

С.З. Гучетль, кандидат биологических наук
 Т.С. Антонова, доктор биологических наук
 Н.М. Арасланова, кандидат сельскохозяйственных наук
 Т.А. Челюстикова, аналитик
 Ю.В. Питинова, аналитик

ФНЦ «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта»
 РФ, 350038, г. Краснодар, ул. Филатова, 17
 E-mail: saida.guchetl@mail.ru

УДК: 581.169:582.952.6:633.854.78

DOI: 10.30850/vrsn/2020/6/45-49

ИДЕНТИЧНОСТЬ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К РАСЕ G ЗАРАЗИХИ У НЕКОТОРЫХ ЛИНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА*

Одним из наиболее опасных биотических факторов, снижающих урожайность подсолнечника, признано его поражение облигатным паразитом из высших растений — заразихой кумской (*Orobanche cumana* Wallr.). Во ВНИИМК на протяжении последних нескольких лет созданы инбредные линии разного происхождения, проявляющие иммунитет к расе G. Для комбинирования разных генов в одном генотипе подсолнечника необходимо определить их аллельность. Материалом исследования служили линии подсолнечника — доноры устойчивости к расе G заразихи: RG, RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2, RGM. Идентификация расовой принадлежности семян заразихи с помощью известных линий-дифференциаторов показала, что они собраны с растений расы G. Гибриды F_1 и F_2 получали принятым во ВНИИМК методом. Математическую обработку результатов расщепления проводили с использованием χ^2 -критерия соответствия фактических расщеплений теоретически ожидаемым при дигибридных скрещиваниях. Результаты исследования выявили, что, в основном, родительские линии поражались заразихой в малой степени. В результате теста на аллелизм получены семь поколений F_1 и F_2 от попарного скрещивания устойчивых линий друг с другом. Испытанные гибриды F_1 либо не поражались паразитом, либо поражались в небольшой степени, что позволило причислить растения подсолнечника к устойчивым. Для установления идентичности генов резистентности у линий RG с RGP1, RG с RGM, RG с RGL1, RG с RGB, RGP2 с RGL2, RGM с RGL1, RGB с RGL1 проанализировано потомство F_2 от этих гибридов. Проведенный тест на аллелизм генов устойчивости к расе G данных линий показал их идентичность, с возможностью некоторого искажения фенотипического проявления признака в различных комбинациях скрещиваний.

Ключевые слова: подсолнечник, заразиха, раса G, устойчивость, аллельные гены.

S.Z. Guchetl, PhD in Biological sciences
 T.S. Antonova, Grand PhD in Biological sciences
 N.M. Araslanova, PhD in Agricultural sciences
 T.A. Chelyustnikova, analitic
 Yu. V. Pitinova, analitic

FRC «V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops»
 RF, 350038, g. Krasnodar, ul. Filatova, 17
 E-mail: saida.guchetl@mail.ru

IDENTITY OF RESISTANCE GENES TO RACE G OF BROOMRAPE IN SOME LINES OF SUNFLOWER

One of the most dangerous biotic factors that reduce the sunflower productivity is its infection by an obligate parasite of higher plants — broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). Over the past few years, a number of inbred lines of various origins that are immune to race G have been developed at V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops (VNIIMK). To combine different genes in the same sunflower genotype, it is necessary to determine their allelism. The research material was the sunflower lines — donors of resistance to race G of broomrape: RG, RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2, RGM. The identification of the race of broomrape seeds by means of lines-differentiators showed that the seeds were collected from the plants of race G. Hybrids F_1 and F_2 were obtained by the VNIIMK method. The mathematical processing of the segregation results was conducted by means of χ^2 criterion of correspondence of the actual segregations to the theoretically expected ones in dihybrid crossings. The research results showed that, overall, the parent lines were affected by broomrape to a small degree. During the test for allelism, seven generations of F_1 and F_2 were obtained from pair crossing of resistant lines with each other. The tested hybrids F_1 were either not affected by the parasite, or were affected to a small degree, which allowed us to classify sunflower plants as resistant. To determine the identity of resistance genes in the lines of RG with RGP1, RG with RGM, RG with RGL1, RG with RGB, RGP2 with RGL2, RGM with RGL1, RGB with RGL1, we analyzed the F_2 progeny from these hybrids. The test for allelism of the resistance genes to race G of these lines showed their identity, with the possibility of some distortion of the phenotypic manifestation of the trait in various crossing combinations.

Key words: sunflower, broomrape, race G, resistance, allelic genes.

* Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Администрации Краснодарского края, грант № 19-44-230025 / The investigations were performed with financial support of Russian Foundation of Basic Research and Krasnodar region Administration, The Grant № 19-44-230025.

Один из наиболее опасных биотических факторов, снижающих урожайность подсолнечника – его поражение облигатным паразитом из высших растений – заразихой кумской (*Orobanche cumana* Wallr.). Экологичным подходом к борьбе с паразитом считают использование устойчивых сортов и гибридов подсолнечника. Селекция генотипов, устойчивых к заразице, основывается на доступных, эффективных и разнообразных источниках резистентности при простом способе их использования для улучшения селекционного материала. И этот процесс непрерывный, поскольку при появлении устойчивости к новой расе в популяции паразита начинает формироваться еще более агрессивная раса. У подсолнечника в отношении *O. cumana* описаны как качественно, так и количественно (QTL) наследуемые гены резистентности. [13] Устойчивость к заразице контролируется доминантными генами и зависит от расы. [15, 14] Этот тип резистентности называют вертикальной устойчивостью, она очень эффективна, так как вызывает полное подавление паразита. Такой тип устойчивости наиболее распространен в работе селекционеров из-за простоты отбора [7], но при интенсивном возделывании подсолнечника он может быть легко преодолен быстро возникающими новыми расами патогена. [8] В связи с этим, необходимо постоянно искать новые источники устойчивости и комбинировать известные гены. [10] Основная цель селекции подсолнечника на устойчивость к *O. cumana* – создание высокоурожайных генотипов подсолнечника, несущих желаемые гены (*Or*). В регионах юга России выявлены новые высоковирулентные расы паразита F, G, H. [6] Когда во многих странах появились более вирулентные биотипы заразицы, было зарегистрировано несколько новых источников устойчивости к ним, с доминантным и рецессивным наследованием. [10, 14] Во ВНИИМК на протяжении последних нескольких лет созданы инбредные линии разного происхождения, проявляющие иммунитет к расе G. [1] Устойчивость у этих линий контролируется одним геном с неполным доминированием. [3] Для комбинирования разных генов в одном генотипе подсолнечника необходимо определить их аллельность у ранее созданных линий.

Цель работы – установить идентичность генов устойчивости к расе G заразицы у линий подсолнечника RG, RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2 и RGM.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В исследованиях использовали созданные ранее линии подсолнечника – доноры устойчивости к расе G заразицы: RG, RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2, RGM. [1, 3] Семена заразицы были собраны на полях Боковского и Морозовского районов Ростовской области. Идентификация их расовой принадлежности с помощью известных линий-дифференциаторов: Record 1–3 (C), S-1358 (D), P-1380 (E), LC1093 и P96 (F) показала, что семена собраны с растений, представляющих собой расу G заразицы.

Гибриды первого поколения от попарных скрещиваний линий получали в теплице и камере искусственного климата Биотрон-5. Принудительное

самоопыление проводили принятым во ВНИИМК методом, применяя индивидуальные изоляторы из спанбонда. При гибридизации использовали ручную кастрацию. Гибриды второго поколения получали в полевых условиях, путем самоопыления гибридов F₁.

Растения тестировали в теплице на устойчивость и восприимчивость к заразице по методу ранней диагностики. [1] Инфекционный фон создавали внесением семян заразицы расы G в короба объемом 250 кг почвенно-песчаной смеси из расчета 200 мг на 1 кг смеси. Выращивали растения подсолнечника при температуре 25...27 °С и 16-часовом фотопериоде. Через 25...30 дн. после появления всходов растения выкапывали, учитывали клубеньки и побеги заразицы на их корнях. В качестве контроля использовали сорт ВНИИМК 8883, восприимчивый ко всем расам *O. cumana*. Восприимчивыми считались растения, на корнях которых было обнаружено более пяти клубеньков или сформировавшихся побегов заразицы. Математическую обработку результатов расщепления выполняли с использованием χ^2 -критерия соответствия фактических расщеплений, теоретически ожидаемых при дигибридных скрещиваниях. [2]

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Перед проведением теста на аллелизм генов устойчивости у семи линий, десять растений каждой линии были оценены на пораженность расой G заразицы.

В основном, линии поражались в малой степени. От 30 до 60 % изученных растений подсолнечника линий RGB, RGP1, RGP2, RGM и RGL1 – от 1 до 2, только у RG и RGL2 степень поражения была равна нулю. Растения подсолнечника с единичными особями заразицы на корнях можно считать резистентными. [3, 5] В предыдущих работах было показано, что устойчивость у этих линий контролируется одним геном с неполным доминированием [3, 4], что позволяет отнести в разряд устойчивых к расе G заразицы вышеперечисленные линии.

В ходе проведения теста на аллелизм генов устойчивости были получены семь гетерозиготных поколений F₁ и F₂ от попарного скрещивания устойчивых линий друг с другом: RG × RGP1, RG × RGM, RG × RGL1, RG × RGB, RGM × RGL1, RGB × RGL1, RGP2 × RGL2. На устойчивость

Таблица 1.
Степень поражения устойчивых линий подсолнечника расой G заразицы

Генотип	Количество растений, шт.			Поражено растений, %	Степень поражения, шт.
	всего	непораженных	пораженных		
RG	10	10	0	0	0
RGP1	10	7	3	30	2
RGM	13	8	5	38	2
RGL1	10	4	6	60	1
RGB	12	7	5	42	1,5
RGP2	12	8	4	33	1
RGL2	10	10	0	0	0
Контроль	56	0	56	100	47

Таблица 2.
Поражение расой G заразики растений подсолнечника гибридных комбинаций F₁ от парного скрещивания устойчивых линий

Комбинация скрещивания	Количество растений, шт.			Поражено растений, %	Степень поражения, шт.
	всего	устойчивых	пораженных		
RG × RGP1	12	12	0	0	0
RG × RGM	9	9	0	0	0
RG × RGL1	9	7	2	22	1,0
RG × RGB	15	12	3	20	1,7
RGP2 × RGL2	11	9	2	18	1,0
RGM × RGL1	7	7	0	0	0
RGB × RGL1	12	12	0	0	0
Контроль	56	0	56	100	47,0

к расе G заразики было оценено 7...15 растений каждой комбинации F₁.

Из испытанных семи комбинаций, четыре были полностью устойчивы. Наибольшая степень поражения (1,7) наблюдалась у комбинации RG × RGB – 20 % растений.

Поскольку у изучаемых линий признак устойчивости имеет доминантный характер [3, 4], наличие как двух разных доминантных генов устойчивости, так и одного показали бы в первом поколении одинаковый результат. Поэтому, для установления идентичности генов резистентности у линий RG с RGP1, RG с RGM, RG с RGL1, RG с RGB, RGP2 с RGL2, RGM с RGL1, RGB с RGL1 анализировали потомство F₂ от данных гибридов (табл. 3).

Теоретически, в потомстве F₂ при дигибридных скрещиваниях и условии, что оба гена доминантные, независимо наследуемые и не аллельные, мы ожидаем расщепление на два фенотипически различных класса в соотношении 15 устойчивых к 1 восприимчивому. [11] Для двух комбинаций скрещивания F₂ (RGM × RGL1) и F₂ (RGB × RGL1), действительно, было обнаружено два фенотипических класса. Поскольку класс восприимчивых генотипов был ма-

Таблица 3.
Анализ идентичности генов устойчивости к расе G заразики в F₂ при скрещивании устойчивых линий друг с другом

Комбинация скрещивания	Всего растений, шт.	Число растений, шт.		Ожидаемое соотношение	χ ²	df	P
		устойчивых	восприимчивых				
RGM × RGL1	117	111	6	15:1	0,69	1	0,5...0,3
RGB × RGL1	52	50	2	15:1	0,32	1	0,7...0,5
RG × RGP1	101	101	0	15:1		1	
RG × RGM	124	124	0	15:1		1	
RG × RGL1	113	113	0	15:1		1	
RG × RGB	113	113	0	15:1		1	
RGP2 × RGL2	82	82	0	15:1		1	
RGP2 × RGL2	88	88	0	15:1		1	
Контроль	10	0	10				

лочисленным – 6 растений для F₂ (RGM × RGL1) и 2 для F₂ (RGB × RGL1), при вычислении χ² для анализа их потомств вносили, так называемую, поправку Иейтса. [11] В этих комбинациях скрещивания F₂ наблюдаемое расщепление соответствовало теоретически ожидаемой модели 15:1. Величина χ² варьировала от 0,32 до 0,69, что подтверждает гипотезу о контроле устойчивости у каждой из изучаемых линий неаллельными генами с вероятностью от 0,3 до 0,7. У остальных пяти комбинаций (RG × RGP1), (RG × RGM), (RG × RGL1), (RG × RGB), (RGP2 × RGL2) в потомстве F₂ расщепления обнаружено не было. Все растения были устойчивыми. Следовательно, данные линии обладают идентичным геном устойчивости к расе G заразики. Но у линий с предположительно неаллельными генами устойчивости RGM, RGL1 и RGB в скрещиваниях с одной и той же линией RG отсутствуют расщепления в F₂. Таким образом, RGM с RGL1 и RGB с RGL1 тоже, несмотря на достоверность гипотезы о неаллельности генов устойчивости, обладают идентичным геном. Причины появления класса восприимчивых растений у этих комбинаций скрещивания может быть несколько. Например, четыре устойчивые к расе G инбредные линии HA-267, LIV-10, LIV-17 и AB-VL-8 из коллекции Institute of Field and Vegetable Crops, Novi Sad, Serbia, а также их гибриды друг с другом, показали высокую устойчивость на инфицированных участках, однако степень поражения у них была разная. [11] Авторы предположили, что линии имеют один и тот же locus устойчивости, но, возможно, с разными аллелями. Кроме того, установили, что существуют дополнительные QTL с незначительным влиянием на устойчивость к расе G заразики. У данных линий было обнаружено разное количество QTL. [11] Количественные гены, влияющие на степень поражения подсолнечника заразихой были уже известны и для генотипов, устойчивых к менее вирулентным расам заразики. В работе [9] авторы описали пять QTL к расе E и шесть QTL для устойчивости к расе F в семи разных хромосомах. По аналогии с этими исследованиями, и оперируя данными о том, что изучаемые нами линии, а также их гибриды первого поколения с разной степенью поражались заразихой, можно предположить, что искажение фенотипического проявления признака в различных комбинациях скрещиваний могло возникнуть из-за генетического окружения гена устойчивости. Не исключено также неправильное определение фенотипов растений, поскольку классы восприимчивых и устойчивых растений были разделены условно. [5] Кроме того, нельзя исключить наличие единичных, более вирулентных биотипов, чем раса G заразики среди семян паразита, используемых для создания инфекционного фона. Такие биотипы могут единично поражать линии, устойчивые к расе G.

Успешный контроль заразики требует эффективного использования генетических ресурсов. Созданные нами линии и их гибриды – ценные доноры устойчивости подсолнечника. Из-за различного ответа на поражение патогеном, при интеграции генов Or в селекционно-ценные линии следует учитывать возможность искажения фенотипического проявления признака в комбинациях скрещиваний.

Результат проведенного теста на аллелизм генов устойчивости к расе G у линий подсолнечника RG, RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2, RGM показал их идентичность, с возможностью некоторого искажения фенотипического проявления признака в различных комбинациях скрещиваний.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Антонова, Т.С. Отбор на устойчивость к расе G заразики из расщепляющихся популяций подсолнечника в искусственных условиях выращивания / Т.С. Антонова, Е.А. Стрельников, Н.М. Арасланова и др. // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2017. – № 3 (171). – С. 18–22.
2. Гостимский, С.А. Генетический анализ у растений / С.А. Гостимский, А.А. Синюшин, Г.А. Хартина. – М.: МАКС Пресс, 2015. – 68 с.
3. Гучетль, С.З. Генетический анализ устойчивости к расе G *Orobanche cumana* Wallr. BF2 и BC1 линий подсолнечника RGP1, RGP2, RGB, RGL1, RGL2 / С.З. Гучетль, Н.М. Арасланова, Т.С. Антонова, Т.А. Челюстикова // Масличные культуры – 2019. – Вып. 4 (180). – С. 23–28. DOI 10.25230/2412–608X–2019–4–180–23–28.
4. Гучетль, С. З. Наследование устойчивости линии подсолнечника RGM к расе G заразики в F1 / С.З. Гучетль, Т.С. Антонова, Н.М. Арасланова и др. // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2020. – № 82. – С. 63–67.
5. Ачимовић, М. Physiological races of *Orobanche cumana* Wallr. on sunflowers in Yugoslavia / М. Ачимовић // Proc. of the 9-th Intern. Sunflower conference. – 1980. – Vol. 1. – P. 162–165.
6. Antonova, T.S. Distribution of highly virulent races of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in the Southern Regions of the Russian Federation / T.S. Antonova, N.M. Araslanova, E.A. Strelnikov et al. // Russian Agricultural Sciences. – 2013. – V. 39 (1). – P. 46–50.
7. Boyd, L.A. Plant-pathogen interactions: Disease resistance in modern agriculture / L.A. Boyd, C. Ridout, D.M. O'Sullivan et al. // Trend Genet. – 2013. – V. 29 – P. 233–240.
8. Croll, D. What the population genetic structures of host and pathogen tell us about disease evolution / D. Croll, A. Laine // New phytologist – 2016. – V. 212, I.3 – P. 537–539. <https://doi.org/10.1111/nph.14203>.
9. Cvejić, S. Genetic and genomic tools in sunflower breeding for broomrape resistance / S. Cvejić, A. Radanović, B. Dedić, M. Jocković, S. Jocić, D. Miladinović // Genes. – 2020. – V. 11, I. 2. – P. 152. doi:10.3390/genes11020152.
10. Imerovski, I. Mapping of a new gene for resistance to broomrape races higher than F/I. Imerovski, A. Dimitrijević, D. Miladinović, B. Dedić, S. Jocić, N.K. Tubić, S. Cvejić // Euphytica – 2016. – V. 209. – P. 281–289.
11. Imerovski, I. BSA-seq mapping reveals major QTL for broomrape resistance in four sunflower lines / I. Imerovski, B. Dedić, S. Cvejić, D. Miladinović, S. Jocić, G.L. Owens, N.K. Tubić, L.H. Rieseberg // Mol. Breeding. – 2019. – 39:41. <https://doi.org/10.1007/s11032-019-0948-9>.
12. Khan, M.A. Molecular breeding of rice for improved disease resistance, a review / M.A. Khan. Australas. Plant Pathol. – 2015. – 44. – P. 273–282.
13. Perez-Vich, B. Marker-assisted and physiology-based breeding for resistance to root parasitic *Orobanchaceae* / B. Perez-Vich, L. Velasco, P.J. Rich, G. Ejeta. In Parasitic *Orobanchaceae*; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2013; pp. 369–391.
14. Velasco, L. Inheritance of resistance to sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in an interspecific cross between *Helianthus annuus* and *Helianthus debilis* subsp. *tardiflorus* / L. Velasco, B. Perez-Vich, A.A. Yassein et al. // Plant Breed. – 2012. – V. 131. – P. 220–221.
15. Vrânceanu, A.V. Virulence groups of *Orobanche cumana* Wallr. differential hosts and resistance sources and genes in sunflower / A.V. Vrânceanu, V.A. Tudor, F.M. Stoescu, N. Pirvu // In: Proc. 9th Int. Sunfl. Conf., Torremolinos. – 1980. – Spain. Int. Sunfl. Assoc., Paris. – P. 74–80.

LIST OF SOURCES

1. Antonova, T.S. Otbor na ustojchivost' k rase G zarazihi iz rasshcheplyayushchihsya populyacij podsolnechnika v iskusstvennyh usloviyah vyrashchivaniya / T.S. Antonova, E.A. Strel'nikov, N.M. Araslanova i dr. // Maslichnye kul'tury. Nauchno-tekhnicheskij byulleten' Vserossijskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta maslichnyh kul'tur. – 2017. – № 3 (171). – S. 18–22.
2. Gostimskij, S.A. Geneticheskij analiz u rastenij / S.A. Gostimskij, A.A. Sinyushin, G.A. Hartina. – M.: MAKS Press, 2015. – 68 s.
3. Guchetl', S.Z. Geneticheskij analiz ustojchivosti k rase G *Orobanche cumana* Wallr. V F2 i VS1 linij podsolnechnika RGP1, RGP2, RGV, RGL1, RGL2 / S.Z. Guchetl', N.M. Araslanova, T.S. Antonova, T.A. CHelyustnikova // Maslichnye kul'tury – 2019. – Vyp. 4 (180). – S. 23–28. DOI 10.25230/2412–608H–2019–4–180–23–28.
4. Guchetl', S. Z. Nasledovanie ustojchivosti linij podsolnechnika RGM k rase G zarazihi v F1 / S.Z. Guchetl', T.S. Antonova, N.M. Araslanova i dr. // Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2020. – № 82. – S. 63–67.
5. Ачимовић, М. Physiological races of *Orobanche cumana* Wallr. on sunflowers in Yugoslavia / М. Ачимовић // Proc. of the 9-th Intern. Sunflower conference. – 1980. – Vol. 1. – P. 162–165.
6. Antonova, T.S. Distribution of highly virulent races of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in the Southern Regions of the Russian Federation / T.S. Antonova, N.M. Araslanova, E.A. Strelnikov et al. // Russian Agricultural Sciences. – 2013. – V. 39 (1). – R. 46–50.
7. Boyd, L.A. Plant-pathogen interactions: Disease resistance in modern agriculture / L.A. Boyd, C. Ridout, D.M. O'Sullivan et al. // Trend Genet. – 2013. – V. 29 – P. 233–240.
8. Croll, D. What the population genetic structures of host and pathogen tell us about disease evolution / D. Croll, A. Laine // New phytologist – 2016. – V. 212, I.3 – P. 537–539. <https://doi.org/10.1111/nph.14203>.
9. Cvejić, S. Genetic and genomic tools in sunflower breeding for broomrape resistance / S. Cvejić, A. Radanović, B. Dedić, M. Jocković, S. Jocić, D. Miladinović // Genes. – 2020. – V. 11, I. 2. – P. 152. doi:10.3390/genes11020152.
10. Imerovski, I. Mapping of a new gene for resistance to broomrape races higher than F/I. Imerovski, A. Dimitrijević, D. Miladinović, B. Dedić, S. Jocić, N.K. Tubić, S. Cvejić // Euphytica – 2016. – V. 209. – P. 281–289.
11. Imerovski, I. BSA-seq mapping reveals major QTL for broomrape resistance in four sunflower lines / I. Imerovski, B. Dedić, S. Cvejić, D. Miladinović, S. Jocić, G.L. Owens, N.K. Tubić, L.H. Rieseberg // Mol. Breeding. – 2019. – 39:41. <https://doi.org/10.1007/s11032-019-0948-9>.
12. Khan, M.A. Molecular breeding of rice for improved disease resistance, a review / M.A. Khan. Australas. Plant Pathol. – 2015. – 44. – P. 273–282.

-
13. Perez-Vich, B. Marker-assisted and physiology-based breeding for resistance to root parasitic Orobanchaceae / B. Perez-Vich, L. Velasco, P.J. Rich, G. Ejeta. In *Parasitic Orobanchaceae*; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2013; pp. 369–391.
 14. Velasco, L. Inheritance of resistance to sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in an interspecific cross between *Helianthus annuus* and *Helianthus debilis* subsp. *tardiflorus* / L. Velasco, B. Perez-Vich, A.A. Yassein et al // *Plant Breed.* – 2012. – V. 131. – P. 220–221.
 15. Vrânceanu, A.V. Virulence groups of *Orobanche cumana* Wallr. differential hosts and resistance sources and genes in sunflower / A.V. Vrânceanu, V.A. Tudor, F.M. Stoenescu, N. Pirvu // In: *Proc. 9th Int. Sunfl. Conf., Torremolinos.* – 1980. – Spain. *Int. Sunfl. Assoc., Paris.* – P. 74–80.
-