

**УСПАДКУВАННЯ СТІЙКОСТІ СОНЯШНИКА ОДНОРІЧНОГО (*HELIANTHUS ANNUUS L.*)
ДО РАСИ F ВОВЧКА (*OROBANCHE CUMANA WALLR.*)**

Курилич Дмитро Віталійович

аспірант

Інститут рослинництва імені В. Я. Юр'єва Національної академії аграрних наук України, м. Харків, Україна

ORCID: 0000-0003-2305-2826

kurilich94@gmail.com

Макляк Катерина Миколаївна

доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник

Інститут рослинництва імені В. Я. Юр'єва Національної академії аграрних наук України, м. Харків, Україна

ORCID: 0000-0002-9841-2454

yuriev1908sunflower@gmail.com

У заходах боротьби з рослиною-паразитом соняшника вовчком (*Orobanche cumana Wallr.*) ключовим компонентом є генетичний захист. Дослідження генетики резистентності вітчизняного селекційного матеріалу соняшника до вірулентних рас вовчка, поширених в Україні, в літературі представлені недостатньо, тому розробки в цьому напрямі набувають особливої значимості. В статті наведено результати досліджень з визначення особливостей успадкування стійкості соняшника до вовчка в першому та другому гібридному поколінні, при схрещуванні ліній з різним рівнем стійкості. Дослідження проведено у 2021–2023 рр. на полях наукової сівозміни Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН і в умовах теплиці на експериментальній базі інституту. Ураження рослин вовчком визначали візуально, шляхом підрахунку кількості здорових бульбочок паразита на коренях досліджуваних рослин. Визначали ступінь ураження, як середню кількість бульбочок вовчка на одній оцінюваній рослині.

В умовах теплиці встановлено відмінності між лініями-батьківськими компонентами за стійкістю до вовчка. Лінії-відновники фертильності пилку X 1814 В, X 1817 В, ХЗУ 10 В були стійкими до популяції вовчка, насіння якого було зібрано в Харківській області на полях із суттєвим ураженням соняшника. Найбільш вірулентна в складі популяції раса вовчка визначена як раса F. На уражених рослинах цих ліній не спостерігали більше ніж одну бульбочку паразита. За схрещування з нестійкими до вовчка лініями X 85 Б і X 808 Б, гібридні комбінації F₁ проявили ступінь ураження від 0,11 до 1,13 бульбочок паразита на одну досліджену рослину. Кількість бульбочок на одній ураженій рослині не перевищувала чотири бульбочки. В усіх досліджених популяціях F₂ спостерігали нестійкі рослини з п'ятьма і більше бульбочками, із розщепленням 15 стійких рослин : 1 нестійка рослина.

За схрещування стійких ліній-відновників фертильності пилку з нестійкими лініями-стерильними аналогами отримано гібриди F₁ зі ступенем ураження від 0,00 до 1,18, максимальною кількістю бульбочок на рослині 4 бульбочки, та ступенем фенотипового домінування стійкості від 0,29 до 1,07.

Успадкування стійкості до вовчка раси F в першому гібридному поколінні F₁, яке отримано схрещуванням стійких і нестійких батьківських компонентів, відбувається переважно за типом часткового позитивного домінування. За розщепленням у другому гібридному поколінні F₂ 15:1, доведено наявність двох домінантних генів стійкості до вовчка.

Ключові слова: *Helianthus annuus L.*, *Orobanche cumana Wallr.*, селекція, лінії та гібриди соняшнику, ступінь ураження, стійкість, ступінь фенотипового домінування, тип успадкування.

DOI <https://doi.org/10.32782/agrobio.2024.4.9>

Вступ. Третина європейських посівних площ під соняшником зосереджена в Україні, яка незважаючи на військовий стан зберігає стійкі позиції у виробництві цієї важливої олійної культури. В Україні соняшник відносять до найбільш економічно вигідних та високорентабельних культур (Pinkovskiy & Tanchuk, 2020; Chuiko et al., 2021). За період 2010–2021 рр. посівні площі під соняшником в Україні збільшилися в 1,5 рази (Sydiakina & Nataiunova, 2023), що призвело до надмірного насичення сівозмін соняшником та поширенню на його посівах шкідників, хвороб, бур'янів і рослини-паразита – вовчка. Вовчок соняшниковий (*Orobanche cumana Wallr.*) – паразитична квіткова рослина, яка поширена майже в усіх районах вирощування соняшнику. Вовчок з'єднується із судинною системою коріння соняшнику, щоб споживати його поживні речовини, воду та інтоксикувати рослину-хазя-

їна (Genovese et al., 2021; Mutuku et al., 2021; Auriac et al., 2024). Крім того, уражені рослини більш сприйнятливі до різних збудників хвороб (Abdalla et al., 2020). Паразит становить велику загрозу для врожаю соняшнику в усьому світі (Hosni et al., 2020; Fernández-Aparicio et al., 2021; Sisou et al., 2021).

Для боротьби з вовчком на соняшнику використовують декілька методів, зокрема хімічний метод, із застосуванням гербіцидів групи імідазолінонів (Kaundun et al., 2024). Проте, генетична стійкість соняшника до вовчка залишається одним з головних шляхів стримування поширення паразита. Напрямок селекції на стійкість до вовчка є безперервним через еволюцію паразита та виникнення більш вірулентних рас (En-Nahli et al., 2023). Селекція постійно дає результат – стійкі до вовчка лінії та гібриди соняшнику. Еволюція паразита долає

здобутки селекціонерів, які вимушені досліджувати нові рівні взаємодії паразита та рослини-хазяїна. Наукову роботу супроводжує постійний ретельний аналіз досягнень світової науки (Kurylych & Makliak, 2022). Територія України на даний час практично не досліджена щодо поширення та расового складу вовчка, і не зважаючи на складі умови науковці продовжують роботу в цьому напрямі (Khablak & Spychak, 2023).

Існування надійних джерел стійкості з переважно моногенним домінантним типом успадкування (вертикальна стійкість) уможливило використання стійких сортів і гібридів (Cvejic et al., 2020). Також встановлено роль локусів кількісних ознак (QTL) у забезпеченні стійкості соняшника до вовчка (горизонтальна стійкість) (Baytar et al., 2021).

Дані про генетику стійкості вітчизняного селекційного матеріалу соняшника до вірулентних рас вовчка, поширених в Україні, в літературі представлені недостатньо (Burlov & Burlov, 2010; Solodenko, 2011). Проте такі дослідження необхідні для цілеспрямованого добору батьківських компонентів при створенні стійких гібридів, і є актуальними та затребуваними селекційною наукою.

Наші дослідження мали на меті дослідити характер успадкування стійкості соняшника до раси F вовчка в першому та другому гібридних поколіннях.

Матеріали і методи досліджень. Експериментальні дослідження проведено у 2021–2023 рр. на полях наукової сівозміни Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН і в умовах теплиці на експериментальній базі інституту.

Для досягнення мети здійснено два досліді. *Дослід 1.* У 2021 році на фертильній основі за допомогою фізичної кастрації квіток здійснювали схрещування між двома лініями-закріплювачами стерильності (X 85 Б і X 808 Б) і трьома лініями-відновниками фертильності пилку (X 1814 В, X 1817 В, ХЗУ 10 В). Як материнський компонент, використовували лінії-закріплювачі стерильності, рослини яких запилювали пилком, зібраним на штучно ізольованих рослинах ліній-відновників фертильності пилку. Отримано насіння F₁ шести гібридних комбінацій, яке у 2023 році висівали в польових умовах та примусово самозапилювали з метою отримання насіння F₂.

Дослід 2. У 2022 році на стерильній основі здійснювали схрещування між лініями-стерильними аналогами Сх 1006 А, Сх 83 А, Сх 808 А та Сх 81 А (материнські компоненти) і лініями X 1814 В, X 1817 В та ХЗУ 10 В (чоловічі компоненти), отримано насіння F₁ 11-ти гібридних комбінацій.

Залучені до схрещувань лінії створені в лабораторії селекції та генетики соняшнику Інституту рослинництва

ім. В. Я. Юр'єва НААН та мають різну генетичну основу. Лінії різняться за комплексом цінних господарських ознак (жирнокислотний склад олії, тривалість вегетаційного періоду).

У польових умовах лінії та гібриди вирощували за прийнятою в зоні проведення досліджень агротехнологією. Для оцінки стійкості до вовчка, в умовах теплиці на експериментальній базі інституту висівали насіння зразків соняшнику врожаю 2022 року (лінії-батьківські компоненти гібридів, F₁ гібриди, зразки-диференціатори стійкості) і насіння зразків соняшнику врожаю 2023 року (лінії-батьківські компоненти гібридів, F₁ гібриди, гібридні популяції F₂, зразки-диференціатори стійкості). Використовували насіння вовчка, зібране у 2021 році в Харківській області, на полях із суттєвим ураженням соняшника. Насіння досліджуваних зразків висівали в пластикові стакани об'ємом 0,5 л з інфікованою ґрунтовою сумішшю (2 г суміші насіння вовчка на 5 кг ґрунту). Необхідні параметри для розвитку вовчка: температура повітря +24...+28 °С; відносна вологість повітря 70...80%; 16-ти годинний період освітленості; регулярний полив. Облік кількості бульбочок паразита проводили через 40 днів після сівби насіння соняшника.

Як стандарт сприйнятливості до вовчка використовували лінію X 2111 Б, яка не має генів стійкості до вовчка. Для визначення расового складу вовчка використовували загальновідомий у світовій селекційній практиці диференціатор стійкості – лінію LC1003 В (номер Національного каталогу НЦГРРУ UE0101210), яка стійка до раси Е, і F₁ гібрид Ярило селекції Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, стійкий до раси F вовчка. Результати оцінки ураження цих зразків вовчком наведено в таблиці 1. Згідно з результатами оцінки ураженості диференціаторів, найбільш вірулентна раса в складі популяції вовчка визначена як раса F.

Кількість рослин поколінь схрещувань, що оцінювали, була різною, і наведена для кожного зразка соняшнику в розділі «Результати досліджень». Ураження вовчком визначали візуально, шляхом підрахунку кількості здорових бульбочок паразита на корінні кожної рослини, що оцінювали. Обчислювали ступінь ураження шляхом поділу суми бульбочок паразиту на всіх рослинах зразка на загальну кількість рослин зразка.

У першому гібридному поколінні F₁ визначали ступінь фенотипового домінування (h_p) стійкості до вовчка за формулою Griffing (1950):

$$h_p = (F_1 - M_p) / (B_p - M_p),$$

де F₁ – ступінь ураження в першому гібридному поколінні; M_p – середнє арифметичне значення ступенів

Таблиця 1

Показники ураження вовчком рослин зразків соняшнику – диференціаторів стійкості (2022–2023 рр.)

Лінія, гібрид	Диференціатор стійкості до раси	% уражених рослин	Ступінь ураження	Максимальна кількість бульбочок на рослині, шт.
LC 1003 В	Е	100	8,6	12
Ярило F1	F	29,2	0,43	4
X 2111 Б	sensitive	100	15,3	20

Показники ураження вовчком рослин ліній – батьківських компонентів гібридів соняшнику (2022–2023 рр.)

Лінія	Рік врожаю насіння	Кількість рослин, шт.	Ступінь ураження	Максимальна кількість бульбочок на одній рослині, шт.
X 85 Б	2022	46	2,22	9
	2023	45	2,09	8
X 808 Б	2022	46	7,67	18
	2023	44	3,71	10
X 1814 В	2022	53	0,02	1
	2023	26	0,00	0
X 1817 В	2022	86	0,13	1
	2023	45	0,09	1
ХЗУ 10 В	2022	71	0,20	1
	2023	45	0,04	1

ураження обох батьківських компонентів гібрида; V_p – ступінь ураження батьківського компонента з кращим рівнем вираження ознаки (більш стійкого, тобто з меншим ступенем ураження). Інтерпретацію значень h_p здійснювали за Veil & Atkins (1965): позитивне наддомінування ($h_p > +1$), часткове позитивне домінування ($+0,5 < h_p \leq +1,0$), проміжне успадкування ($-0,5 \leq h_p \leq +0,5$), часткове негативне домінування ($-1 \leq h_p < -0,5$), негативне наддомінування (депресія) ($h_p < -1$).

У другому гібридному поколінні F_2 аналізували розщеплення рослин на два класи («стійкі» – «нестійкі»), та перевіряли відповідність фактичного розщеплення теоретично очікуваному за допомогою критерію χ -квадрат (Roy, 2018). За стійкі вважали рослини, на яких не було визначено ознак ураження паразитом, або кількість бульбочок дорівнювала 1 шт. До умовно стійких віднесено рослини, на яких визначено від двох до чотирьох бульбочок паразита. Групу стійких та умовно стійких об'єднували в один клас. За нестійкі вважали такі рослини, на яких визначено п'ять і більше бульбочок вовчка.

Результати. Дослід 1. Вовчок суттєво уражував досліджені лінії-закріплювачі стерильності, незалежно від року отримання насіння ліній. Максимальна кількість бульбочок на одній рослині становила 9 шт. у лінії X 85 Б

і 18 шт. у лінії X 808 Б (табл. 2). Ступінь ураження варіював від 2,09 у лінії X 85 Б до 7,67 у лінії X 808 Б.

Лінії-відновники фертильності пилку були стійкі до вовчка незалежно від року отримання насіння ліній. Кількість бульбочок на уражених рослинах не перевищувала одну бульбочку. Ступінь ураження варіював від 0,00 у лінії X 1814 В до 0,20 у лінії ХЗУ 10 В.

Серед досліджених гібридних комбінацій F_1 не визначено таких, ступінь ураження яких дорівнював 0 бульбочок (табл. 3).

Гібридні комбінації F_1 проявили ступінь ураження вовчком від 0,11 до 1,13 бульбочок паразита на одну досліджену рослину. Кількість бульбочок на одній ураженій рослині не перевищувала чотири бульбочки. У цілому можна стверджувати, що рослини першого покоління були стійкими до вовчка, оскільки ступінь їх ураження був суттєво нижчим, ніж ступінь ураження сприйнятливих батьківських компонентів. За величиною ступеню фенотипового домінування h_p , який варіював від 0,59 до 0,96, доведено часткове позитивне домінування стійкості до вовчка в поколінні F_1 .

В таблиці 4 наведено результати оцінки ураження вовчком рослин покоління F_2 шести досліджених гібридних комбінацій. Під час оцінювання розщеплення

Показники ураження вовчком рослин F_1 гібридів соняшнику та ступінь домінування стійкості h_p , схрещування на фертильній основі (2022–2023 рр.)

Гібридна комбінація	Рік врожаю насіння	Кількість рослин, шт.	Ступінь ураження	Максимальна кількість бульбочок на одній рослині, шт.	h_p
X 85 Б × X 1814 В	2022	9	0,22	1	0,82
	2023	9	0,11	1	0,90
X 85 Б × X 1817 В	2022	9	0,45	2	0,69
	2023	9	0,50	2	0,59
X 85 Б × ХЗУ 10 В	2022	8	0,25	1	0,95
	2023	9	0,11	1	0,93
X 808 Б × X 1814 В	2022	8	1,13	4	0,71
	2023	9	0,56	3	0,70
X 808 Б × X 1817 В	2022	17	0,59	4	0,88
	2023	18	0,22	1	0,93
X 808 Б × ХЗУ 10 В	2022	9	0,78	2	0,84
	2023	9	0,11	1	0,96

в поколінні F_2 рослини стійкі (0 і 1 бульбочка на рослині) та помірно стійкі (2, 3 і 4 бульбочки на рослині) об'єднали в одному класі.

В усіх досліджених популяціях спостерігали уражені рослини, кількість яких коливалася від 7 до 11. Через невелику кількість уражених рослин у кожній популяції F_2 , протестовано успадкування стійкості алелями у двох локусах, із розщепленням у другому гібридному поколінні 15:1. Для досліджених гібридних популяцій визначено, що фактичне розщеплення відповідає теоретично очікуваній моделі 15:1. Величина χ^2 була в межах від 0,02 до 2,87, що менше значення $\chi^2_{\text{теор.}}$ (3,84).

Дослід 2. Установлено, що лінії-стерильні аналоги, включені до схрещувань на стерильній основі, були нестійкими до вовчка. У середньому за 2022–2023 рр., ступінь ураження лінії Сх 1006 А становила 4,40; лінії Сх 81 А – 2,18; лінії Сх 83 А – 2,18; лінії Сх 808 А – 5,60. Максимальна кількість бульбочок на одній рослині лінії Сх 1006 А досягала 14 шт.; лінії Сх 81 А – 24 шт.; лінії Сх 83 А – 8 шт.; лінії Сх 808 А – 18 шт.

Аналіз стійкості до вовчка комбінацій F_1 , отриманих схрещуванням між нестійкими лініями-стерильними аналогами та стійкими лініями-відновниками фертильності пилку, в цілому підтвердив наведені вище висновки. З 11-ти вивчених гібридних комбінацій, вісім продемонстрували часткове позитивне домінування стійкості до вовчка. Максимальна кількість бульбочок на рослинах вивчених F_1 гібридів не перевищувала 4 бульбочки. Ступінь ураження вовчком гібридів F_1 у цьому досліді варіював від 0,00 до 1,18, а ступінь фенотипового домінування стійкості h_p варіював від 0,29 до 1,07. Виявлено гібридну комбінацію без ознак ураження вовчком: Сх 1006 А × ХЗУ 10 В. У двох комбінаціях виявлено проміжне успадкування (Сх 83 А × Х 1814 В і Сх 81 А × ХЗУ 10 В), та в одній – наддомінування (Сх 1006 А × ХЗУ 10 В).

Обговорення. Світовою наукою ідентифіковано гени стійкості соняшника до вовчка, що забезпечує успіх у вдосконаленні існуючих і розробку нових прогресивних методів селекції на стійкість (Imerovski et al., 2016). Відносно стійкості до рас вовчка від А до Е, найбільш поширеною є версія успадкування за моногенним (Ish-Shalom-Gordon et al., 1993; Sukno et al., 1999) або дигенним (Dominguez, 1996) домінантним типом. Щодо раси F, згідно з дослідженнями іспанських учених, стійкість

генотипів культурного соняшнику контролюють рецесивні алелі, розташовані у двох локусах (Akhtouch et al., 2006), а стійкість генотипів, отриманих на основі диких багаторічних видів, здійснюється за моногенним домінантним типом (Pérez-Vich et al., 2002), або за двогенним домінантним типом (Velasco et al., 2007). Стійкість соняшника до рас вищих ніж раса F контролюється за рецесивним типом (Imerovski et al., 2019). Отже, доведений нами генетичний контроль стійкості до харківської популяції вовчка двома домінантними генами збігається з даними, отриманими іспанськими науковцями, зокрема Velasco et al. (2007).

У наших дослідженнях кількість бульбочок на одній ураженій рослині покоління F_1 не перевищувала чотири бульбочки. Подібні результати були отримані Velasco et al. (2007), в дослідженнях яких максимальна кількість бульбочок на рослинах F_1 , отриманих схрещуванням контрастних за стійкістю батьківських компонентів, не перевищувала п'яти бульбочок. Іспанські науковці виділили в поколінні F_2 такі класи рослин: 1) стійкі (немає ознак ураження) та помірно стійкі (до п'яти стебел вовчка на рослині) і 2) сприйнятливі (шість і більше стебел вовчка на рослині).

У **Досліді 2** встановлено, що при схрещуванні нестійких ліній-стерильних аналогів та стійких ліній-відновників фертильності пилку вісім гібридних комбінацій з 11-ти досліджених продемонстрували часткове позитивне домінування стійкості до вовчка. Це збігається з висновком про домінантний тип успадкування ознаки стійкості, отриманим у **Досліді 1**, проте вимагає подальших досліджень для з'ясування відхилень рівня прояву ознаки стійкості в окремих гібридних комбінаціях. Як одну з можливих причин цього, ряд науковців пропонують гіпотезу про наявність додаткових QTL. Різне генетичне оточення генів стійкості певною мірою може вплинути на рівень прояву ознаки. Новітніми дослідженнями встановлено роль локусів кількісних ознак (QTL) у забезпеченні стійкості, ефект яких на зменшення кількості вовчка варіює від невеликого до помірного (Akhtouch et al., 2016; Baytar et al., 2021; Calderón-González et al., 2023).

Спираючись на отримані нами результати, ми припустили наявність двох домінантних генів у контролюванні стійкості соняшника до раси F вовчка. Якщо прийняти, що в першому гібридному поколінні всі рослини мають

Таблиця 4

Успадкування стійкості соняшника до вовчка в поколінні F_2

Вихідна гібридна комбінація популяції F_2	Кількість рослин у F_2			χ^2_{test} (15:1)
	стійких ¹⁾	уражених ²⁾	всього	
Х 85 Б × Х 1814 В	101	7	109	0,01 ³⁾
Х 85 Б × Х 1817 В	97	10	107	1,75 ³⁾
Х 85 Б × ХЗУ 10 В	97	11	108	2,85 ³⁾
Х 808 Б × Х 1814 В	98	6	104	0,04 ³⁾
Х 808 Б × Х 1817 В	98	9	107	0,85 ³⁾
Х 808 Б × ХЗУ 10 В	96	11	107	2,97 ³⁾

Примітки: ¹⁾ – кількість бульбочок вовчка на рослині від 0 до 4 шт.; ²⁾ – кількість бульбочок вовчка на рослині 5 шт. і більше; ³⁾ – χ^2_{test} (15:1) < $\chi^2_{05} = 3,84$

однакову стійкість (повну або помірну, до чотирьох бульбочок вовчка на одній рослині), має місце явище некумулятивної полімерії. Отже, для помірного рівня прояву ознаки достатньо одного будь-якого домінантного гену. Повна стійкість (імунність) до вовчка буде забезпечена, якщо обидва гени знаходяться в домінантному гомозиготному стані. Припускаємо, що такий стан генів притаманний лініям X 1814 B, X 1817 B, X3U 10 B. Гетерозиготи (з одним домінантним геном) продемонструють помірну стійкість. Згідно з такими результатами, селекційні програми мають бути спрямовані на поєднання батьківських компонентів з наявними домінантними генами стійкості в кожному з батьківських компонентів, що забезпечить повну стійкість (імунність) їх гібридної комбінації до вовчка. Наявність домінантних алелів генів стійкості тільки в одному батьківському компоненті забезпечить

часткове позитивне домінування стійкості в першому гібридному поколінні, з помірно стійкими рослинами. Такі гібриди будуть толерантними до вовчка і певною мірою контролювати його кількість у посівах соняшника в районах, де не зафіксовано появи рас вовчка більш вірулентних, ніж раса F.

Висновки. У першому гібридному поколінні між стійкими та нестійкими лініями соняшнику проявляється часткове позитивне домінування стійкості до вовчка. У другому гібридному поколінні проявляється розщеплення 15 стійких : 1 нестійкий. Вказані закономірності свідчать про генетичний контроль стійкості до харківської популяції вовчка двома домінантними генами. Відхилення рівня прояву ознаки стійкості в окремих гібридних комбінаціях вимагає подальших досліджень у цьому напрямі.

Бібліографічні посилання:

1. Abdalla, M.M.F., Saleh, H.A.M.A., & Khater, M.A. (2020). Detection of genetic variations in *Orobanche crenata* using inter simple sequence repeat (ISSR) markers. *Bulletin of the National Research Centre*, 44, 139. doi: 10.1186/s42269-020-00390-0.
2. Akhtouch, B., Muñoz-Ruz, J., Melero-Vara, J., Fernández-Martínez, J., & Dominguez, J. (2002). Inheritance of resistance to race F of broomrape in sunflower lines of different origins. *Plant Breeding*, 121 (3), 266–268. doi: 10.1046/j.1439-0523.2002.00701.x
3. Akhtouch, B., Del Moral, L., Leon, A., Velasco, L., Fernández-Martínez, J. M., & Pérez-Vich, B. (2016). Genetic study of recessive broomrape resistance in sunflower. *Euphytica*, 209, 419–428. doi: 10.1007/s10681-016-1652-z
4. Auriac, M. C., Griffiths, C., Robin-Soriano, A., Legendre, A., Boniface, M. C., Muñoz, S., Fournier, J., & Chabaud, M. (2024). The penetration of sunflower root tissues by the parasitic plant *Orobanche cumana* Wallr. is intracellular. *New Phytologist*, 241, 2326–2332. doi: 10.1101/2023.07.24.550254
5. Baytar, A. A., Celik, I., Doganlar, C., Frary, A., & Doganlar, S. (2021). QTL mapping of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) resistance in sunflower (*Helianthus annuus* L.) using GBS-SNPS. *Turkish J. Field Crop*, 26, 157–162. doi: 10.17557/tjfc.940409
6. Beil, G. M., & Atkins, R. E. (1965). Inheritance of quantitative characters in grain sorghum. *Iowa State Journal*, 39 (3), 345–348.
7. Burlov, V. V., & Burlov, V. V. (2010). Efektyvnist heniv or u zabezpechenni stikosti soniashnyku do novykh ras vovchka (*Orobanche cumana* Wallr.). [Efficiency of or genes in ensuring resistance of sunflower to new races of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.)]. *Selektsiia i nasinnystvo.*, 98, 28–37.
8. Calderón-González, A., Pérez-Vich, B., Pouilly, N., Boniface, M C., Louarn, J., Velasco, L., & Muñoz, S. (2023). Association mapping for broomrape resistance in sunflower. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1–20. doi: 10.3389/fpls.2022.1056231
9. Chuiko, D. V., Ponomarova, M. S., & Brahin, O. M. (2021). Ekonomichna efektyvnist vyroshchuvannia linii, hibrydiv ta sortiv soniashnyku zalezno vid rehulatora rostu roslyn [Economic efficiency of growing sunflower lines, hybrids and varieties depending on plant growth regulator]. *Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho aharnoho universytetu im. V.V. Dokuchaieva. Seriia «Ekonomichny nauky»*, 2 (1), 197–208. (in Ukrainian). doi: 10.31359/2312-3427-2021-2-1-197
10. Cvejić, S., Radanović, A., Dedić, B., Jocković, M., Jocić, S., & Miladinović, D. (2020). Genetic and genomic tools in sunflower breeding for broomrape resistance. *Genes*, 11 (2), 152, 1–17. doi: 10.3390/genes11020152
11. Dominguez, J. (1996). R-41, a sunflower restorer inbred line, carrying two genes for resistance against a highly virulent Spanish population of *Orobanche cernua*. *Plant Breeding*, 115, 203–204. doi: 10.1111/j.1439-0523.1996.tb00904.x
12. En-Nahli, Y., Hejjaoui, K., Mentag, R., Es-Safi, N. E., & Amri, M. (2023). Large field screening for resistance to broomrape (*Orobanche crenata* Forsk.) in a global lentil diversity panel (GLDP) (*Lens culinaris* Medik.). *Plants (Basel)*, 12, 2064. doi: 10.3390/plants12102064
13. Fernández-Aparicio, M., Masi, M., Cimmino, A., & Evidente, A. (2021). Effects of benzoquinones on radicles of *Orobanche* and *Phelipanche* Species. *Plants (Basel)*, 10, 746. doi: 10.3390/plants10040746
14. Genovese, C., D'Angeli, F., Attanasio, F., Caserta, G., Scarpaci, K. S., & Nicolosi, D. (2021). Phytochemical composition and biological activities of *Orobanche crenata* Forssk.: a review. *Nat. Prod. Res.*, 35, 4579–4595. doi: 10.1080/14786419.2020.1739042
15. Griffing, B. (1950). Analysis of quantitative gene-action by constant parent regression and related techniques. *Genetics*, 35(3), 303–321. doi: 10.1093/genetics/35.3.303
16. Hosni, T., Abbes, Z., Abaza, L., Medimagh, S., Salah, H. B., & Kharrat, M. (2020). Effect of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) on some agro-morphological and biochemical traits of Tunisian and some reference sunflower (*Helianthus annuus* L.) accessions. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 127, 831–841. doi:10.1007/s41348-020-00362-6
17. Imerovski, I., Dedić, B., Cvejić, S., Miladinović, D., Jocić, S., Owens, G. L., Tubić, N. K., Rieseberg, L. H. (2019). BSA-seq mapping reveals major QTL for broomrape resistance in four sunflower lines. *Mol. Breeding*, 39, 41. doi: 10.1007/s11032-019-0948-9

18. Imerovski, I., Dimitrijević, A., Miladinović, D., Dedić, B., Jocić, S., Tubić, N. K., & Cvejić, S. (2016). Mapping of a new gene for resistance to broomrape races higher than *F. Euphytica*, 209, 281–289. doi: 10.1007/s10681-015-1597-7
19. Ish-Shalom-Gordon, N., Jacobsohn, R., & Cohen, Y. (1993). Inheritance of resistance to *Orobanche cumana* in sunflower. *Phytopathology*, 83, 1250–1252.
20. Kaundun, Sh. Sh., Martin-Sanz, A., Rodriguez, M., Serbanoiu, T., Moreno, J., Mcindoe, E., & le Goupil, G. (2024). First case of evolved herbicide resistance in the holoparasite sunflower broomrape, *Orobanche cumana* Wallr. *Front. Plant Sci.*, 15, 1–10. doi: /10.3389/fpls.2024.1420009
21. Khablak, S. H., & Spychak, V. M. (2023). *Orobanche cumana* Wallr. in crops *Helianthus annuus*. *Bulletin of Sumy National Agrarian University. The Series: Agronomy and Biology*, 54, 4, 62–67. doi: 10.32782/agrobio.2023.4.9
22. Kurylych, D. V., & Makliak, K. M. (2022). Peculiarities of the sunflower breeding for resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). *Seleksiia i nasinnystvo*, 122, 19–29. doi: 10.30835/2413-7510.2022.271748.
23. Mutuku, J.M., Cui, S., Yoshida, S., & Shirasu, K. (2021). Orobancheaceae parasite–host interactions. *New Phytol.*, 230, 46–59. doi: 10.1111/nph.17083
24. Pérez-Vich, B., Akhtouch, B., Muñoz-Ruz, J., Fernández-Martínez, J. M., & Jan, C. C. (2002). Inheritance of resistance to a highly virulent race “F” of *Orobanche cumana* Wallr. in a sunflower line derived from interspecific amphiploids. *Helia*, 25, 137–144. doi: 10.2298/HEL0236137P
25. Pinkovskiy, H V., & Tanchyk, S. P. (2020). Produktivnist ta ekonomichna efektyvnist vyroshchuvannia soniashnyku zalezno vid strokiv sivby ta hustoty stoiannia roslyn u Pravoberezhnomu Stepu Ukrainy [Productivity and economic efficiency of growing sunflower depending on the sowing time and plant density in the Right-Bank Steppe of Ukraine]. *Agrobology*, 2, 115–123. (in Ukrainian). doi: 10.33245/2310-9270-2020-161-2-115-123
26. Roy, D. (2012). *Biometrical genetics: analysis of quantitative variation*. Alpha Science, 2.8.
27. Sisou, D., Tadmor, Y., Plakhine, D., Ziadna, H., Hübner, S., & Eizenberg, H. (2021). Biological and transcriptomic characterization of pre-haustorial resistance to sunflower broomrape (*Orobanche cumana* W.) in sunflowers (*Helianthus annuus*). *Plants*, 10, 1810. doi: 10.3390/plants10091810
28. Solodenko, A.Ye. (2011). Otsinka stiikosti soniashnyku de vovchka rasy C za dopomohoiu molekuliarnykh markeriv [Estimation of sunflower resistance to broomrape race C with using of molecular markers]. *Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho ahrarnoho universytetu im. V.V. Dokuchaieva. Seriiia “Biolohiia”*, 3(24), 61–66. (in Ukrainian).
29. Sukno, S., Melero-Vara, J. M., & Fernández-Martínez, J. M. (1999). Inheritance of resistance to *Orobanche cernua* Loefl. in six sunflower lines. *Crop Sci*, 39 (3), 674–678. doi: 10.2135/cropsci1999.0011183X003900020011x
30. Sydiakina, O. V., & Hamaiunova, V. V. (2023). Suchasnyi stan i perspektyvy vyrobnytstva nasinnia soniashnyku [Current state and prospects for production of sunflower seeds]. *Tavriiskyi naukovyi visnyk*, 131, 196–204. doi: 10.32782/2226-0099.2023.131.25 (in Ukrainian)
31. Velasco, L., Perez-Vich, B., Jan, C. C., & Fernandez-Martinez, J. M. (2007). Inheritance of resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) race F in a sunflower line derived from wild sunflower species. *Plant Breeding*, 126, 67–71. doi: 10.1111/j.1439-0523.2006.01278.x

Kurylych D. V., PhD student, V. Ya. Yuryev Institute of Plant Production of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, Kharkiv, Ukraine

Makliak K. M., Doctor (Agricultural Sciences), Senior Researcher, V. Ya. Yuryev Institute of Plant Production of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, Kharkiv, Ukraine

Inheritance of resistance to race F of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) by sunflower (*Helianthus annuus* L.)

Genetic protection is a key component in the control measures against the plant – parasite of sunflower, broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). Studies of the genetics of resistance of domestic breeding sunflower materials to virulent broomrape races, which are widespread in Ukraine, are not sufficiently presented in the literature; therefore, developments in this direction are of particular importance. The article presents the results of researches on the detection of the peculiarities of the inheritance of sunflower resistance to broomrape in the first and second hybrid generations from crossing lines with various levels of resistance. The study was conducted in the scientific crop rotation fields of the Yuriev Plant Production Institute of NAAS in 2021–2023 and in an experimental greenhouse of the Institute. Broomrape infestation of plants was determined visually by counting healthy nodules of the parasite on the roots of the studied plants. It was repeated three times. The damage degree is expressed as the mean number of nodules per one assessed plant.

In an experimental greenhouse, it was determined that the parental lines differed in resistance to broomrape. Lines–pollen fertility restorers, Kh 1814 V, Kh 1817 V, and KhZU 10 V were resistant to a broomrape population, whose seeds were collected in significantly damaged sunflower fields in the Kharkivska Oblast. The most virulent race in the broomrape population was defined as race F. No more than one nodule of the parasite was observed on the affected plants of these lines. For crossing broomrape-resistant lines Kh 85 V and Kh 808 V on a fertile basis, F_1 hybrid combinations had 0.11–1.13 nodules of the parasite per one tested plant, and the number of nodules on one affected plant did not exceed four nodules. Susceptible plants with 5 and more than 5 nodules were observed in all studied F_2 populations with a segregation of 15 resistant plants: 1 susceptible plant.

When the studied resistant lines – pollen fertility restorers were crossed with susceptible lines – sterile counterparts, F_1 hybrids with 0.00–1.18 parasitic nodules were obtained, and the maximum number of nodules on a plant was 4 nodules. The phenotypic dominance of resistance varied from 0.29 to 1.07.

The inheritance of resistance to race F of broomrape in F₁ from crossing resistant and susceptible parental lines was mainly partial positive dominance. The presence of two dominant genes for resistance to broomrape was proved by the 15:1 segregation pattern in F₂.

Key words: *Helianthus annuus L., Orobanche cumana Wallr., breeding, sunflower lines and hybrids, phenotypic dominance, inheritance type.*