. – 57 с.

115. Пирогова, Е. А. Предварительные данные по наследованию горизонтальной устойчивости линий подсолнечника к ложной мучнистой росе / Е. А. Пирогова, С. В. Гончаров, Н. Н. Голощапова // Сборник статей по материалам XI Всерос. конф. молодых ученых «Научное обеспечение агропромышленного комплекса». – КубГАУ, 2017. – С. 77–78.

116. Погорлецкий, Б. К. О наследовании иммунитета подсолнечника к ложной мучнистой росе / Б. К. Погорлецкий // Генетика. – 1975. – С. 12–15.
117. Помазков, Ю. И. Иммуниет растений к болезням и вредителям / Ю. И. Помазков. – М. : УДН, 1990. – 80 с.
118. Общая фитопатология : учебник / К. В. Попкова, В. А. Шкаликов, Ю. М. Стройков и др. – М.: Дрофа, 2005. – 445 с.
119. Попкова, К. В. Учения об иммунитете растений / К. В. Попкова // М.: Колос, 1979. – 272 с.
120. Протасова, Н. Н. Спектральные характеристики источников света и особенности роста растений в условиях искусственного освещения / Н. Н. Протасова // Физиология растений. – 1990. – Т. 37. – Вып. 2. – С. 386–396.
121. Процевская, Т. А. Горизонтальная устойчивость линий подсолнечника к ложной мучнистой росе / Т. А. Процевская, Н. Н. Голощапова // Сборник статей по материалам XI Всерос. конф. молодых ученых «Научное обеспечение агропромышленного комплекса». – КубГАУ, 2017. – С. 1293–1294.
122. Процевская, Т. А. Скрининг линий подсолнечника по расонеспецифической устойчивости к ложной мучнистой росе / Т. А. Процевская, Н. Н. Голощапова. // Сборник тезисов по материалам II Науч.-практ. конф. молодых ученых Всероссийского форума по селекции и семеноводству «Инновационные технологии отечественной селекции и семеноводства». – КубГАУ, 2018. – С. 268–270.
123. Пустовойт, В. С. Подсолнечник (Монография) / В. С. Пустовойт. – М. : Колос, 1975. – 393 с.
124. Пустовойт, Г. В. Результаты и перспективы селекции подсолнечника на групповой иммунитет межвидовых гибридов / Г. В. Пустовойт, В.П. Илатовский, Э. Л. Слюсарь // Материалы VII Междунар. конф. по подсолнечнику. – Краснодар, 1978. – С. 95–101.
125. Пустовойт, Г. В. Селекция подсолнечника на групповой иммунитет методом межвидовой гибридизации / Г. В. Пустовойт // Масличные и эфиро-

масличные культуры (труды за 1912–1962 гг.). – М. : Изд-во с.-х. литературы, журналов и плакатов, 1963. – С. 75–92.

126. Пустовойт, Г. В. Наследование устойчивости к ложной мучнистой росе у межвидовых гибридов подсолнечника / Г. В. Пустовойт, Е. Я. Крохин // Фитопатология. – М., 1978. – 209 с.

127. Пустовойт, Г. В. Результаты и перспективы селекции подсолнечника на комплексный иммунитет к болезням и вредителям / Г. В. Пустовойт // Сборник научных работ. – Краснодар, 1988. – С. 66–79.

128. Рассел, Г. Э. Селекция растений на устойчивость к вредителям и болезням / Г. Э. Рассел. – М. : Колос, 1982. – 421 с.

129. Рассел, Г. Э. Устойчивость к грибным болезням / Г. Э. Рассел // Селекция растений на устойчивость к болезням и вредителям. – М. : Колос, 1982. – С. 53–88.

130. Робинсон, Р. А. Экологические аспекты устойчивости к болезням / Р. А. Робинсон // Борьба с болезнями растений: устойчивость и восприимчивость. – М. : Колос, 1984. – С. 225–248.

131. Санин, С. С. Проблемы фитосанитарии России на современном этапе / С. С. Санин // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2016. – № 6. – С. 45–55.

132. Санин, С. С. Фитосанитарные проблемы интенсивного растениеводства / С. С. Санин // Защита и карантин растений. – 2013. – № 12. – С. 3–9.

133. Свистунова, В. И. Селекция линий подсолнечника на устойчивость к ложной мучнистой росе / В. И. Свистунова, Н. Н. Голощапова, С. В. Гончаров // Материалы Всерос. (нац.) конф. «Современная биотехнология: Актуальные вопросы, инновации и достижения». – Кемеровский государственный университет, 2020. – С. 86–89.

134. Селянинов, Г. Т. Климатическое районирование СССР для сельскохозяйственных целей / Г. Т. Селянинов. – М., Л., 1955. – 46 с.

135. Сибикеева, Ю. Е. Сорняки – союзники грибов-фитопатогенов / Ю. Е. Сибикеева, С. Ю. Борисов // Защита и карантин растений. –2013. – № 8. – С. 54–56.
136. Симакин, А. И. Агрохимическая характеристика кубанских черноземов и удобрений / А. И. Симакин. – Краснодар, 1969. – 278 с.
137. Сотченко, В. С. Сравнительная оценка методов изучения комбинационной способности линий кукурузы : автореферат дисс. ... канд. с.-х. наук / В. С. Сотченко. – Ленинград, 1970. – 24 с.
138. Стейплз, Р. Борьба с болезнями растений: устойчивость и восприимчивость / Р. Стейплз, Г. Тенниссен. – М., 1984. – 293 с.
139. Таволжанский, Н. П. Теория и практика создания гибридов подсолнечника в современных условиях / Н. П. Таволжанский. – Белгород, 2000. – 451 с.
140. Тарр, С. А. Основы патологии растений / С. А. Тарр. – М. : Мир, 1975. – 591 с.
141. Тарутина, Л. А. Взаимодействие генов при гетерозисе / Л. А. Тарутина, Л. В. Хотелева. – Минск : Наука и техника, 1990. – 92 с.
142. Тарчевский, И. А. Элиситор-индуцированные сигнальные системы и их взаимодействия / И. А. Тарчевский // Физиология растений. – 2000. – Т. 47. – № 2. – С. 321–331.
143. Терпелец, В. И. Оценка современного состояния черноземов выщелочных условиях агроэкологического мониторинга / В. И. Терпелец, В. Г. Живчиков // Науч. труды КГАУ. – Краснодар, 1999. – Вып. 373 (401). – С. 66–80.
144. Тихонов, О. В. Биологические особенности и пути снижения вредности возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника в Краснодарском крае : автореферат дисс. ... канд. биол. наук / О. В. Тихонов. – Краснодар, 1969. – 26 с.

145. Тихонов, О. В. Влияние условий среды на заражение подсолнечника ложной мучнистой росой / О. В. Тихонов // Бюллетень НТИ по масличным культурам. – Краснодар, 1967. – С. 93–96.
146. Тихонов, О. И. Биология, селекция и возделывание подсолнечника / О. И. Тихонов, Н. И. Бочкарев, А. Б. Дьяков [и др.]. – М. : Агропромиздат, 1991. – 281 с.
147. Тихонов, О. И. Болезни подсолнечника. Подсолнечник : монография / О. И. Тихонов. – М. : Колос, 1975. – С. 391–425.
148. Тихонов, О. И. Приемы защиты масличных культур от вредителей и болезней / О. И. Тихонов // Селекция, семеноводство и технология возделывания технических культур. – М. : Колос, 1980. – С. 216–223.
149. Простой межлинейный среднеранний гибрид подсолнечника Тайфун / Е. Н. Трёмбак, В. Д. Савченко, С. В. Костевич [и др.] // Масличные культуры. – 2018. – № 2 (174). – С. 135–140.
150. Турбин, Н. В. Использование гетерозиса в растениеводстве / Н. В. Турбин. – М. : Знание, 1966. – 76 с.
151. Турбин, Н. В., Диаллельный анализ в селекции растений / Н. В. Турбин, Л. В. Хотылева, Л. А. Тарутина. – Минск : Наука и техника, 1974. – С. 181.
152. Турбин, Н. В. О принципах и методах селекции растений на комбинационную способность / Н. В. Турбин, Л. В. Хотылева // Гетерозис: теория и методы практического использования. – Минск : Наука и техника, 1961. – С. 59–111.
153. Турбин, Н. В. О селекции на комбинационную способность / Н. В. Турбин, Л. В. Хотылева, М. К. Шварц // Бюлл. Инст. Биол. АН БССР. – 1966. – Вып. 5. – С. 210–217.
154. Тютюрев, С. Л. Научные основы индуцированной болезнестойкости растений / С. Л. Тютюрев. – СПб, 2002. – 328 с.

155. Усов, В. В. Некоторые особенности изучения и оценки самоопыленных линий подсолнечника для получения гетерозисных гибридов : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / В. В. Усов. – 2003. – 27 с.

156. Хотелева, Л. В. Методы оценки и селекции самопыленных линий на комбинационную способность / Л. В. Хотылева // Основы селекции и семеноводства гибридной кукурузы. – М. : Колос, 1968. – С. 124–152.

157. Христова, Е. Маната по слънчогледа – *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni – в България и средства за борба с нея / Е. Христова, Н. Митов // Болгарск. акад. отд. с.-х. наук. – 1960. – № 3. – С. 381–397.

158. Чекалин, Н. М. Генетические основы селекции зернобобовых культур на устойчивость к патогенам [Электронный ресурс] / Н. М. Чекалин. – Полтава : Изд-во «Интерграфіка», 2003. – Режим доступа: <https://agromage.com/book.php?id=3> (дата обращения 17.03.21).

159. Чулкина, В. А. Биологические основы эпифитотииологии / В. А. Чулкина. – М. : Агропромиздат, 1991. – 287 с.

160. Чумаков, А. Е. Вредоносность болезней сельскохозяйственных культур / А. Е. Чумаков, Т. И. Захарова. – М. : ВО «Агропромиздат», 1990. – 126 с.

161. Шалимов, В. А. Вредоносность ложной мучнистой росы подсолнечника в колхозах Краснодарского края / В. А. Шалимов // Тр. ИЗИФ. – Сельхозгиз, М.-Л., 1956. – 4. – 187 с.

162. Шапиро, И. Д. Иммуитет растений к вредителям и болезням / И. Д. Шапиро, М. А. Вилкова, Э. И. Слепян. – Л. : Агропромиздат, 1986. – 192 с.

163. Швер, Ц. А. Климат Краснодара / Ц. А. Швер, Т. И. Павличенко. – Л. : Гидрометеиздат, 1990. – 192 с.

164. Защита растений от болезней / В. А. Шкаликов, О. О. Белошапкина, Д. Д. Букреев [и др.]. – М. : Колос. – 2004. – 255 с.

165. Иммуитет растений / В. А. Шкаликов, Ю. Т. Дьяков, А. Н. Смирнов, Ф. С.-У. Джалилов, Ю. М. Стройков, Ю. Б. Коновалов, В. В. Гриценко. – М., 2005. – 190 с.

166. Шуляк, И. И. Что показало фитосанитарное обследование посевов подсолнечника / И. И. Шуляк, А. Б. Хатит, Н. В. Мурадасилова // Защита и карантин растений. – 2019. – № 5. – С. 20–22.

167. Экология 2020. Основные понятия, принципы и законы экологии. Т. 2. Закон толерантности Шелфорда [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://moodle.kstu.ru/mod/book/view.php?id=55397&chapterid=15283> (дата обращения 19.06.2021).

168. Где и сколько подсолнечника производится в России? / SoyaNews [Электронный ресурс]. – Режим доступа: [http://soyanews.info/news/gde\\_i\\_skolko\\_podsolnechnika\\_proizvoditsya\\_v\\_rossii.html](http://soyanews.info/news/gde_i_skolko_podsolnechnika_proizvoditsya_v_rossii.html) (дата обращения 19.06.2021).

169. Фокша И. Подсолнечный взлет / И. Фокша // Агроинвестор [Электронный ресурс]. – 2015. – Режим доступа: <https://www.agroinvestor.ru/technologies/article/18594-podsolnechnyy-vzlet> (дата обращения 19.06.2021).

170. Рынок семян подсолнечника (семенного под посев) в России 2020: отечественные селекционеры увеличивают производство [Электронный ресурс] // Магазин исследований. – 2020. – Режим доступа: <https://marketing.rbc.ru/articles/12100> (дата обращения 19.06.2021).

171. Кулистикова Т. Доля российских семян на рынке составляет менее 63 % / Т. Кулистикова // Агроинвестор [Электронный ресурс]. – 2020. – Режим доступа: <https://www.agroinvestor.ru/markets/news/33208-dolya-rossiyskikh-semyan-na-rynke-sostavlyayet-menee-63> (дата обращения 19.06.2021).

172. Подсолнечник // OCL [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.ocl-journal.org/component/toc/?task=topic&id=1158> (дата обращения 20.07.21).

173. Подсолнечник масличной культуры (*Helianthus annuus*) как источник пищи: Польза для питания и здоровья // Онлайн-библиотека Wiley [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/fsn3.1783> (дата обращения 20.07.2021).

174. Ягодкина, В. П. Изучение ЛМР подсолнечника и разработка мер борьбы с ней / В. П. Ягодкина // Краткий отчет о научно-исследовательской работе за 1955 г. – Краснодар, 1956. – С. 45–46.
175. Ягодкина, В. П. К вопросу о распространении инфекции ложной мучнистой росы (*Plasmopara Halstedii* Berl et de Toni) на подсолнечнике / В. П. Ягодкина // Краткий отчет о научно-исследовательской работе за 1952 г. – Краснодар, 1953. – С. 35–42.
176. Ягодкина, В. П. Ложная мучнистая роса подсолнечника в Краснодарском крае / В. П. Ягодкина // Земледелие. – 1955. – № 7. – С. 95–97.
177. Якуткин, В. И. Болезни подсолнечника в России и борьба с ними / В. И. Якуткин // Защита и карантин растений. – 2001 – № 10. – С. 26–29.
178. Якуткин, В. И. Мониторинг вирулентности возбудителя ложной мучнистой росы и оценка устойчивости подсолнечника к болезни : метод. рекомендации / В. И. Якуткин, Е. М. Ахтулова. – ВИЗР. – СПб., 2003 – 24 с.
179. Якуткин, В. И. Физиологические расы возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника в России / В. И. Якуткин, Е. М. Ахтулова // Тезисы докладов 1-го съезда микологов России «Современная микология в России». – М, 2002. – С. 217–218.
180. Borlaug, N. E. The use of multilineal or composite varieties to control airborne diseases of self-pollinated crop plants / N. E. Borlaug // In Proceedings of First International Wheat Genetics Symposium, Winnipeg, 1959. – P. 12.
181. Browder, L. E. Parasite: host: environment specificity in the cereal wsts / L. E. Browder // Ann. Rev. Phytopathology. – 1985. – V. 23. – P. 201–222.
182. Browning, J. A. Breakdown of rust resistance in detached leaves of normally resistant oat varieties / J. A. Browning // Phytopathology. – 1954. – V. 44. – 483 p.
183. Tolerance to cereal rusts / R. M. Caldwell, J. F. Schafer, L. E. Compton, F. L. Patterson // Science. – 1958. – № 128. – P. 714.

184. Ernink, A. N. Genetics of host-parasite relationships and uniform and differential resistance / A. N. Ernink // *Neth. Y. Plant. Pathol.* – 1976. – V. 82. – № 4. – P. 133–145.
185. Eskes, A. B. Bases geneticas da pecificy horizontal a patogenos em plantas / A. B. Eskes // *Nature.* – 1966. – V. 212. – № 5059. – P. 266–267.
186. Fick, G. N. Sunflower breeding / G. N. Fick, J. F. Miller // *Sunflower technology and Production: Agronomy 35* / Schneiter A. A., editor. – USA, Madison, 1997. – P. 809–824.
187. Flor, H. H. Host–parasite interactions in flax rust its genetics and other implications / H. H. Flor // *Phytopathology.* – 1955. – № 45. – P. 680–685.
188. Flor, H. H. Current status of the gen - for - gen concept / H. H. Flor // *Phytopathol.* – 1971. – V. 9. – P. 275–286.
189. The sunflower downy mildew pathogen *Plasmopara halstedii* / Q. Gascuel, Y. Martinez, M. Bouzid, F. Vear, M. Pichon, L. Godiard // *Molecular Plant Pathology.* – 2014. – V. 16 (2). – P. 109–122.
190. Griffing, G. B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crosses systems / G. B. Griffing // *Austr. J. Biol. Sci.* – 1956. – № 9 – P. 463–493.
191. Griffing, G. B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems / G. B. Griffing // *Australian journal of Biological Sciences.* – 1956. – № 9 – P. 463–493.
192. Griffing, G. B. A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance / G. B. Griffing // *Heredity.* – 1956. – № 10. – P. 31–50.
193. Gulya, T. J. Sunflower diseases / T. J. Gulya, K. Y. Rashid, S. M. Masirevic // *Sunflower Technology and Production.* USA: American Society of Agronomy. – 1997. – V. 35. – P. 263–379.
194. New Races of the Sunflower Downy Mildew Pathogen (*Plasmopara halstedii*) in Europe and North and South America / T. J. Gulya, M. B. Slabaugh, F. Viranyi, Rashid K. Y. Masirevic // *Journal of Phytopathology.* – 1991. – V. 132 (4). – P. 303–311.

195. Gulya, T. J. Distribution of *Plasmopara halstedii* races from sunflower around the world / T. J. Gulya // Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Downy Mildews Symposium. Advance in downy mildew research. Palacky University in Olomouc and JOLA. v.o.s., Kostelec na hanl (Czech Republic). – 2007. – V. 3. – P. 121–134.
196. Heath, M. C. Nonhost resistance and non-specific plant defence / M. C. Heath // Curr. Opin. Plant Biol. – 2000b. – № 3. – P. 315–319.
197. Iwebor, M. Occurrence and distribution of races 713, 733 and 734 of sunflower downy mildew pathogen in the Russian Federation / M. Iwebor, T. Antonova, S. Saukova // Helia. – 2018. – V. 41 (69). – P. 141–151.
198. Johnson, R. Genetic control of durable resistance to yellow rust (*Puccinia striiformis*) in the wheat cultivar Hybride de Bersee / R. Johnson, C. N. Law // Annals of Applied Biology. – 1975 – № 81. – P. 385.
199. Kiraly, Z. Developing concepts of plant resistance to infections / Z. Kiraly // Acta Phytopathol. Acad. Sci. – 1973. – V. 8. – № 3–4. – P. 381–390.
200. Kleingartner, L. W. The world oilseed environment / L. W. Kleingartner // Sunflower technology and production Anronomy 35 / Schneiter A. A., editor. – USA, Madison, 1997. – P. 809–824.
201. Kuc, J. Plant immunization and its applicability for disease control. In: Chet (ed), Innovative Approaches to Plant Disease Control / J. Kuc. – USA, John Wiley and Sons, 1987. – P. 255–274.
202. Kuhn, R. C. Slow leaf rusting resistance in wheat against twenty-two isolates of *Puccinia recondita* / R. C. Kuhn, H. W. Ohm // Phytopathology. – 1978. – № 68. – P. 651–656.
203. Leppik, E. E. Mapping the world distribution of seed borne pathogens / E. E. Leppik // Proc. Int. Seed. Test. Assoc. – 1964. – V. 29. – P. 473–477.
204. Medher, K. H. Combining ability estimates in some salt tolerant inbreds of sunflower (*Helianthus annuus* L.) / K. H. Medher, N. M. Sheikh, U. R. Obaid // Helia. – 1998. – № 21 (28). – pp. 35–39.

205. Miller, J. F. Registration of five oilseed sunflower germplasm restorer lines (RHA 373-377) and two nuclear male-sterile populations (nms 274 and 801) / J. F. Miller // *Crop Sci.* – 1992. – V. 32 – P. 1298.

206. Miller, J. F. The genetics of sunflower / J. F. Miller, G. N. Fick // *Sunflower Technology and Production: Agronomy monograph* / Ed. Schneiter A. A. – Agronomy American Society of Agronomy. Inc., CSSA, SSSA. Inc. Madison, Wisconsin, USA. – 1997. – P. 441–495.

207. Miller, J. F. Relationships among traits of inbreds and hybrids of sunflower / J. F. Miller, G. N. Fick, W. W. Roath // *Proc. 10th Intern. Sunflower Conf.* – Surfers Paradise, Australia. Int. Sunflower Assoc., Paris, 1982. – P. 238–240.

208. Reaction of field populations of sunflower downy mildew (*Plasmopara halstedii*) to metalaxyl and mefenoxam / M. L. Molinero-Ruiz, J. Dominguez, T. J. Gulya, J. M. Melero-Vara // *Helia.* – 2005. – V. 28 – P. 66–74.

209. Molinero-Ruiz, M. L. Evaluation of Spanish isolates of *Plasmopara halstedii* for tolerance to metalaxyl / M. L. Molinero-Ruiz, J. Dominguez, T. J. Gulya, J. M. Melero-Vara // *Helia.* – 2000. – V. 23 – P. 33–38.

210. Nilson, R. R. Yenetics horizontal resistance to plant oliseases / R. R. Nilson // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 1978. – V. 16. – P. 259–378.

211. Nishimura, M. Studies in *Plasmopara halstedii* / M. Nishimura // *J. Coll. Agric.* – Hokkaido Imp. Univ. – 1922. – V. 11. – P. 185–216.

212. Oros, G. Resistance of *Plasmopara halstedii* to metalaxyl in the greenhouse / G. Oros, F. Viranyi // *Temperate Downy Mildews Newsl.* – 1984. – V. 3 – P. 22–23.

213. Parlevliet, J. E. Disease resistance in plants. A concept in tegration horizontal and vertical Resistance / Y. E. Parpevliet // *Acta boil.* – 1976a. – № 3. – P. 227–232.

214. Parlevliet, J. E. Evaluation of the concept of horizontal resistance in the barley Puccinia hordei host-pathogen relationship / J. E. Parpevliet // *Phytopathology.* – 1976b. – V. 66. – № 4. – P. 494–497.

215. Parlevliet, J. E. The integrated concept of disease resistance; a new including horizontal and vertical resistance in plants / J. E. Parlevliet, J. C. Zadoks // *Euphtica*. – 1977. – V. 26. – № 1. – P. 5–21.
216. Poyntz, B. The expression of partial resistance of wheat to *Puccinia recondit* / B. Poyntz, P. M. Hyde // *Phytopathology*. – 1987. – № 120. – P. 136–142.
217. Putt, E. D. Heterosis, combining ability and predicted synthetics from diallel cross sunflower (*Helianthus annuus* L.) / Putt E. D. // *Can. J. Plant Sci.* – 1966. – V. 46. – P. 59–67.
218. Putt, E. D. Investigation of breeding technique for the sunflower (*Helianthus annuus* L.) / E. D. Putt // *Sci-Agric.* – 1941. – V. 21 (11). – P. 689–702.
219. Identification of non TIR-NBS-LRR markers linked to the *Pl<sub>5</sub>/Pl<sub>8</sub>* locus for resistance to downy mildew in sunflower / O. Radwan, M. F. Bouzid, F. Vear, J. Philippon, de Labrouhe D. Tourvieille, P. Nicolas, S. Mouzeyar // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2003. – V. 106. – P. 1438–1446.
220. Robinson, R. A. New concepts in breeding for disease resistance / R. A. Robinson // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 1980. – V. 18. – P. 189–210.
221. Robinson, R. A. Path system management / R. A. Robinson. // *Durable Resist.* – 1981. – P. 237–245.
222. Robinson, R. A. The Internation program on horizontal resistance / R.A. Robinson, L. Chiarappa // *FAO Plant Prot. Bull.* – 1977. – V. 25. – № 4. – P. 197–200.
223. Robinson, R. A. The proposed FAO International Programme on horizontal resistance to crop pests and diseases FAO Plant / R. A. Robinson, L. Chiarappa // *Prot. Bull.* – 1975. – V. 23. – № 3–4. – P. 125–129.
224. Robinson, R. A. The value of vertical resistance in agriculture / R. A. Robinson // *Mutat. Breed. Dies. Resist.* – Vienna, 1971. – P. 39–43.
225. Skoric, D. Archiverments and future directions of sunflower breedings / D. Skoric // *Field Crops Research*. – 1992. – № 30. – P. 231–270.
226. Skoric, D. Sunflower breeding / D. Skoric. – 1988. – B. 1. – P. 25–90.

227. Sprague, G. F. General vs. specific ability in single crosses of corn / G. F. Sprague, L. A. Tatum // J. Am. Soc. Agron. – 1942. – V. 34. – 10. – P. 923–932.

228. Spring, O. A. Spreading and global pathogenic diversity of sunflower downy mildew Review / O. A. Spring // Plant Protect. Sci. – 2019. – № 55. – P. 149–158.

229. Spring, O. A. New races of sunflower downy mildew (*Plasmopara halstedii*) in Germany / O. A. Spring, F. Mithner, T. J. Gulya // J. Phytopathol. – 1994. – V. 142. – P. 241–244.

230. A new race of *Plasmopara halstedii* pathogen of sunflower downy mildew / D. Tourvieille de Labrouhe, S. Lafon, P. Walser, I. Raulic // Oleagineux. – 2000. – V. 7. – P. 404–405.

231. Tourvieille de Labrouhe, D. New nomenclature of Race of *Plasmopara halstedii* (Sunflower Downy Mildew) / D. Tourvieille de Labrouhe, T. J. Gulya, Y. K. Rashid, F. Viranyi // In: 15<sup>th</sup> International Sunflower Conference. – Toulouse, France, 2000. – V. 2. – P. 161–166.

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

233. Sunflower downy mildew resistance gene pyramiding, alternation and mixture: first results comparing the effects of different varietal structures on changes in the pathogen / D. Tourvieille de Labrouhe, P. Walser, E. Mestries, A. Penaud, M. C. Tardin, I. Pauchet // Proc. 16th Int. Sunflower Conf., Fargo, USA. – 2004. – P. 255.

234. Unrau, J. The yield and other characters of inbred lines and single crosses of sunflower / J. Unrau, W. J. White // Sci. Agric. – 1944. – P. 516–528.

235. Vallad, G. E. Systemic Acquired Resistance and Induced Systemic Resistance in Conventional Agriculture / G. E. Vallad, R. M. Goodman // Crop Science Society of America. – 2004. – V. 44. – P. 1920.

236. Vear, F. Breeding for durable resistance to the main diseases of sunflower / F. Vear // Proc. 17<sup>th</sup> Int. Sunflower Conf., USA, Fargo. – 2004. – P. 125–130.

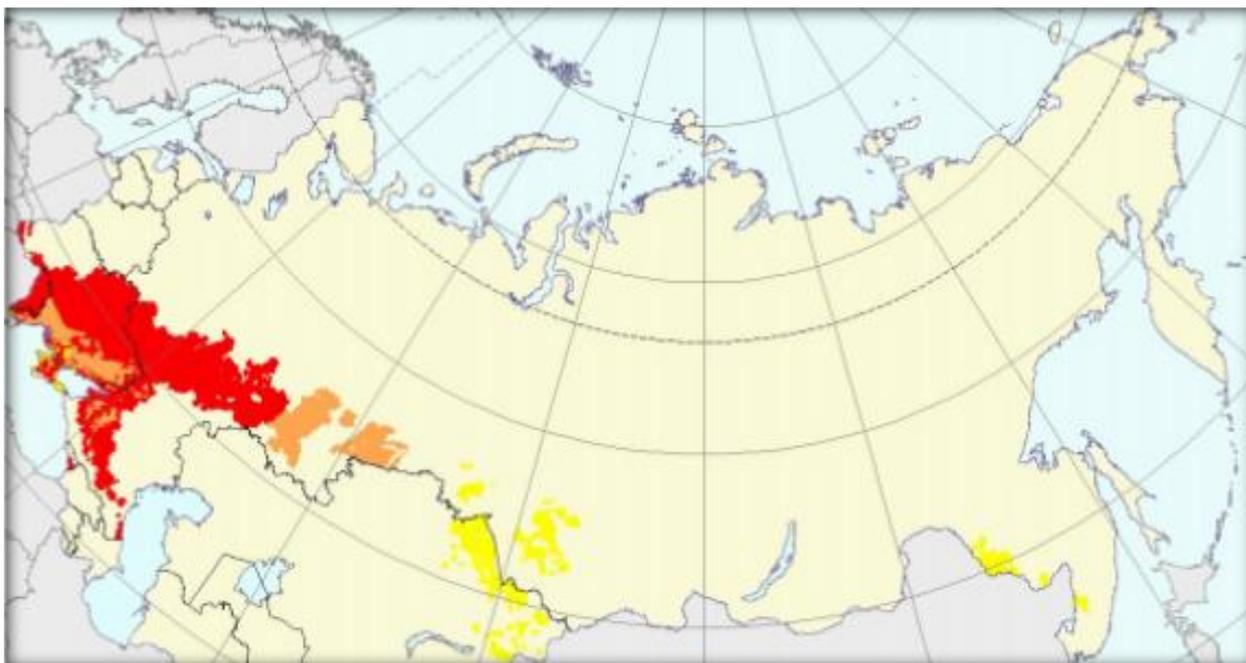
237. Inheritance of quantitative resistance to downy mildew (*Plasmopara halstedii*) in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / F. Vear, F. Serre, I. Jouan-Dufourne, P. F. Bert, S. Roche, P. Walser, D. Tourvieille de Labrouhe, P. Vincourt // *Euphytica*. – 2008. – V. 64 (2). – P. 561–570.

238. Virany, F. Recent changes in the pathogenic variability of *Plasmopara halstedii* (sunflower downy mildew) populations from different continents / F. Virany, T. J. Gulya, D. Tourvieille de Labrouhe // *Helia*. – 2015. – V. 38 – P. 149–162.

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

240. Young, P. A. *Plasmopara* downy mildew of cultivated sunflower / P. A. Young, H. E. Morris // *Amer. Jour. Bo.* – 1927. – V. 14 – P. 551–552.

## ПРИЛОЖЕНИЕ А

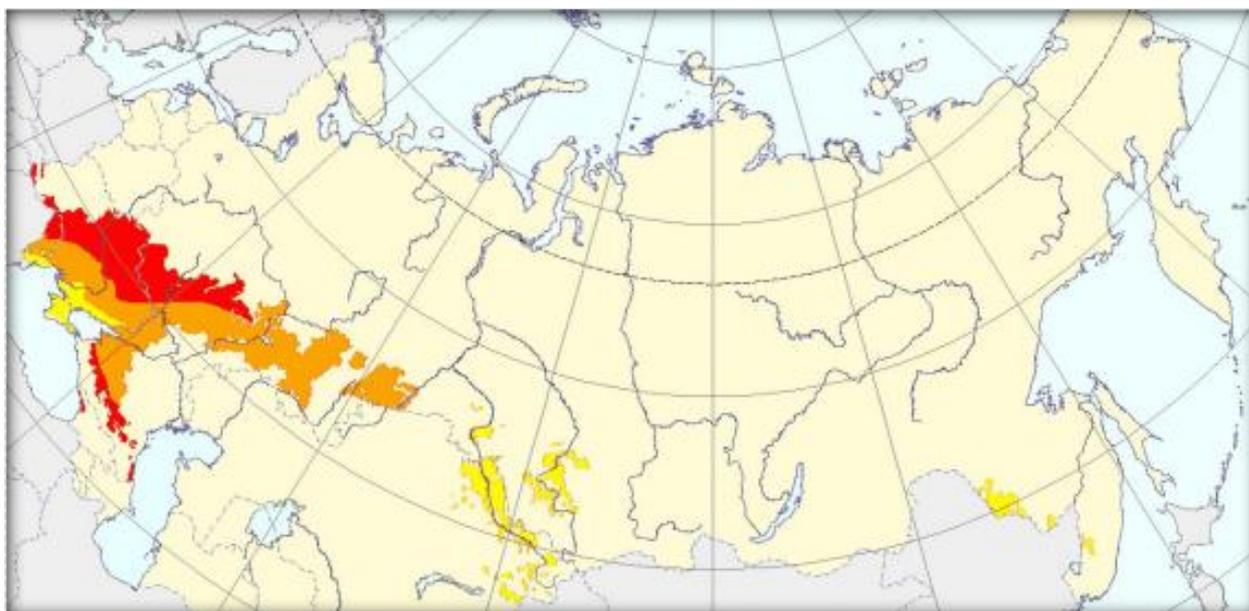


первая зона

вторая зона

третья зона

Рисунок А1 – Зоны фитосанитарного риска для выращивания подсолнечника, [58]



Первая зона

Вторая зона

Третья зона

Рисунок А2 – Зоны вредоносности и возбудителя ложной мучнистой росы (*Plasmopara halstedii* (Farl) Berl and de Toni), [58]

Таблица А1 – Характеристика вредоносных объектов (сорной растительности), являющихся промежуточным хозяином для возбудителя ложной мучнистой росы

Амброзия полыннолистная <i>Ambrosia artemisifolia</i> L.		
Температура прорастания семян, С° min/opt	6–8/20–22	
Появление всходов	Апрель	
Глубина прорастания, см	<8	
Сохранение жизнеспособности семян, лет	До 40	
Экономический порог вредоносности, экз./м <sup>2</sup>	2–3	
Плодовитость, семян/растение	88000	
Щирица запрокинутая <i>Amaranthus retroflexus</i> L.		
Температура прорастания семян, С° min/opt	6–8/26–36	
Появление всходов	Апрель, август	
Глубина прорастания, см	3	
Сохранение жизнеспособности семян, лет	до 40	
Экономический порог вредоносности, экз./м <sup>2</sup>	3–5	
Плодовитость, семян/растение	1000000	
Циклахена дурнишниковидная <i>Cyclachaena xanthiifolia</i>		
Температура прорастания семян, С° min /opt	2–3/12–20	
Появление всходов	Март, май	
Глубина прорастания, см	6–8	
Сохранение жизнеспособности семян, лет	6	
Экономический порог вредоносности, экз./м <sup>2</sup>	1–2	
Плодовитость, семян/растение	1790000	
Дурнишник обыкновенный <i>Xanthium strumarium</i>		
Температура прорастания семян, С° min /opt	14–16/20	
Появление всходов	Апрель, июнь	
Глубина прорастания, см	18	
Сохранение жизнеспособности семян, лет	5	
Экономический порог вредоносности, экз./м <sup>2</sup>	1–2	
Плодовитость, семян/растение	23700	

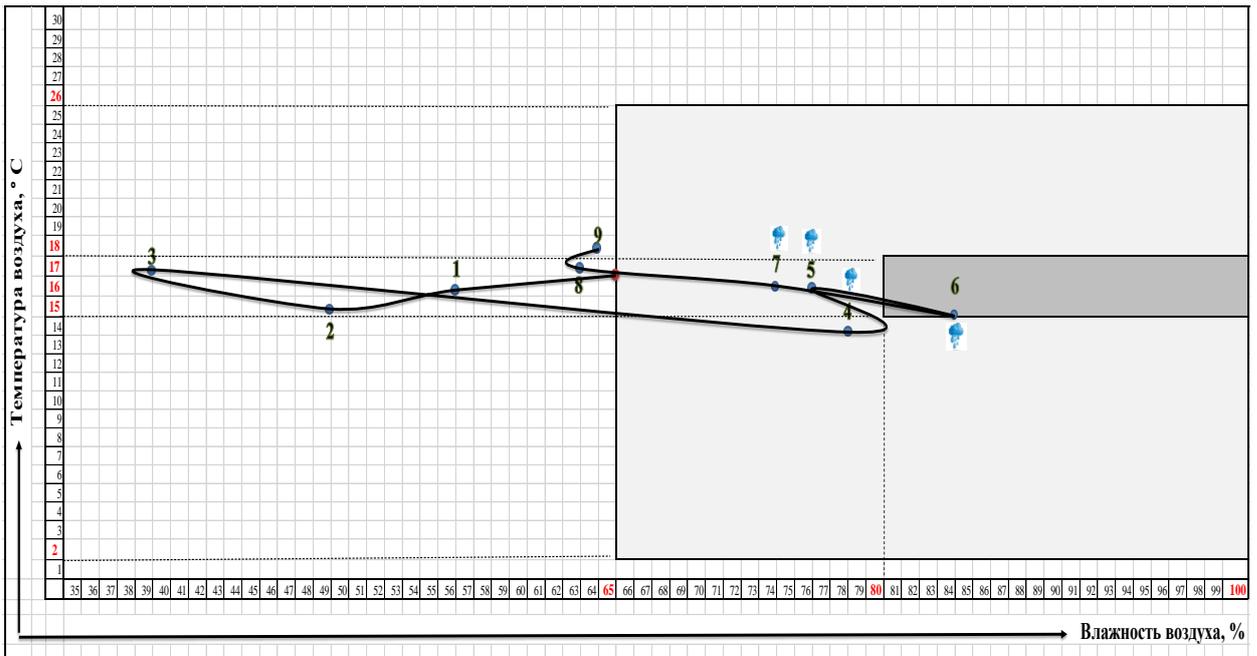


Рисунок А3 – Термогигрограмма развития возбудителя ЛМР в период посев – всходы подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2016 г.

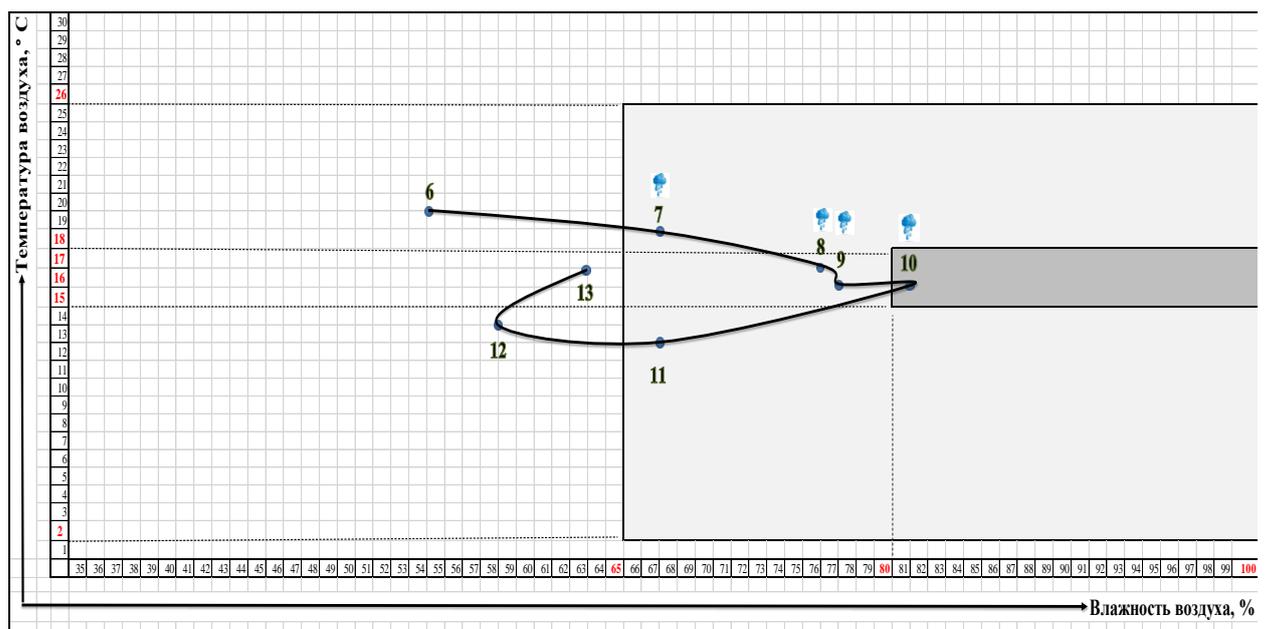


Рисунок А4 – Термогигрограмма развития возбудителя ЛМР в период посев – всходы подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2017 г.

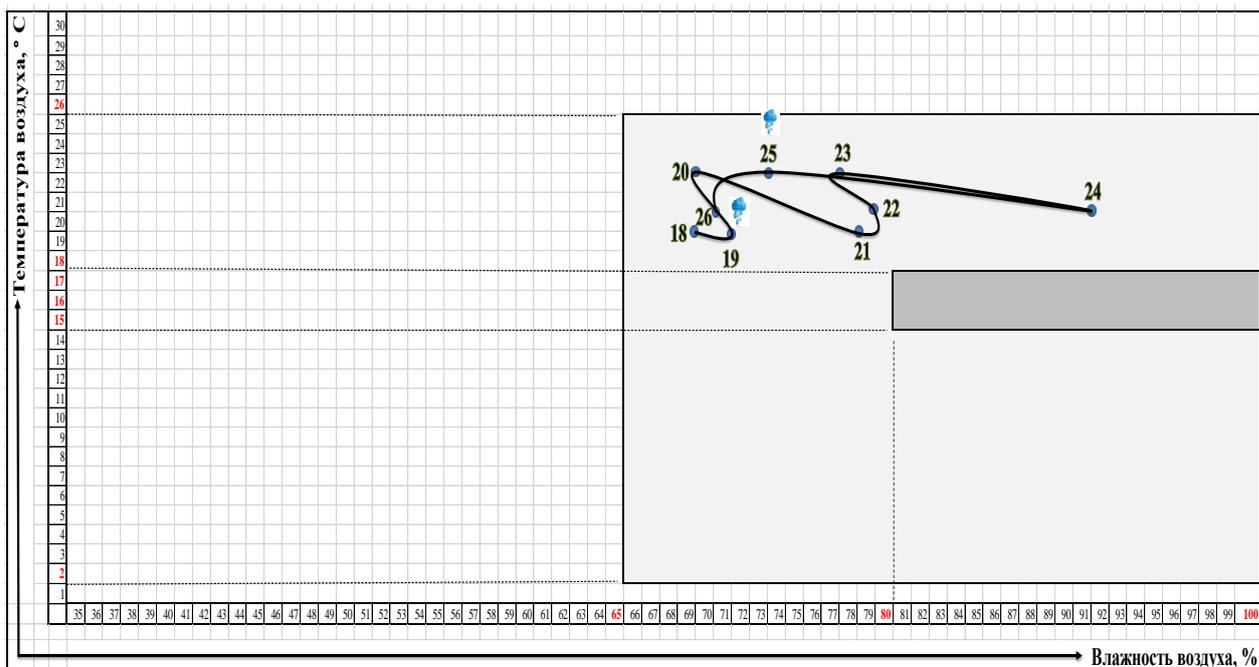


Рисунок А5 – Термогигрограмма развития возбудителя ЛМР в период посев – всходы подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2018 г.

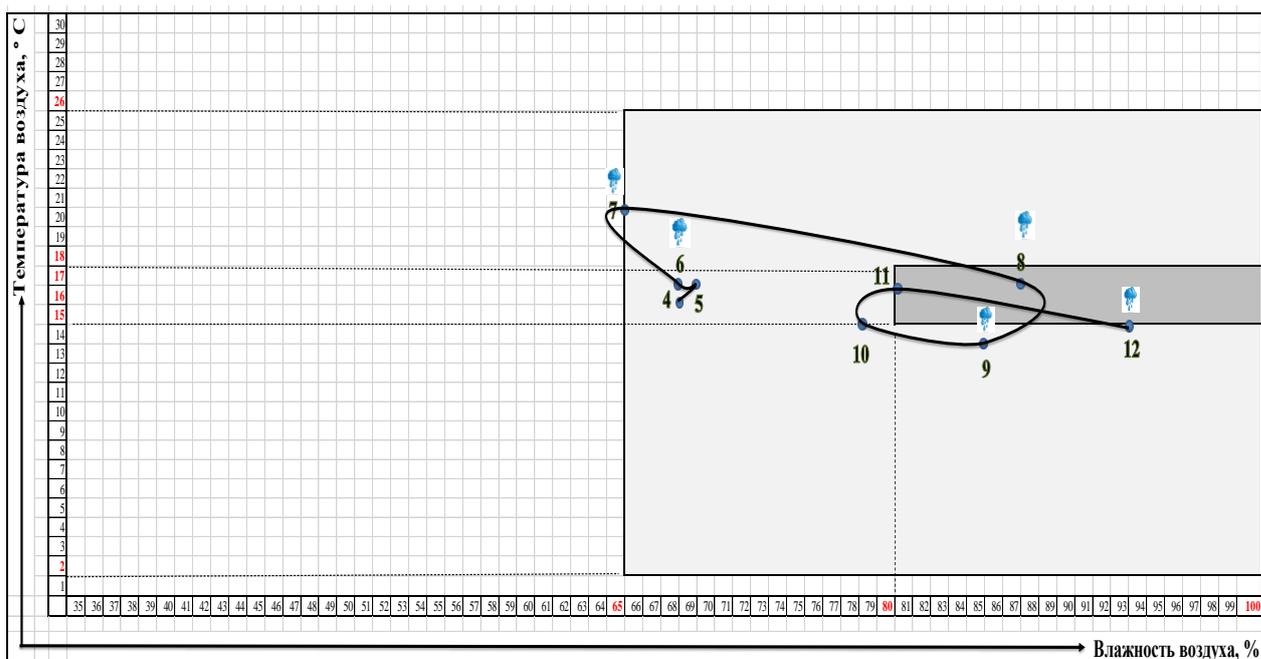


Рисунок А6 – Термогигрограмма развития возбудителя ЛМР в период посев – всходы подсолнечника, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Таблица А2 – Преобразованные данные, распространенность болезни на восприимчивых линиях подсолнечника в период проводимых исследований, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2016–2019 гг.

Линия	Преобразованные данные				Среднее значение по фактору В
	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	
ВА 93	6,50	13,75	4,05	8,10	8,10
ВК 101	23,60	28,30	5,75	0,00	14,41
ВК 276	62,85	68,95	22,75	0,00	38,64
ВК 653	4,05	17,50	25,85	0,00	11,85
ВК 678	14,20	18,20	7,10	0,00	9,88
ВК 680	19,00	28,60	7,65	6,90	15,54
ВК 700	42,70	35,95	8,20	8,10	23,74
ВК 732	13,40	23,20	0,00	10,75	11,84
ВК 905	32,25	45,30	15,60	0,00	23,29
ВК 934	22,70	26,70	0,00	5,70	13,78
ВК 935	24,70	25,45	0,00	5,70	13,96
СЛ 24	24,35	23,00	23,70	0,00	17,76
СЛ 3844	5,75	23,85	6,45	5,70	10,44
СЛ 4	21,75	22,20	16,80	0,00	15,19
Среднее значение по фактору А	22,70	28,64	10,28	3,64	16,31
НСР по фактору А					4,54
НСР по фактору В (линия)					8,50

Таблица А3 – Преобразованные данные, распространенности ЛМР на устойчивых к расе 330 линиях подсолнечника в период проводимых исследований, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2016–2019 гг.

Линия	Год				Среднее значение по фактору В
	2016	2017	2018	2019	
1	2	3	4	5	6
ВК 580	28,20	24,20	12,90	2,85	17,04
ВК551	21,60	10,75	4,05	0,00	9,10
ВК 591	21,50	14,10	6,45	6,90	12,24
ВД 541	34,40	26,55	9,20	2,85	18,25
ВК 989	38,95	24,70	19,65	8,10	22,85
ВК 536	12,85	16,95	15,45	5,70	12,74
ВК 941	36,80	40,40	8,20	6,90	23,08

ВК 776	13,25	35,15	0,00	0,00	12,10
ВК 780	35,40	32,90	17,40	0,00	21,43

Продолжение таблицы А3

1	2	3	4	5	6
ВК 787	55,70	42,95	6,45	5,70	27,70
ВК 788	12,05	22,10	11,40	2,85	12,10
ВК 794	24,50	33,05	15,85	5,70	19,77
ВК 914	32,40	36,30	13,55	5,70	21,99
ВК 915	50,65	34,65	8,20	6,90	25,10
ВК 920	41,50	31,70	4,05	6,90	21,04
ВК 930	55,60	32,90	7,65	2,85	24,75
Среднее значение по фактору А	31,78	27,78	9,70	4,67	19,23
НСР по фактору А					3,42
НСР по фактору В					6,40

Таблица А4 – Результаты дисперсионного анализа 1-го блока данных, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
По урожайности семянков, т/га					
Общая	23	1,88	–	–	–
Повторений	2	0,67	–	–	–
Гибридов	7	0,42	0,06	1,06	3,34
Ошибки	14	0,79	0,06	–	–
По сбору масла, т/га					
Общая	23	0,52	–	–	–
Повторений	2	0,16	–	–	–
Гибридов	7	0,19	0,03	2,19	3,34
Ошибки	14	0,17	0,01	–	–
По масличности семянков, %					
Общая	23	91,24	–	–	–
Повторений	2	0,90	–	–	–
Гибридов	7	78,58	11,23	13,36	3,34
Ошибки	14	11,76	0,84	–	–

Таблица А5 – Данные по изучаемым признакам согласно результатов испытания гибридных комбинаций, из 1-го блока, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Отцовская форма				Среднее значение
	Л642 -15	Л645-15	Л634 -15	Л622-15	
1	2	3	4	5	6
По урожайности семянков, т/га					
ВК131А	3,16	3,00	3,45	3,22	3,21
ВК101А	3,32	3,09	3,22	3,32	3,24
Среднее значение	3,24	3,05	3,33	3,27	3,22
По сбору масла, т/га					

ВК131А	1,42	1,27	1,48	1,49	1,41
ВК101А	1,46	1,32	1,46	1,57	1,45

Продолжение таблицы А5

1	2	3	4	5	6
Среднее значение	1,44	1,30	1,47	1,53	1,43
По масляности, %					
ВК131А	49,9	46,9	47,9	51,2	49,0
ВК101А	48,6	47,2	50,3	52,3	49,6
Среднее значение	49,3	47,1	49,1	51,7	49,3

Таблица А6 – Результаты дисперсионного анализа 2-го блока данных, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
По урожайности семян, т/га					
Общая	26	5,43			
Повторений	2	1,33			
Гибридов	8	2,35	0,29	2,67	3,01
Ошибки	16	1,76	0,11		
По сбору масла, т/га					
Общая	26	1,08			
Повторений	2	0,26			
Гибридов	8	0,45	0,06	2,45	3,01
Ошибки	16	0,37	0,02		
По масляности семян, %					
Общая	26	47,67			
Повторений	2	0,01			
Гибридов	8	32,97	4,12	4,49	3,01
Ошибки	16	14,69	0,92		

Таблица А7 – Данные по изучаемым признакам согласно результатов испытания гибридных комбинаций, из 2-го блока, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Отцовская форма			Среднее значение
	Л642 -15	Л645-15	Л634 -15	
По урожайности, т/га				
ВК131А	3,16	3,00	3,45	3,20
ВК101А	3,32	3,09	3,22	3,21
ВК732А	3,68	3,55	3,98	3,73
Среднее значение	3,39	3,21	3,55	3,38
По сбору масла, т/га				
ВК131А	1,42	1,27	1,48	1,39
ВК101А	1,46	1,32	1,46	1,41
ВК732А	1,62	1,51	1,72	1,62
Среднее значение	1,50	1,37	1,55	1,47
По масляности, %				
ВК131А	49,9	46,9	47,9	48,2

ВК101А	48,6	47,2	50,3	48,7
ВК732А	48,8	47,4	48,0	48,1
Среднее значение	49,1	47,2	48,7	48,3

Таблица А8 – Результаты дисперсионного анализа 3-го блока данных, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
По урожайности семян, т/га					
Общая	17	3,84			
Повторений	2	0,48			
Гибридов	5	2,58	0,52	6,60	4,10
Ошибки	10	1,78	0,08		
По сбору масла, т/га					
Общая	17	0,61			
Повторений	2	0,12			
Гибридов	5	0,33	0,07	4,47	4,10
Ошибки	10	0,15	0,02		
По масляности семян, %					
Общая	17	95,91			
Повторений	2	3,61			
Гибридов	5	81,77	16,35	15,51	4,10
Ошибки	10	10,54	1,05		

Таблица А9 – Данные по изучаемым признакам согласно результатов испытания гибридных комбинаций, из 3-го блока, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Отцовская форма		Среднее значение
	Л642-15	Л645-15	
По урожайности семян, т/га			
ВК131А	3,16	3,00	3,08
ВК101А	3,32	3,09	3,21
ВК653	2,39	2,34	2,37
Среднее значение	2,96	2,81	2,89
По сбору масла, т/га			
ВК131А	1,42	1,27	1,35
ВК101А	1,46	1,31	1,39
ВК653	1,14	1,08	1,11
Среднее значение	1,34	1,22	1,28
По масляности семян, %			
ВК131А	49,9	46,9	48,4
ВК101А	48,6	47,2	47,9
ВК653	52,8	51,3	52,1

Среднее значение	50,5	48,5	49,5
------------------	------	------	------

Таблица А10 – Результаты дисперсионного анализа 4-го блока данных, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
По урожайности семян, т/га					
Общая	17	1,06			
Повторений	2	0,59			
Гибридов	5	0,11	0,02	0,58	4,10
Ошибки	10	0,37	0,04		
По сбору масла, т/га					
Общая	17	0,34			
Повторений	2	0,17			
Гибридов	5	0,09	0,02	2,48	4,10
Ошибки	10	0,07	0,01		
По масляности семян, %					
Общая	17	61,21			
Повторений	2	3,75			
Гибридов	5	52,54	10,51	17,75	4,10
Ошибки	10	5,92	0,59		

Таблица А11 – Данные по изучаемым признакам согласно результатов испытания гибридных комбинаций из 4-го блока, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Отцовская форма		Среднее значение
	Л622-15	Л642-15	
По урожайности семян, т/га			
ВК131А	3,22	3,16	3,19
ВК101А	3,32	3,32	3,32
ВК680А	3,27	3,40	3,34
Среднее значение	3,27	3,29	3,28
По сбору масла, т/га			
ВК131А	1,49	1,42	1,45
ВК101А	1,57	1,46	1,51
ВК680А	1,58	1,62	1,60
Среднее значение	1,54	1,50	1,52
По масляности семян, %			
ВК131А	51,2	49,9	50,5
ВК101А	52,3	48,6	50,5
ВК680А	53,6	52,8	53,2
Среднее значение	52,3	50,5	51,4

Таблица А12 – Результаты дисперсионного анализа 5-го блока данных, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
-----------	----	----	----	--------------------	--------------------

1	2	3	4	5	6
По урожайности семян, т/га					
Общая	23	2,64			
Повторений	2	1,64			
Гибридов	7	0,45	0,06	1,62	3,34

Продолжение таблицы А12

1	2	3	4	5	6
Ошибки	14	0,55	0,04		
По сбору масла, т/га					
Общая	23	0,58			
Повторений	2	0,30			
Гибридов	7	0,16	0,02	2,70	3,34
Ошибки	14	0,12	0,01		
По масличности семян, %					
Общая	23	113,29			
Повторений	2	0,07			
Гибридов	7	94,26	13,47	9,94	3,34
Ошибки	14	18,96	1,35		

Таблица А13 – Данные по изучаемым признакам согласно результатов испытания гибридных комбинаций из 5 блока, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Отцовская форма				Среднее значение
	Л642-15	Л645-15	Л634-15	Л622-15	
По урожайности семян, т/га					
Кубанский 93	2,94	2,98	3,08	2,88	2,97
Кубанский 86	2,59	2,87	2,80	2,79	2,76
Среднее значение	2,77	2,93	2,94	2,83	2,87
По сбору масла, т/га					
Кубанский 93	1,34	1,30	1,37	1,36	1,34
Кубанский 86	1,14	1,17	1,23	1,28	1,21
Среднее значение	1,24	1,24	1,30	1,32	1,27
По масличности, %					
Кубанский 93	50,5	48,5	49,5	52,1	50,2
Кубанский 86	48,6	45,1	48,8	51,0	48,4
Среднее значение	49,6	46,8	49,2	51,6	49,3

Таблица А14 – Результаты дисперсионного анализа 6-го блока данных, ЦЭБ ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
1	2	3	4	5	6
По урожайности семян, т/га					

Общая	47	6,05			
Повторений	2	2,07			
Гибридов	15	2,39	0,16	3,02	2,21
Ошибки	30	1,58	0,05		

По сбору масла, т/га

Продолжение таблицы А14

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>
Общая	47	1,41			
Повторений	2	0,43			
Гибридов	15	0,65	0,04	3,94	2,21
Ошибки	30	0,33	0,01		

По масличности семян, %

Общая	47	204,57			
Повторений	2	0,38			
Гибридов	15	172,88	11,53	11,04	2,21
Ошибки	30	31,31	1,04		

Таблица А15 – Данные по изучаемым признакам согласно результатов испытания гибридных комбинаций из 6 блока, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Отцовская форма				Среднее значение
	Л642-15	Л645-15	Л634-15	Л622-15	
По урожайности семян, т/га					
Кубанский 93	2,94	2,98	3,08	2,88	2,97
Кубанский 86	2,59	2,87	2,80	2,79	2,76
ВК131А	3,16	3,00	3,45	3,22	3,21
ВК101А	3,32	3,09	3,22	3,22	3,24
Среднее значение	3,00	2,99	3,14	3,05	3,04
По сбору масла, т/га					
Кубанский 93	1,34	1,30	1,37	1,36	1,34
Кубанский 86	1,14	1,17	1,23	1,28	1,21
ВК131А	1,42	1,27	1,48	1,49	1,41
ВК101А	1,46	1,32	1,46	1,57	1,45
Среднее значение	1,34	1,27	1,38	1,42	1,35
По масличности, %					
Кубанский 93	50,5	48,5	49,5	52,1	50,2
Кубанский 86	48,6	45,1	48,8	51,0	48,4
ВК131А	49,9	46,9	47,9	51,2	49,0
ВК101А	48,6	47,2	50,3	52,3	49,6
Среднее значение	49,4	46,9	49,1	51,7	49,3

Таблица А16 – Результаты дисперсионного анализа 7-го блока данных, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
По урожайности семян, т/га					
Общая	47	6,28			
Повторений	2	0,38			
Гибридов	15	4,31	0,29	5,41	2,34
Ошибки	30	1,59	0,05		

По сбору масла, т/га					
Общая	47	1,64			
Повторений	2	0,11			
Гибридов	15	1,18	0,08	6,74	2,34
Ошибки	30	0,35	0,01		
Продолжение таблицы А16					
<i>I</i>	2	3	4	5	6
По маслячности семян, %					
Общая	47	157,75			
Повторений	2	0,55			
Гибридов	15	125,59	8,37	7,94	2,34
Ошибки	30	31,62	1,05		

Таблица А17 – Данные по изучаемым признакам согласно результатов испытания гибридных комбинаций из 7 блока, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Отцовская форма								Среднее значение
	Л665	Л678	Л680	Л686	Л696	Л700	Л642-15	Л634-15	
По урожайности семян, т/га									
ВК732А	2,43	2,11	2,34	2,32	2,96	3,02	2,78	3,07	2,63
ВК680А	2,54	2,59	2,81	2,75	2,85	3,29	2,74	2,62	2,77
Среднее	2,49	2,35	2,58	2,53	2,91	3,16	2,76	2,84	2,70
По сбору масла, т/га									
ВК732А	1,13	0,95	1,08	1,07	1,35	1,36	1,26	1,38	1,20
ВК680А	1,24	1,22	1,37	1,30	1,38	1,65	1,29	1,22	1,33
Среднее	1,19	1,08	1,22	1,19	1,36	1,51	1,28	1,30	1,26
По маслячности, %									
ВК732А	51,4	49,8	51,2	51,3	50,8	50,6	50,7	49,9	50,7
ВК680А	50,4	52,6	54,0	52,5	53,7	55,8	52,2	51,7	53,3
Среднее	50,9	51,2	52,6	51,9	52,3	53,2	51,5	50,8	52,0

Таблица А18 – Результаты дисперсионного анализа 8-го блока данных, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Дисперсия	df	SS	ms	F <sub>факт.</sub>	F <sub>табл.</sub>
По урожайности семян, т/га					
Общая	59	9,44			
Повторений	2	0,81			
Гибридов	19	4,79	0,25	2,49	2,02
Ошибки	38	3,84	0,10		
По сбору масла, т/га					
Общая	59	2,46			
Повторений	2	0,27			
Гибридов	19	1,19	0,06	2,41	2,34
Ошибки	38	0,99	0,03		
По маслячности семян, %					

Общая	59	264,25			
Повторений	2	6,19			
Гибридов	19	204,39	10,76	7,62	2,02
Ошибки	38	53,67	1,41		

Таблица А19 – Данные по изучаемым признакам согласно результатов испытания гибридных комбинаций из 8 блока, ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, Краснодар, 2019 г.

Материнская форма	Отцовская форма					Среднее значение
	Л665	Л678	Л696	Л700	Л642-15	
По урожайности, т/га						
ВК732А	2,43	2,11	2,96	3,02	2,78	2,66
ВК900А	2,41	2,39	2,51	2,75	2,50	2,51
ВК680А	2,54	2,59	2,85	3,29	2,74	2,80
ВК934А	3,06	2,92	3,03	2,90	2,88	2,96
Среднее	2,61	2,50	2,84	2,99	2,73	2,74
По сбору масла, т/га						
ВК732А	1,17	0,95	1,35	1,36	1,26	1,22
ВК900А	1,13	1,09	1,20	1,33	1,18	1,19
ВК680А	1,22	1,22	1,38	1,65	1,29	1,35
ВК934А	1,34	1,27	1,41	1,38	1,28	1,34
Среднее	1,21	1,13	1,34	1,43	1,25	1,27
По масличности, %						
ВК732А	51,4	49,8	50,8	50,7	50,7	50,7
ВК900А	52,2	50,9	53,4	53,6	52,4	52,5
ВК680А	54,0	52,6	53,7	55,8	52,2	53,7
ВК934А	48,6	48,2	51,7	51,0	49,5	49,8
Среднее	51,6	50,4	50,4	52,8	51,2	51,7

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений»

# АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 65484

Подсолнечник

## ФАКТОР

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 20.06.2017

ПО ЗАЯВКЕ № 8558388 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 24.11.2014

Патентообладатель(и)

ФГБНУ 'ВНИИ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

Автор(ы) :

**ГОЛОЩАПОВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА**

БОЧКАРЕВ Б.Н., ВОЛГИН В.В., ГОРДОВСКАЯ Н.Н., КОСТЕВИЧ С.В., ЛУКОМЕЦ В.М.,  
МЕДВЕДЕВА Н.В., ОБЫДАЛО А.Д., ОБЫДАЛО Н.Д., РЫЖЕНКО Е.Н., САВЧЕНКО В.Д.,  
ТРЕМБАК Е.Н., ФУКАЛОВА М.С.

*Зарегистрировано в Государственном реестре  
охраняемых селекционных достижений*

*И.о. председателя*



*Ю.Л. Гончаров*

Рисунок А7 – Авторское свидетельство на гибрид подсолнечника Фактор

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений»

# АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 67905

Подсолнечник

## ТАЙФУН

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 07.09.2018

ПО ЗАЯВКЕ № 8456976 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 17.11.2015

Патентообладатель(и)  
ФГБНУ 'ВНИИ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

Автор(ы) : **ГОЛОЩАПОВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА**  
БОЧКАРЕВ Б.Н., КОСТЕВИЧ С.В., МЕДВЕДЕВА Н.Н., ОБЫДАЛО А.Д., РЫЖЕНКО Е.Н.,  
САВЧЕНКО В.Д., ТРЕМБАК Е.Н.

*Зарегистрировано в Государственном реестре  
охраняемых селекционных достижений*

Врио председателя



Д.И. Паснеков

Рисунок А8 – Авторское свидетельство на гибрид подсолнечника Тайфун

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений»

# АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 73184

Подсолнечник

## АХИЛЛЕС

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 17.03.2020

ПО ЗАЯВКЕ № 8261465 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 14.11.2017

Патентообладатель(и)

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ  
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ  
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Автор(ы) :

**ГОЛОЩАПОВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА**

БОЧКОВОЙ А.Д., ГОНЧАРОВ С.В., ДЕДУРИН Я.Н., КОСТЕВИЧ С.В., РЫЖЕНКО Е.Н.,  
САВЧЕНКО В.Д.

*Зарегистрировано в Государственном реестре  
охраняемых селекционных достижений*

*Врио председателя*



**О.С. Лесных**

Рисунок А9 – Авторское свидетельство на гибрид подсолнечника Ахиллес

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений»

# АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 67913

Подсолнечник

## ВК 101

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 07.09.2018

ПО ЗАЯВКЕ № 8456980 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 17.11.2015

Патентообладатель(и)  
ФГБНУ 'ВНИИ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

Автор(ы) : ГОЛОЩАПОВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА  
ГОНЧАРОВ С.В., КОСТЕВИЧ С.В., РЫЖЕНКО Е.Н., САВЧЕНКО В.Д.

*Зарегистрировано в Государственном реестре  
охраняемых селекционных достижений*

*Врио председателя*



Д.И. Паснеков

Рисунок А10 – Авторское свидетельство на линию подсолнечника ВК 101

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений»

# АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 67911

Подсолнечник

**ВК 303**

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **07.09.2018**

ПО ЗАЯВКЕ № **8456979** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **17.11.2015**

Патентообладатель(и)  
ФГБНУ 'ВНИИ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

Автор(ы) : **ГОЛОЩАПОВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА**  
БОЧКАРЕВ Б.Н., ГОНЧАРОВ С.В., КОСТЕВИЧ С.В., РЫЖЕНКО Е.Н., САВЧЕНКО В.Д.,  
ТРЕМБАК Е.Н.

*Зарегистрировано в Государственном реестре  
охраняемых селекционных достижений*

*Врио председателя*



*Д.И. Паспеков*

Рисунок А11 – Авторское свидетельство на линию подсолнечника ВК 303

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений»

# АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 65490

Подсолнечник

## ВК 930

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 20.06.2017

ПО ЗАЯВКЕ № 8558391 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 24.11.2014

Патентообладатель(и)  
ФГБНУ 'ВНИИ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ В.С.ПУСТОВОЙТА'

Автор(ы) : **ГОЛОЩАПОВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА**  
ГОНЧАРОВ С.В., КОСТЕВИЧ С.В., ЛУЧИНСКИЙ В.С., ОБЫДАЛО Н.Д., РЫЖЕНКО Е.Н.,  
САВЧЕНКО В.Д., ТРЕМБАК Е.Н.

*Зарегистрировано в Государственном реестре  
охраняемых селекционных достижений*

*И.о. председателя*



*Ю.Л. Гончаров*

Рисунок А 12 – Авторское свидетельство на линию подсолнечника ВК 930

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений»

# АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 73186

Подсолнечник

**ВК 989**

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 17.04.2019

ПО ЗАЯВКЕ № 8261466 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 14.11.2017

Патентообладатель(и)

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ  
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ  
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Автор(ы) : **ГОЛОЩАПОВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА**  
ГОНЧАРОВ С.В., РЫЖЕНКО Е.Н., САВЧЕНКО В.Д.

*Зарегистрировано в Государственном реестре  
охраняемых селекционных достижений*

*Врио председателя*



**О.С. Лесных**

Рисунок А13 – Авторское свидетельство на линию подсолнечника ВК 989