

**ІНСТИТУТ РОСЛИНИЦТВА ІМЕНІ В. Я. ЮР'ЄВА
НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ**

**КАТАЛОГ
ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ СОНЯШНИКУ НА СТІЙКІСТЬ ДО
ЗБУДНИКА НЕСПРАВЖНЬОЇ БОРОШНИСТОЇ РОСИ**

Харків – 2023

УДК 633.854.78:631.527:632.9
K29

Каталог вихідного матеріалу соняшнику на стійкість до збудника несправжньої борошної роси.

Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, Харків, 2023. 12 с.

Каталог склали:

від лабораторії імунітету рослин до хвороб та шкідників – Є. Ю. Кучеренко, Т.М. Луценко

від лабораторії генетики і селекції соняшнику – В.В.Кириченко, В.П. Коломацька., К.М. М.
В.І.Сивенко, О.А.Сивенко, Н.М. Леонова

Рекомендовано до друку вченою радою
Інституту рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААН
протокол № 9, від 24 жовтня 2023 р.

У каталозі висвітлено результати вивчення генетичної цінності ліній соняшнику (2021–21 рр.) проведених в Інституті рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААН згідно ПНД 16 «Скрип вихідного матеріалу соняшнику на стійкість до збудника несправжньої борошної роси, виділення джерел стійкості на інфекційному і провокаційному фонах. Сформовано генетичні паспорти 13 ліній соняшнику за STS-маркерами до локусу R_5 – гена стійкості до несправжньої борошної роси. Наведена характеристика досліджуваних інбредних ліній соняшнику морфологічними та цінними господарськими ознаками.

Каталог пропонується використовувати в галузі селекції, генетики та рослинництва.

Рецензенти:
Кузьмішена Н.В.

– Завідувач лабораторії інтродукції та зберігання генетичних ресурсів рослин, с. н. с., кандидат с.-г. наук Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН

Понуренко С. Г.

– Провідний науковий співробітник лабораторії селекції та насінництва кукурудзи, кандидат с.-г. наук Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН

© Інститут рослинництва
імені В. Я. Юр'єва НААН України, 2023

ЗМІСТ

Вступ.....	4
Об'єкти та методи досліджень.....	5
Методика проведення досліджень.....	5
Рівень стійкості зразків в умовах лабораторії.....	7
Рівень стійкості зразків в умовах поля.....	8
Виділення джерел стійкості соняшнику до збудника несправжньої борошністої роси з комплексом цінних господарських ознак	10
Перелік посилань.....	12

ВСТУП

Відомим є явище мінливості збудників хвороб будь-якої етіології (грибів, вірусів), що становить одну з ключових проблем у селекції на імунітет. Джерелом мінливості є зміни в їх соматичних та генетичних структурах під впливом різноманітних зовнішніх факторів. Оскільки рослини є живильним субстратом для фітопатогенів та середовищем для їх мешкання, то ці фактори діють на організм патогена не тільки безпосередньо, а й опосередковано через рослину-живителя. Мінливість призводить до виникнення нових патогенних форм, що спричиняє втрату сортами стійкості. Тому селекція сільськогосподарських культур має проводитися на стійкість проти певних типів патогена (рас), існуючих на теперішній час [1].

Несправжня борошниста роса соняшнику (*Plasmopara helianthi* Novot. f. *helianthi*, син. *Plasmopara halstedii* Berl.) є одним із високошкідливих патогенів. На генетично незахищених гібридах соняшнику втрати урожаю від ураження збудником несправжньої борошнистої роси можуть сягати 0,3–0,8 т/га [2]. Класичними методами при визначенні генетичних основ вертикальної стійкості є ідентифікація генів, установлення відомостей щодо расового складу популяції збудника та використання ізолятів найбільш поширених та домінуючих рас у процесі інокуляції [3].

Відносно генетичного контролю стійкості до цієї хвороби існує думка як про полігенний, так і моногенний її характер [4]. Кращі результати можливо було б отримати при поєднанні в одному генотипі обох типів стійкості, так як розвиток інфекції зумовлений генетичною конституцією рослини-живителя. Соняшник та несправжня борошниста роса мають типові взаємовідносини "ген-на-ген", коли для кожного гена вірулентності патогена існує відповідний ген стійкості рослини-живителя. Якщо генотип має ефективний ген стійкості, інфекцію буде зупинено в місці проникнення шляхом обширної загибелі клітин у тканинах інфікованого гіпокотилу [5]. Це явище було визначено як реакція гіперчутливості (HR – «hypersensitivereaction») [6]. Молекулярні механізми HR вмикають активацію гена глутатіон-пероксидази [7] та «*hsr230J*»-подібного гена [8]. Коли каскад активований, багаточисельні ланки ряду пов'язаних процесів відбуваються в апоптозі клітин: збільшуються показники дихання, продукування окису азоту і активних форм кисню, що призводить до окислювального вибуху [9].

Гени стійкості до несправжньої борошнистої роси були виявлені у дикорослих видів соняшнику, окремі з них були використані як донори. Так, ген *Pl₆* був перенесений з дикорослого екотипу *H. annuus* [10], *Pl₅* – з *H. tuberosus*, *Pl₇* – з *H. praecox*, *Pl₈* та *Pl_{arg}* – з *H. argophyllus*. На теперішній час відомо 11 – 15 *Pl* генів стійкості до патогена, локалізація кожного з яких встановлена на SSR генетичній карті [9].

Тому виділення стійкого вихідного матеріалу до збудників хвороб для використання в селекційних програмах не втратило актуальності до теперішнього часу. Не тільки складовими, але і нагальною необхідністю для цього є фітосанітарний моніторинг стану посівів щодо даних збудників хвороб та ідентифікація рас, які є відправною точкою в селекції на стійкість.

У попередні роки (2016–2022 рр.) колективом лабораторії імунітету рослин до хвороб та шкідників узагальнено методологічні основи селекції соняшнику на стійкість до основних хвороб. Виділено 33 лінії соняшнику (відновники фертильності пилку) з високою стійкістю до двох рас (730 і 732) збудника несправжньої борошнистої роси, які є потенційними носіями гена *PL6*.

Все це надає підстави для проведення досліджень з визначення особливостей прояву стійкості соняшнику до збудника несправжньої борошнистої роси, виділення джерел стійкості, забезпечення селекційних програм вихідним матеріалом, в якому поєднано стійкість до біотичних чинників з цінними господарськими ознаками.

1. Об'єкти та методи досліджень

Вивчали стійкість вихідного матеріалу соняшнику (*Helianthus annuus* L.) – до несправжньої борошнистої роси (*Plasmopara helianthi* Novot. f. *helianthi*).

Методика польових досліджень. Для дослідження стійкості соняшнику зразки висівали в умовах провокаційного фону в інфекційному розсаднику наукової сівозміни Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН.

Попередник соняшнику в чотириріпільній скороченій ротації – просо. Сівбу проводили в оптимальні для культур строки ручними сівалками, на 1–2 рядкових ділянках з шириною міжрядь та відстанню між рослинами в рядку 70 см. Створення інфекційних фонів (провокаційних у польових умовах та штучних в умовах лабораторії), обліки ураженості рослин проводили за загальноприйнятими фітопатологічними методиками [11].

Методика лабораторних досліджень. Також проведено оцінку зразків з використанням експрес-методу в лабораторних умовах [12]. Ізоляцію збудника проводили з уражених рослин падалиці соняшнику. Інокулюм розмножували на сприйнятливих зразках. Ідентифікацію рас *P. helianthi* проводили за реакцією на зараження ліній-диференціаторів триплетного набору, отриманими з колекції Національного центру генетичних ресурсів рослин України.

Рулони з насінням розміщували у кліматичну камеру на три доби, за температури 22 °С. Після цього 3-добові проростки розкладали у ємності (ростильні), після чого проводили інокуляцію водною суспензією спор. Для приготування інокулюму проводили змивання конідій збудника з листя сприйнятливого ураженого зразка у воду, та контролюють концентрацію зооспор. В подальшому ростильні розміщали в кліматичну камеру для проникнення зооспор безпосередньо в проростки за температури 12,5 °С. Через одну добу матеріал розташовували в сприятливих для росту соняшнику умовах за температури 22–24 °С. Через 5 діб створювали вологу камеру для провокування виходу спороношення збудника на поверхню сім'ядольних листків. Через добу проводили облік на ураження патогеном.

2. Методика проведення досліджень

Для дослідження стійкості соняшнику (*Helianthus annuus* L.) – до несправжньої борошнистої роси (*Plasmopara helianthi* Novot. f. *helianthi*) лінії висівали в умовах провокаційного фону в інфекційному розсаднику наукової сівозміни Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН.

Попередник соняшнику в чотириріпільній скороченій ротації – просо, пшениці озимої – чорний пар. Сівбу проводили в оптимальні для культур строки, ручними сівалками. Для

зразків соняшнику – на 1–2 рядкових ділянках з шириною міжрядь та відстанню між рослинами в рядку 70 см, зразки пшениці озимої на 3–5 рядках довжиною 1 м, з шириною міжрядь від 15 до 20 см. Створення інфекційних фонів (провокаційних у польових умовах та штучних в умовах лабораторії), обліки ураженості рослин проводили за загальноприйнятими фітопатологічними методиками.

Стійкість зразків соняшнику до несправжньої борошнистої роси (НБР) визначали у лабораторних умовах з використанням експрес-методу. Ізоляцію збудника проводили з уражених рослин падалиці соняшнику. Інокулюм розмножували на сприйнятливих зразках. Ідентифікацію рас *P. helianthi* проводили за реакцією на зараження ліній-диференціаторів триплетного набору, отриманими з колекції Національного центру генетичних ресурсів рослин України.

Селекція на стійкість до несправжньої борошнистої роси (НБР) є складною задачею у зв'язку з великою кількістю рас патогена та їх значною мінливістю. На сьогодні відомо 20 генів (PI_1 – PI_{20}), які контролюють расоспецифічну стійкість до НБР. Ці гени було виділено з різних джерел та встановлено домінуючий тип їх успадкування. Найбільш поширеними генами є PI_1 і PI_2 , які присутні практично у всіх селекційних зразках соняшнику. В літературі є дані із маркування деяких з них, що дає можливість значно прискорити відбір цінних генотипів. В дослідженнях з пошуку маркерів даних генів науковцями як матеріал для досліджень широко використовуються 13 ліній-диференціаторів, які входять до міжнародного стандарту для ідентифікації пататопів збудника НБР (табл. 1).

Таблиця 1. Характеристика ліній-диференціаторів [6, 7].

Назва	Гени, які забезпечують стійкість	Раси НБР, до яких забезпечена стійкість
HA-288	–	нестійка
RHA-265	PI_1	100
RHA-274	PI_1, PI_2	100, 300, 304, 310, 330, 334
DM-2	PI_2, PI_5	100, 300, 304, 700, 703
PM-13	PI_2, PI_5	100, 300, 700, 703
PM-17	PI_5	100, 300, 304, 310, 700, 710, 703, 714
803-I	PI_8	100, 300, 304, 330, 334, 700, 710, 714, 730, 733, 734
HA-R4	PI_2, PI_{13}	100, 300, 304, 330, 334, 700, 710, 714, 730, 734, 770
HA-R5	PI_2, PI_{13}	100, 300, 304, 330, 334, 700, 710, 714, 730, 734, 770
QHP-1	PI_8, PI_{13}	100, 300, 304, 330, 334, 700, 710, 714, 730, 734, 770
FT-226 (аналог QHP-1)	PI_8, PI_{13}	100, 300, 304, 330, 334, 700, 710, 714, 730, 734, 770
HA-335	PI_1, PI_2, PI_6	100, 300, 330, 700, 710, 730, 733, 770
RHA-419	PI_{ARG}	універсально стійка

На сьогоднішній день маркованими є наступні гени стійкості до НБР: $PI_1, PI_2, PI_{5-8}, PI_{13-14}, PI_{16-20}, PI_{ARG}$. В подальшій селекції соняшнику на стійкість до НБР найбільш цінними є джерела гена PI_{ARG} , який нині зумовлює універсальну стійкість проти всіх відомих рас *Plasmopara helianthi* [8]. Ген PI_{ARG} було картовано за допомогою SSR-маркерів на першій групі зчеплення (LG – linkage group) генетичної

карти соняшнику [9], показано щільне зчеплення гена з мікросателітами ORS716, ORS509, ORS1128, ORS543 [10].

Ученими Селекційно-генетичного інституту – НЦНС [11] було досліджено 16 мікросателітів першої групи зчеплення (LG 1), з метою ідентифікації маркерів гена PI_{ARG} . В результаті було отримано продукти ампліфікації за локусами ORS543, ORS606, ORS710, ORS716, ORS959. Було зроблено порівняння лінії-диференціатора RHA-419 (носії гена PI_{ARG}) та колекційних зразків дикорослого виду *Helianthus argophyllus* L. з іншими лініями диференціаторами (носії генів стійкості $PI_1, PI_2, PI_6, PI_8, PI_{13}$). В результаті було виявлено маркерні алелі, які дозволяють відрізнити зразки-носії гену PI_{ARG} від інших досліджених генотипів за локусами ORS509, ORS605, ORS610, ORS675, ORS1039, ORS1182. Так, для *H. argophyllus* характерні маркерні алелі 190 п. н. (локус ORS605), 220 п. н. (ORS1039), 315 п. н. (OR 716), а для лінії RHA 419 – 197 п. н. (ORS605), 130 п. н. (ORS610), 190 п. н. (ORS1039). Алелі 207 п. н. (локус ORS509), 165 п. н. (ORS1182) та 220 п. н. (OR 675) дозволяють ідентифікувати фрагмент LG1, який має походження від *H. argophyllus* L. або лінії RHA-419.

Не менш значимим напрямом в селекції соняшнику на стійкість до НБР є пошук носіїв гена стійкості PI_6 , який контролює стійкість до 11 рас, в т. ч. до 710, 730 і 330 [12].

3. Рівень стійкості зразків в умовах лабораторії

Особливостями визначення стійкості ліній до збудника несправжньої борошністої роси є нерозривність фітопатологічної оцінки в польових умовах у роки з широким розповсюдженням і масовим ураженням рослин хворобою, з безперервною щорічною оцінкою селекційного матеріалу взимку в умовах лабораторії. Як свідчить досвід власних багаторічних спостережень, об'єктивну оцінку стійкості до цього патогена можливо отримати лише за умов штучного зараження в контрольованих умовах лабораторії. Це дозволяє виділяти стійкі лінії та залучати їх до схрещування вже на наступний вегетаційний період культури.

У 2022 році в лабораторних умовах проведено оцінку 3777 селекційних зразків з лабораторії селекції та генетики соняшнику та проведено диференціацію за групами стійкості (рис. 2.1).

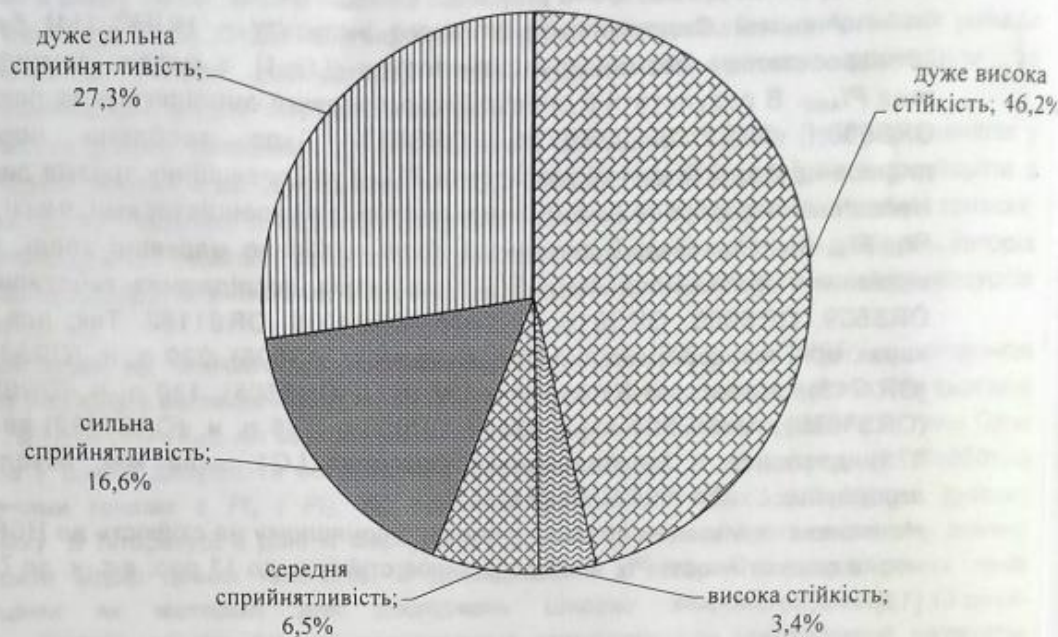


Рисунок 2.1 – Розподіл ліній соняшнику за групами стійкості до збудника несправжньої борошнистої роси, лабораторні умови, 2022 р.

Так, частка зразків з дуже високою стійкістю (9 балів) становила 46,2 %, 3,4 % зразків характеризувались високою стійкістю (7 балів), 6,5 % зразків виявились середньосприйнятливими (5 балів), для решти зразків був характерний сильний та дуже сильний рівень сприйнятливості (менше 3 та 1 бал відповідно).

4. Рівень стійкості зразків в умовах поля

Особливостями селекційної роботи з вертикальною стійкістю є об'єднання специфічних генетичних, фітопатологічних та імунологічних методів досліджень. Класичними методами при визначенні генетичних основ вертикальної стійкості є ідентифікація генів, але обов'язковим є попереднє або паралельне установлення відомостей щодо характеру поширення хвороби на посівах соняшнику та виділення ізолятів найбільш поширених та домінуючих рас для конкретного регіону з метою подальшого їх використання для інокуляції матеріалу в лабораторних умовах. Тому нами у 2020-2023 роках було проведено дослідження щодо визначення поширеності хвороби на дослідних посівах 20 батьківських форм соняшнику IP НААН.

В умовах провокаційного фону розповсюдженість несправжньої борошнистої роси по зразках соняшнику коливалась від 0,0 % до 25,1 % уражених рослин (рис. 2.2).

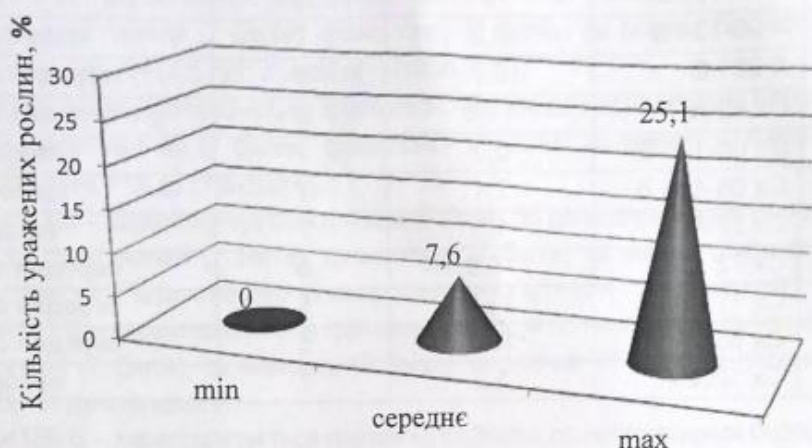


Рисунок 2.2 – Розповсюдження несправжньої борошнистої роси соняшнику, природний фон, 2020-2023 р.

Значення максимального показника підкреслює значний потенціал шкідливості цієї хвороби. У середньому по досліді, значення розповсюдження становило 7,6 % уражених рослин.

Рівень інфекційного фону був достатнім для диференціації матеріалу за стійкістю.

В результаті випробувань матеріалу, виявлено, що більша частка досліджуваних зразків (10 ліній) виявились середньо сприйнятливими до патогену, ураженість рослин на дослідних ділянках становила від 5 до 10 %. До даної групи стійкості увійшли лінії: X 17 Б, Сх 526 В, X 82 Б, X 72 Б, X 1002 Б, X 201 В, Сх 82 А, Сх 72 А, Сх 17 А, Сх 588 А (табл. 2.1).

Високу стійкість до збудника хвороби відмічено у 8 ліній: Сх 808 А, X 808 Б, X 777 Б, X 06-134 В, Сх 06-135 В, Сх 06-134 В, Сх 77 А, Сх 1002 А. Так, ураженість даних зразків не перевищувала 5 %.

Таблиця 2.1 – Імунологічна характеристика батьківських форм соняшнику на стійкість до збудника несправжньої борошнистої роси

№ з/п	Зразок	Ураженість, %	Бал стійкості	Група стійкості
1	X 17 Б	17,3	5	середня сприйнятливість
2	Сх 808 А	1,8	7	висока стійкість
3	X 588 Б	25,1	3	сильна сприйнятливість
4	Сх 526 В	8,5	5	середня сприйнятливість
5	X 808 Б	1,5	7	висока стійкість
6	X 82 Б	12,1	5	середня сприйнятливість
7	X 72 Б	5,2	5	середня сприйнятливість
8	X 1002 Б	5,0	7	середня сприйнятливість
9	X 777 Б	1,2	7	висока стійкість

10	X 06-135 B	0	9	імунність
11	X 06-134 B	0,3	7	висока стійкість
12	X 201 B	5,7	5	середня сприйнятливість
13	Cx 82 A	11,8	5	середня сприйнятливість
14	Cx 06-135 B	0,3	7	висока стійкість
15	Cx 06-134 B	2,1	7	висока стійкість
16	Cx 77 A	1,5	7	висока стійкість
17	Cx 72 A	10,0	5	середня сприйнятливість
18	Cx 17 A	23,0	5	середня сприйнятливість
19	Cx 588 A	19,1	5	середня сприйнятливість
20	Cx 1002 A	1,2	7	висока стійкість

Імунним (0 % ураження) виявився лише один зразок X 06-135 B, який представляє найбільшу селекційну цінність та може бути цінним вихідним матеріалом для подальшої селекційної роботи зі створення гібридів соняшнику стійких до збудника несправжньої борошнистої роси.

5. Виділення джерел стійкості соняшнику до збудника несправжньої борошнистої роси з комплексом цінних господарських ознак

Результативність селекції соняшника на стійкість до збудника несправжньої борошнистої роси залежить від наявності всебічно вивченого вихідного матеріалу та науково обґрунтованого підходу щодо його використання. Основними складовими методології створення такого матеріалу є регуляторний моніторинг расового складу, об'єктивність оцінки імунологічних властивостей сортів і гібридів, встановлення взаємовідносин у системі рослина-хазяїн-патоген, виявлення і відбір високоефективних, адаптованих до зональних умов джерел та донорів.

Практичний інтерес для селекції на імунітет являють форми, які характеризуються польовою стійкістю на ранніх етапах розвитку і зберігають її впродовж вегетації.

Важливо, щоб ознака стійкості поєднувалася з високою продуктивністю та доброю якістю зерна. Найбільшу цінність для селекції являють форми, виділені за комплексом ознак у роки з сильним розвитком хвороби.

Сучасні гібриди соняшнику вирізняються підвищеною врожайністю, високою якістю та смаковими властивостями, але часто вони не виявляють польової стійкості до хвороб, що призводить до накопичення патогенів в агробіоценозах, а за тривалого використання одного й того сорту (більш як 7 років) змінюється расовий склад патогенів та їх вірулентність, тобто сорт втрачає початковий рівень стійкості. Тому пошук нових джерел стійкості є безперервним процесом селекційної роботи.

Впродовж 2019–2023 років було вивчено 79 ліній-відновників фертильності пилку соняшнику, селекційний матеріал з лабораторії селекції та генетики соняшнику IP НААН. В результаті виділено шість зразків соняшнику стійких до збудника несправжньої борошнистої роси з комплексом цінних господарських ознак:

- X 04106 B – характеризується груповою стійкістю до несправжньої борошністої роси (9 балів), білої та сірої гнилей (7 балів), фомопсису (7 балів) та вовчка (9 балів) у поєднанні з високою продуктивністю (+14,5 г до стандарту) (табл. 3.1.);
- X 04116 B – характеризується груповою стійкістю до несправжньої борошністої роси (9 балів), білої та сірої гнилей (7 балів), фомопсису (7 балів) та вовчка (9 балів) у поєднанні з високою олійністю (+4,7 % до стандарту);
- X 04177 B – характеризується груповою стійкістю до несправжньої борошністої роси (9 балів), білої та сірої гнилей (7 балів), фомопсису (7 балів) та вовчка (7 балів) у поєднанні з високою олійністю (+4,7 % до стандарту) та продуктивністю (+15,4 г до стандарту);
- X 04131 B – характеризується груповою стійкістю до несправжньої борошністої роси (9 балів), сірої гнилі (7 балів), фомопсису (7 балів) та вовчка (9 балів) у поєднанні з високою олійністю (+10,4 % до стандарту);
- X 04136 B – характеризується груповою стійкістю до несправжньої борошністої роси (9 балів), білої та сірої гнилей (7 балів), фомопсису (7 балів) та вовчка (9 балів) у поєднанні з високою олійністю (+5,4 % до стандарту);
- X 04102 B – характеризується груповою стійкістю до несправжньої борошністої роси (7 балів), білої та сірої гнилей (7 балів) та вовчка (7 балів) у поєднанні з високою олійністю (+0,7 % до стандарту) та продуктивністю (+5,0 г до стандарту);

Таблиця 3.1 – Характеристика джерел стійкості соняшнику, 2019–2023 рр.

Лінія	Олійність, %		Продуктивність,		Стійкість до хвороб, бал				
	лінія	+/- до st	лінія	+/- до st	біла гниль	сіра гниль	несправжня борошніста роса	фомопсис	вовчок
X 06135 B, st	37,2	–	87,3	–	7	7	9	7	9
X 06134 B, st	52,7	–	37,7	–	7	7	9	7	9
X 04106 B	48,2	–4,5	52,2	+14,5	7	7	9	7	9
X 04116 B	41,9	+4,7	43,8	–43,5	7	7	9	7	9
X 04177 B	57,4	+4,7	53,1	+15,4	7	7	9	7	7
X 04131 B	47,6	+10,4	33,9	–53,4	5	7	9	7	9
X 04136 B	42,6	+5,4	50,0	–37,3	7	7	9	7	9
X 04102 B	53,4	+0,7	42,7	+5,0	7	7	7	5	7

Дані зразки рекомендовано до використання в селекційних програмах та передано в Національний центр генетичних ресурсів рослин України для реєстрації (запити НЦГРРУ 004953–004957 від 17.11.2023 р.).

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ

1. Трибель С.О., Гетьман М.В., Стригун О.О. та ін. Методологія оцінювання стійких сортів пшениці проти шкідників і збудників хвороб. Київ. Колоб'іг. 2010. 392 с.
2. Биоэкологические особенности возбудителя ложной мучнистой росы в связи с селекцией подсолнечника на устойчивость к болезни в условиях Центральной Черноземной зоны России Ахтулова Е. М. : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук, специальность 06.01.05 – селекция и семеноводство, 06.01.11 – защита растений. С.Пб., 2004. 24 с.
3. Крючкова Л.О., Нежигай Л.М., Чеченєва Т.М. Генетичні основи стійкості пшениці до грибних хвороб. Физиология и биохимия культ. растений. 2010. Т. 42. № 3. С. 202–209.
4. Tourvieille de Labrouhe D., Serre F., Walser P., Roche S., Vear F. Quantitative resistance to downy mildew (*Plasmopara halstedii*) in sunflower (*Helianthus annuus*). Euphytica. 2008. № 164 (2). P.433–444.
5. Gulya T.J., Sackston W.E., Viranyi F., Maširević S., Rashid K.Y. New races of the sunflower downy mildew pathogen (*Plasmopara halstedii*) in Europe and North and South America. Phytopathology. 1991. № 132(4). P.303-311.
6. Mouzeyar S., Tourvieille de Labrouhe D., Vear F. Histopathological studies of resistance of sunflower (*Helianthus annuus* L.) to downy mildew (*Plasmopara halstedii*). J. Phytopathology. 1993. № 139. P.289–297.
7. Herbette S., Lenne C., de Labrouhe D. T., Drevet J. R., Roedel-Drevet P. Transcripts of sunflower antioxidant scavengers of the SOD and GPX families accumulate differentially in response to downy mildew infection, phytohormones, reactive oxygen species, nitric oxide, protein kinase and phosphatase. Physiol. Plant. 2003. № 119(3). P.418–428.
8. Radwan O., Mouzeyar S., Venisse J.S., Nicolas P., M.F. Bouzidi. Resistance of sunflower to the biotrophic oomycete *Plasmopara halstedii* is associated with a delayed hypersensitive response within the hypocotyl. J. Exp. Bot. 2005. № 56 (420). P. 2683–2693.
9. Jocić S., Miladinović D., Imerovski I. Towards sustainable downy mildew resistance in sunflower. Helia. 2012. V. 35, N. 56. P. 61-72.
10. Miller J.F., Gulia T.J. Inheritance of resistance to race 4 of downy mildew derived from interspecific crosses in sunflower. Crop Science. 1991. V. 31, N. 1. P. 40–43.
11. Петренкова В.П., Кириченко В.В., Черняєва І.М. та ін. Основи селекції польових культур на стійкість до шкідливих організмів : навч. посіб. За редакцією академіка НААН В.В. Кириченка, члена-кореспондента НААН В.П. Петренкої. Харків, ІР ім. В. Я. Юр'єва. 2012. 320 с.
12. Долгова Е.М., Аладьина З.К., Михайлова В.Н. Экспресс-метод оценки подсолнечника на устойчивость к ложной мучнистой росе. Селекция и семеноводство Республ. межведомств. тематич. научн. сб. Киев, 1990. Вып 68. С. 50–55.