

Національна академія аграрних наук України
Інститут олійних культур

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Левицька Христина Михайлівна

УДК 633.85.78:632.4:631.524.86

ДИСЕРТАЦІЯ

**ОСОБЛИВОСТІ ПРОЯВУ ТА УСПАДКУВАННЯ СТІЙКОСТІ СОНЯШНИКА
ДО СЕПТОРІОЗУ В УМОВАХ ПІВДЕННОГО СТЕПУ УКРАЇНИ**

201 – Агрономія

20 – Аграрні науки та продовольство

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело



Х. М. Левицька

Науковий керівник: Лях Віктор Олексійович, доктор біологічних наук, професор

Запоріжжя – 2023

АНОТАЦІЯ

Левицька Х.М. Особливості прояву та успадкування стійкості соняшника до септоріозу в умовах Південного Степу України – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 201 – Агрономія – Інститут олійних культур НААН України, Запоріжжя, 2023.

Соняшник – одна з найважливіших і прибуткових культур в усьому світі. В Україні соняшник є найбільш рентабельним серед інших олійних культур. Ґрунтово-кліматичні умови нашої країни дозволяють успішно вирощувати соняшник. Однією з важливих проблем при вирощуванні даної культури є зниження продуктивності через вплив різних чинників. Порушення сівозміни є одним з таких чинників і у багатьох регіонах країни сприяє поширенню хвороб та виснаженню родючості ґрунту.

Останнім часом широкого поширення набули листові хвороби, серед яких переважає септоріоз. Септоріоз призводить до зниження вмісту хлорофілу, руйнування хлоропластів, порушення процесів дихання, фотосинтезу та може знижувати врожайність соняшника. Важливими заходами є захист посівів соняшника від септоріозу. З цією метою необхідно проводити постійний моніторинг інфекції, досліджувати біологічні особливості збудника та генетичну природу стійкості до хвороби для створення стійких гібридів і сортів.

Метою дослідження було вивчити біологічні особливості збудника *Septoria helianthi* в умовах *in vivo* та *in vitro*, оцінити прояв септоріозу соняшника, у тому числі спільно з іншими листовими грибними хворобами, в умовах Південного Степу України та встановити закономірності успадкування стійкості до даної хвороби.

Наукова новизна одержаних результатів полягає в тому, що уперше оцінено на

стійкість до септоріозу гібриди F_1 та F_2 соняшника отримані від схрещування контрастних за ураженістю ліній в умовах штучного інфекційного фону. Встановлено, що близько 65 % загального варіювання ознаки показників ураженості септоріозом лінійних зразків соняшника обумовлено генетичною природою лінії, дещо більше 20 % – впливом середовища та близько 11 % – взаємодією «генотип×середовище». Аналіз гібридів першого покоління у більшості випадків виявив проміжне успадкування, а також позитивне і негативне наддомінування ознаки «ураженість септоріозом». Встановлено, що успадкування ступеня ураженості патогеном *S. helianthi* у гібридів першого покоління соняшника йде за типом більш стійкого до хвороби батьківського зразка. Виявлено, що популяції F_2 успадковували стійкість до септоріозу близьку до більш стійких батьківських компонентів з відповідної комбінації схрещування. Встановлено, що на рівень ураження септоріозом в сім'ях F_2 може впливати наявність або відсутність інфікування септоріозом рослини F_1 . Вперше виявлено можливість спільного розвитку септоріозу та інших листових хвороб, таких як пероноспороз, фомоз та альтернаріоз на одній рослині з різною частотою в умовах Південного Степу України. Вперше встановлено високий рівень зараженості насіння соняшника насіннєвими патогенами на фоні ураженості рослин септоріозом. Отримано нові наукові дані щодо особливостей розвитку збудника *S. helianthi* в умовах *in vitro*. Розроблено спосіб штучного інфікування соняшника збудником септоріозу в умовах фітотрону.

Розроблено «Спосіб штучного інфікування соняшника збудником септоріозу в умовах фітотрону» та отримано патент на корисну модель (Патент № 2022 01998 від 22.03.2023).

У дисертації наведено теоретичне узагальнення та практичне вирішення наукового завдання, що полягає у вивченні біологічних особливостей збудника *S. helianthi* в умовах *in vivo* та *in vitro*, оцінці прояву септоріозу у соняшника в різні періоди його вегетації, у тому числі спільно з іншими листовими грибними хворобами, в умовах Південного Степу України, встановленні закономірностей

успадкування стійкості до даної хвороби, частоти одночасного ураження септоріозом та іншими листовими грибними хворобами, виявленні насіннєвої інфекції на фоні ураження зразків септоріозом.

Встановлено, що септоріоз мав активний розвиток за умов підвищеної вологості навколишнього середовища. Перші симптоми хвороби з'являлись на сім'ядольних листках. В місцях ураження формувались пікніди з пікноспорами. Пікноспори були прямими з 3 – 5 перетинками. Їх розмір складав 65 мкм.

Встановлено, що температурний режим культивування збудника безпосередньо впливав на ріст та розвиток гриба у чистій культурі. Розроблено спосіб штучного інфікування соняшника міцелієм збудника септоріозу в умовах фітотрону, що дає можливість проводити зараження рослин за відсутності спор патогену у чистій культурі. Спосіб гарантує надійне інфікування рослин соняшника патогеном, забезпечує швидку та вірогідну оцінку інтенсивності ураження рослин хворобою з метою відбору для подальшого використання їх в селекційному процесі.

Оцінка селекційних ліній на ураженість септоріозом виявила їх контрастність. Сприйнятливою до хвороби була лінія ЗЛ58А, яка мала 97,9 % уражених рослин. Лінії НАR7 та ЛВ 38гіл2 були помірно сприйнятливими з кількістю уражених рослин – 38,2 % та 48,6 % відповідно. Лінія ЗЛ169А виявилась помірно стійкою – 21,9 % рослин з ураженням, а лінії ЗЛ70А та ЗЛ78А стійкими – 12,5 % та 12,9 % уражених рослин відповідно. Двофакторний дисперсійний аналіз показників ураженості септоріозом ліній соняшника виявив, що трохи більше 20% загального варіювання даної ознаки обумовлено впливом середовища, 65% – генетичною природою лінії та близько 11% – взаємодією «генотип×середовище».

Досліджувані лінії суттєво різнилились також за ступенем ураженості. Лінія ЗЛ58А з максимальною ураженістю мала 2,1 % листків вільних від інфекції, у 6,5 % рослин уражувались листки нижнього ярусу, 45,7 % рослин несли ураження на листках нижнього та середнього ярусів та 45,7 % мали ураження на усіх листках.

Лінія ЗЛ70А була найбільш стійкою до септоріозу та мала 87,5 % рослин з відсутнім ураженням та 12,5 % рослин з ураженням лише на нижньому ярусі листя.

Аналіз гібридів першого покоління F_1 у більшості зразків виявив проміжне успадкування, позитивне і негативне наддомінування ознаки «ураженість септоріозом». З отриманих даних випливає, що генетичний контроль ураженості септоріозом здійснюється адитивно-домінантною системою генів. Успадкування ступеня ураженості *S. helianthi* гібридами F_1 було подібним до стійких батьківських компонентів відповідної комбінації схрещування.

Аналіз в сім'ях F_2 показав, що частка інфікованих рослин була близькою до більш стійких батьківських ліній, тобто успадкування стійкості відбувалось за більш стійкою батьківською формою. Кількість рослин «уражених септоріозом» в популяції F_2 залежала від наявності або відсутності зараження рослини F_1 .

Виявлено розвиток септоріозу на рослинах соняшника окремо та у поєднанні з трьома іншими листовими грибними патогенами – *Plasmopara halstedii*, *Phoma macdonaldii* і *Alternaria alternate*. Уражених рослин пероноспорозом у поєднанні з септоріозом було близько 90 %. Спільний розвиток альтернаріозу та септоріозу склав до 30 %. Кількість рослин уражених фомозом та септоріозом одночасно склала 65,7 %. Визначено, що у зразках, які чутливі до септоріозу, кількість рослин одночасно інфікованих двома збудниками склала більше 80 %, тоді як у зразків, які є більш стійкими до септоріозу, цей показник був до 40 %.

Аналіз насіння соняшника на насіннєву інфекцію виявив наявність різноманітної мікобіоти – грибів родів *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Trichoderma*, *Penicillium* та бактеріальної інфекції. Рівень інфікування складав від 5 % до 75 % одним збудником. Виявлено, що найбільша кількість збудників та найвищий рівень зараженості насіння спостерігались на зразках, які формувались на рослинах сприйнятливих до септоріозу. Не виділено збудника *S. helianthi* з насіння соняшника. Встановлено негативний вплив альтернаріозу на схожість насіння соняшника.

Ключові слова: соняшник, лінія, гібрид, інфекційний фон, погодні умови, фітопатогенний гриб, насіннєва мікобіота, волога камера, культура *in vitro*, ріст колонії, картопляно-глюкозний агар, стійкість, ступінь домінування, генотип, успадкування.

ABSTRACT

Levytska Kh. M. Peculiarities of the manifestation and inheritance of sunflower resistance to *Septoria* leaf spot in the conditions of the Southern Steppe of Ukraine. – Qualification scientific work entitled as a manuscript.

Dissertation for the scientific degree of Doctor of Philosophy in specialty 201 “Agronomy”. – Institute of Oilseed Crops of NAAS of Ukraine, Zaporizhzhia, 2023.

Sunflower is one of the most important and profitable crops in the world. In Ukraine sunflower is the most cost-effective among other oil crops. The soil and climatic conditions of our country make it possible to successfully grow sunflowers. One of the important problems in the cultivation of this crop is a decrease in productivity due to the influence of various factors. Violation of crops rotation is one of these factors, which contributes to the spread of diseases and depletion of soil fertility in many regions of the country.

Foliar diseases have become widespread lately, among which *Septoria* leaf spot prevails. The action of *Septoria* leaf spot leads to a decrease in the content of chlorophyll, the destruction of chloroplasts, a violation of the processes of respiration, photosynthesis and can reduce the yield of sunflower.

The important methods are the protection of sunflower crops against *Septoria* leaf spot. For this purpose, it is necessary to conduct constant monitoring of the infection, to study the biological features of the pathogen and the genetic nature of resistance to the disease in order to create resistant hybrids and varieties.

The aim of the research was to study the biological features of the pathogen *Septoria helianthi* *in vivo* and *in vitro*, to assess the manifestation of sunflower *Septoria* leaf spot, inter alia jointly with other foliar fungal diseases, in the conditions of the Southern Steppe of Ukraine, and to establish patterns of the inheritance of resistance to this disease.

The scientific novelty of the obtained results is that for the first time F_1 and F_2 sunflower hybrids obtained from crossing the lines contrasting in terms of damage were assessed for *Septoria* leaf spot resistance in the conditions of an artificial infectious background. It was identified that about 65 % of the total variation in *Septoria* leaf spot damage indicators of sunflower line samples is due to the genetic nature of the line, slightly more than 20 % is due to the influence of the environment, and about 11 % is due to the “genotype×environment” interaction. The analysis of first-generation hybrids in most cases revealed intermediate inheritance, as well as positive and negative overdominance of the trait “affected by *Septoria* leaf spot”. It was found that the inheritance of the degree of damage by the pathogen *S. helianthi* in the first generation of sunflower hybrids follows the type of parental sample that is more resistant to the disease. It was discovered that the F_2 populations inherited *Septoria* leaf spot resistance close to the more resistant parental components from the appropriate crossbreeding combination. It was established that the level of *Septoria* leaf spot damage in F_2 families can be influenced by the presence or absence of *Septoria* leaf spot infection of the F_1 plant. For the first time, the possibility of joint development of *Septoria* leaf spot and other foliar diseases, such as downy mildew, black stem and *Alternaria* leaf spot on one plant with different frequency in the conditions of the Southern Steppe of Ukraine, was revealed. For the first time, a high level of sunflower seeds infestation with seed pathogens was established against the background of plant damage by *Septoria* leaf spot. New scientific data were obtained regarding the particulars of the development of the pathogen *S. helianthi* *in vitro* conditions. The method of artificially infecting sunflower with *Septoria* leaf spot pathogen in phytotron conditions has been developed.

The “Method of artificially infecting sunflower with *Septoria* leaf spot pathogen in phytotron conditions” was developed, and a patent for a utility model was received (Patent № 2022 01998 dated 22.03.2023).

The dissertation provides a theoretical generalization and a practical solution to the scientific task, which consists in studying the biological features of the causative agent *S.*

helianthi in vivo and in vitro, assessing the manifestation of *Septoria* leaf spot in sunflower in different periods of its vegetation, inter alia jointly with other foliar fungal diseases, in conditions of the Southern Steppe of Ukraine, and establishment of patterns of inheritance of resistance to this disease, the frequency of simultaneous damage by *Septoria* leaf spot and other foliar fungal diseases, the detection of seed infection against the background of *Septoria* leaf spot damage to the samples.

It was identified that *Septoria* leaf spot actively developed under conditions of high humidity of the environment. The first symptoms of the disease appeared on the cotyledons. Pycnidia with pycnidiospores were formed in the affected areas. Pycnidiospores were straight, with 3–5 membranes. Their size was 65 µm.

It was found that the temperature regime of pathogen cultivation influenced directly the growth and development of the fungus in a pure culture. A method of artificially infecting sunflower with the mycelium of *Septoria* leaf spot infectious agent under phytotron conditions has been developed, which makes it possible to infect plants in the absence of pathogen spores in a pure culture. The method ensures the reliable infection of sunflower plants with a pathogen, provides a quick and reliable assessment of the intensity of damage to plants by the disease for the purpose of selection for their further use in the breeding process.

The assessment of the breeding lines for *Septoria* leaf spot damage revealed their contrast. The ZL58A line, which had 97.9 % of affected plants, was susceptible to the disease. Lines HA-R7 and LV38 branchy 2 were moderately susceptible with the number of affected plants – 38.2 % and 48.6 %, respectively. Line ZL169A was moderately resistant – 21.9 % of affected plants, and lines ZL70A and ZL78A were resistant – 12.5 % and 12.9 % of affected plants respectively. The two-factor variance analysis of the indicators of *Septoria* leaf spot damage to sunflower lines revealed that a little more than 20 % of the total variation of this trait is due to the influence of the environment, 65 % – to the genetic nature of the line, and about 11 % – to the interaction “genotype × environment”.

The studied lines also differed significantly in the degree of damage. Line ZL58A with maximum damage had 2.1 % of unaffected leaves, 6.5 % of plants had affected lower leaves, 45.7 % had affected leaves on the lower and middle parts of the plant, and 45.7 % had lesions on all leaves. The ZL70A line was the most resistant to *Septoria* leaf spot, it had 87.5 % of unaffected plants and 12.5 % of plants with lesions only on the lower leaves.

The analysis of the first-generation F_1 hybrids in most samples revealed intermediate inheritance, positive and negative overdominance of the “*Septoria* leaf spot affected” trait. It follows from the obtained data that the genetic control of *Septoria* leaf spot damage is carried out by an additive-dominant system of genes. The inheritance of the degree of *S. helianthi* damage in the F_1 hybrids was similar to the resistant parental components of the respective crossing combination.

The analysis in F_2 families demonstrated that the proportion of infected plants was close to more resistant parental lines, i.e. the inheritance of resistance occurred along the more resistant parental form. The number of plants “affected by *Septoria* leaf spot” in the F_2 population depended on the presence or absence of damage of the F_1 plant.

The development of *Septoria* leaf spot on sunflower plants separately and in combination with three other foliar fungal pathogens – *Plasmopara halstedii*, *Phoma macdonaldii* and *Alternaria alternata* – was discovered. About 90 % of plants were affected by downy mildew in combination with *Septoria* leaf spot. The joint development of *Alternaria* leaf spot and *Septoria* leaf spot was up to 30 %. The number of plants simultaneously affected by black stem and *Septoria* leaf spot amounted to 65.7 %. It was determined that in the samples susceptible to *Septoria* leaf spot, the number of plants simultaneously infected with two pathogens was more than 80 %, while in the samples that are more resistant to *Septoria* leaf spot, this indicator was up to 40 %.

The analysis of sunflower seeds for seed infestation revealed the presence of various mycobiota – fungi of the genera *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Trichoderma*, *Penicillium*, and bacterial infection. The level of infestation was from 5 % to 75 % with one pathogen. It was found that the largest number of pathogens and the highest

level of seed infestation were observed on the samples that were formed on the plants susceptible to *Septoria* leaf spot. The pathogen *S. helianthi* was not isolated from sunflower seeds. The negative effect of *Alternaria* leaf spot on the germination of sunflower seeds was identified.

Key words: sunflower, line, hybrid, infection background, weather conditions, phytopathogenic fungus, seed mycobiota, humid chamber, *in vitro* culture, colony growth, potato-glucose agar, resistance, dominance degree, genotype, inheritance.

ПЕРЕЛІК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. **Левицкая К.М.,** Лях В.А. Устойчивость линий подсолнечника разного происхождения к септориозу и ее наследование гибридами F_1 . *Науково-технічний бюлетень інституту олійних культур НААН*. 2019. Вип. 27. С. 6–12. DOI: 10.36710/ioc-2019-27-01
2. **Левицька Х.М.,** Лях В.О. Оцінка інтенсивності ураження соняшника септоріозом методом штучного інфікування в умовах фітотрону. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур НААН*. 2021. Вип. 30. С. 15–23. DOI:10.36710/ioc-2021-30-02
3. **Левицька Х.М.,** Лях В.О. Особливості успадкування стійкості до збудника септоріозу соняшника гібридами F_1 . *Карантин і захист рослин*. 2022. 1. С. 8–12. DOI: 10.36495/2312-0614.2022.1.8-12
4. **Levitskaya K.M.,** Soroka A.I., Lyakh V.A. Evaluation of *Septoria* leaf spot (*Septoria helianthi*) alone and in combination with other foliar fungal spots on sunflower. *Helia*. 2022. 45. P. 151–165. DOI: 10.1515/helia-2022-0003
5. **Levitskaya K.M.,** Soroka A.I., Lyakh V.A. Assessment of parental lines, F_1 and F_2 sunflower hybrids to *Septoria* leaf spot infection and some inheritance patterns. *Helia*. 2023. 46. P. 61–75. DOI: 10.1515/helia-2023-0002
6. **Левицька Х.М.,** Лях В.О. Особливості успадкування стійкості до септоріозу у поколіннях F_1 та F_2 соняшнику. *Науково-технічний бюлетень інституту олійних культур НААН України*. 2023. Вип. 34. С. 24–32. DOI: 10.36710/IOC-2023-34-03

Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

7. **Левицька Х.М.,** Лях В.О. Хвороби соняшнику та методи боротьби з ними. *Актуальні проблеми та перспективи розвитку природничих, медичних та фармацевтичних наук : збірник тез VII Регіональна наук. – практ. конф. студентів, аспірантів та молодих вчених. Запоріжжя, 2018. С. 160–162.*

8. **Левицька Х.М.** Ураженість грибними хворобами зразків соняшнику різного походження в умовах Степу України. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. інтер.-конф. Запоріжжя, 2020. С. 37–38.
9. **Левицька Х.М., Лях В.О.** Отримання чистої культури збудника септоріозу соняшника *Septoria helianthi*. *Сучасні проблеми біології, екології та хімії* : збірник тез VI Міжнародна наук.–практ. конф. Запоріжжя, 2020. С. 46–47.
10. **Левицька Х.М., Сорока А.І., Лях В.О.** Отримання чистої культури збудників септоріозу та альтернативіозу соняшника. *Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві* : матеріали XIV Наук. конф. молодих вчених. Чернігів, 2020. С. 38–41.
11. **Левицька Х.М.** Оцінка селекційних ліній соняшника на стійкість до септоріозу в 2019–2020 роках. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. інтер.-конф. Запоріжжя, 2021. С. 43–44.
12. **Левицькая К.М.** Оценка интенсивности поражения линий подсолнечника септориозом в условиях фитотрона. *Наукові засади підвищення ефективності сільськогосподарського виробництва* : матеріали V Міжнародної наук. – практ. конф. присвячена – 205-річчю від дня заснування факультету. Харків, 2021. С. 137–139.
13. **Левицька Х.М.** Оцінка інтенсивності ураження септоріозом гібридів другого покоління соняшника. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. – практ. конф. Запоріжжя, 2022. С. 8–9.
14. **Левицька Х. М., Сорока А. І.** Особливості розвитку збудника *Septoria helianthi* в умовах *in vitro*. *Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві* : матеріали XV наук. конф. молодих вчених. Чернігів, 2022. С. 130–132.
15. **Левицька Х.** Виявлення насінневої інфекції у селекційної лінії соняшника, високо сприйнятливої до септоріозу. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. інтер.-конф. Запоріжжя, 2023. С. 46–47.
16. **Левицька Х.** Ураження зразків соняшника септоріозом у комбінації з іншими плямистостями. *Молода наука–2023* : збірник тез XVI Університетська

наук.-практ. конф. студентів, аспірантів, докторантів і молодих вчених. Запоріжжя, 2023. С. 245–246.

Патент

17. Сорока А. І. , Лях В. О., **Левицька Х. М.** Спосіб штучного інфікування соняшнику збудником септоріозу в умовах фітотрона. МПК А01Н 1/04 (2006.01) А01G 18/50 (2018.01) Володілець: Інститут олійних культур НААН. № 2022 01998 – заяв. 13.06.2022 опубл. 22.03.2023. Бюл. № 12: Патент на корисну модель № 152602 Україна.

ЗМІСТ

ВСТУП	17
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ	23
1.1. Сільськогосподарське значення культури	23
1.2. Ботанічна характеристика <i>Helianthus annuus</i> та особливості біології культури	24
1.3. Екологія соняшника	26
1.4. Особливості виникнення та розвитку основних хвороб на соняшнику	27
1.4.1. Бактеріальні, вірусні хвороби та вовчок соняшнику	28
1.4.2. Грибні хвороби соняшнику	29
1.5. Біологічні особливості збудника <i>Septoria helianthi</i>	34
1.5.1. Біорізноманіття <i>Septoria</i> та систематика грибів	35
1.5.2. Поширеність септоріозу у світі та Україні	36
1.5.3. Патогенний вплив збудника септоріозу на рослини соняшника та інші культури	37
1.6. Передача септоріозної інфекції з насінням	39
1.7. Генетика стійкості до септоріозу у рослин соняшника та інших культур	40
1.8. Сучасні інтегровані методи захисту соняшника від хвороб	41
1.8.1. Хімічні та біологічні засоби захисту від хвороб	41
1.8.2. Роль селекції соняшнику у захисті від хвороб	42
1.8.3. Добір, як метод захисту соняшника від хвороб	42
1.9. Захист соняшника від ураження <i>Septoria helianthi</i>	43
Висновки до розділу 1	44
РОЗДІЛ 2. УМОВИ ПРОВЕДЕННЯ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	45

2.1.	Метеорологічні та ґрунтово-кліматичні умови Південного Степу України	45
2.2.	Характеристика погодних умов за роки проведених досліджень	46
2.3.	Методика проведення досліджень	50
2.3.1.	Стаціонарний штучний інфекційний фон	51
2.3.2.	Характеристика зразків	51
2.3.3.	Польові дослідження	52
2.3.4.	Лабораторні дослідження	53
2.3.5.	Дослідження в умовах фітотрону	54
2.3.6.	Розрахунково-статистичні методи	55
РОЗДІЛ 3.	БІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЗБУДНИКА <i>SEPTORIA</i> <i>HELIANTHI</i> ТА РОЗРОБКА СПОСОБУ ШТУЧНОГО ІНФІКУВАННЯ СОНЯШНИКУ ЗБУДНИКОМ СЕПТОРІОЗУ В УМОВАХ ФІТОТРОНА	56
3.1.	Характеристика біологічних особливостей збудника <i>Septoria helianthi</i> та розвитку хвороби на рослинах соняшника	56
3.2.	Виділення збудника <i>S. helianthi</i> у чисту культуру	60
3.3.	Характеристика розвитку збудника <i>S. helianthi in vitro</i>	63
3.4.	Спосіб штучного інфікування соняшнику збудником септоріозу в умовах фітотрону	67
3.5.	Характеристика розвитку септоріозу на соняшнику за штучного інфікування в умовах фітотрону у 2020–2021 роках	69
	Висновки до розділу 3	75
РОЗДІЛ 4.	СТІЙКІСТЬ СОНЯШНИКА ДО СЕПТОРІОЗУ ТА	

	ОСОБЛИВОСТІ УСПАДКУВАННЯ ДО ХВОРОБИ ...	76
4.1.	Стійкість селекційних ліній соняшника до септоріозу у різні роки досліджень	76
4.2.	Вплив генотипу та погодних умов на інтенсивність ураження септоріозом ліній соняшника	81
4.3.	Оцінка ураження септоріозом гібридів F ₁ соняшника та особливості успадкування до хвороби	85
4.4.	Оцінка ураження септоріозом гібридів F ₂ соняшника та особливості успадкування до хвороби	91
	Висновки до розділу 4	96
РОЗДІЛ 5.	УРАЖЕННЯ СОНЯШНИКА СЕПТОРІОЗОМ В ПОЄДНАННІ З ІНШИМИ ЛИСТКОВИМИ ГРИБНИМИ ХВОРОБАМИ ТА ВИЯВЛЕННЯ НАСІННЄВОЇ ІНФЕКЦІЇ	98
5.1.	Оцінка зараження септоріозом зразків соняшника в поєднанні з фомозом, пероноспорозом і альтернаріозом	98
5.2.	Ідентифікація насіннєвих патогенів соняшнику та їх вплив на схожість насіння на тлі ураження рослин септоріозом	107
	Висновки до розділу 5	114
	ВИСНОВКИ	116
	РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ	119
	СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	120
	ДОДАТКИ	149

ВСТУП

Актуальність теми. Останніми роками вирощування соняшника в Україні збільшилось через економічну прибутковість даної культури. Соняшник є провідною культурою вирощування Південного Степу України [87]. Зі зростанням площ під соняшником збільшились поширеність та розвиток хвороб, особливо листових таких як септоріоз. Дана хвороба завдає значної шкоди посівам соняшника, а відсутність стійких генотипів рослин сприяє розвитку інфекції.

Збудником септоріозу є збудник *Septoria helianthi* Ellis & Kellerm. Септоріоз входить у реєстр основних хвороб, що уражують соняшник. Хвороба виявлена на соняшнику в багатьох країнах світу з різною інтенсивністю ураження [89, 151].

Ураження септоріозом призводить до передчасного відмирання листків рослини, руйнування хлоропластів і, як наслідок, зменшення розмірів асиміляційної поверхні, що призводить до зниження інтенсивності фотосинтезу та інтенсивності дихання. Відбувається зниження продуктивності зеленої маси, врожайності, якості та кількості насіння. Септоріоз може становити загрозу посівам соняшника в Україні за сприятливих погодних умов [57]. Через відсутність стійких генотипів соняшнику до септоріозу він набуває все більшого поширення.

З метою вирішення цієї проблеми на сьогодні залишається актуальним поглиблене вивчення біології збудника *S. helianthi*, особливостей прояву хвороби та впливу патогена на рослини соняшника в умовах Південного Степу України, дослідження генетичної природи стійкості до септоріозу, а також частоти зараження іншими грибними листовими хворобами у поєднанні з септоріозом та поширеності збудника з насінням соняшника.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Наукові дослідження за темою наукової роботи виконані особисто автором за період 2018–2020 рр. у лабораторії генетики та генетичних ресурсів Інституту олійних культур НААН у відповідності до завдання тематичного плану ПНД 24 «Формування та

ведення національного банку генетичних ресурсів рослин для стабільного забезпечення потреб народу України у продукції рослинництва» (Генофонд рослин), за період 2020–2021 рр. у лабораторії генетики та генетичних ресурсів Інституту олійних культур НААН у відповідності до завдання тематичного плану ПНД 17 «Формування та використання банку генетичних ресурсів рослин» (Генетичні ресурси сільськогосподарських культур).

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – вивчити біологічні особливості збудника *Septoria helianthi* в умовах *in vivo* та *in vitro*, оцінити прояв септоріозу соняшника, у тому числі спільно з іншими листовими грибовими хворобами, в умовах Південного Степу України та встановити закономірності успадкування стійкості до даної хвороби.

Для досягнення цієї мети вирішувались наступні завдання:

- виділити *in vivo* збудник *S. helianthi* та отримати *in vitro* чисту культуру патогена;
- вивчити вплив умов культивування *in vitro* на розвиток патогена;
- розробити спосіб штучного інфікування збудником септоріозу сіянців соняшника в умовах фітотрону;
- модифікувати шкалу оцінки ступеня ураженості рослин соняшника збудником *S. helianthi*;
- визначити рівень стійкості та ступінь ураженості ліній соняшника запорізької селекції та гібридів F_1 і F_2 в умовах Південного Степу України за різних погодних умов;
- встановити особливості успадкування ознак «ураженість септоріозом» та «ступінь ураженості»;
- дослідити частоту ураження рослин соняшника грибовими листовими хворобами у поєднанні з септоріозом;
- встановити рівень зараження насіння насіннєвою інфекцією та її локалізацію у рослин уражених септоріозом.

Об'єкт досліджень – особливості впливу збудника *S. helianthi* та реакція ліній та гібридів соняшника на ураженість септоріозом.

Предмет досліджень – прояв септоріозу у ліній і гібридів соняшника в умовах Південного Степу України та закономірності успадкування стійкості до хвороби.

Методи дослідження. В роботі застосовували методи досліджень: візуальний – для проведення фенологічних спостережень; лабораторний – для виділення та культивування збудника; вегетаційний – для розробки способу штучного інфікування в умовах фітотрону; польовий – для отримання гібридів F_1 та F_2 , оцінки дослідного матеріалу на зараженість септоріозом; фітопатологічні та мікологічні методи; гібридологічний – для визначення особливостей успадкування стійкості до хвороби; характер успадкування гібридами F_1 ураженості септоріозом визначали за ступенем домінування; статистичні методи – дисперсійний аналіз, t -критерій Стюдента та стандартна статистика з використанням програм Microsoft Excel та Statistica 6.0

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше оцінено на стійкість до септоріозу гібриди F_1 та F_2 соняшника отримані від схрещування контрастних за ураженістю ліній в умовах штучного інфекційного фону. Встановлено, що близько 65 % загального варіювання ознаки показників ураженості септоріозом лінійних зразків соняшника обумовлено генетичною природою лінії, дещо більше 20 % – впливом середовища та близько 11 % – взаємодією «генотип×середовище». Аналіз гібридів першого покоління у більшості випадків виявив проміжне успадкування, а також позитивне і негативне наддомінування ознаки «ураженість септоріозом». Встановлено, що успадкування ступеня ураженості патогеном *S. helianthi* у гібридів першого покоління соняшника йде за типом більш стійкого до хвороби батьківського зразка. Виявлено, що популяції F_2 успадковували стійкість до септоріозу близьку до більш стійких батьківських компонентів з відповідної комбінації схрещування. Встановлено, що на рівень ураження септоріозом в сім'ях

F_2 може впливати наявність або відсутність інфікування септоріозом рослини F_1 . Вперше виявлено можливість спільного розвитку септоріозу та інших листових хвороб, таких як пероноспороз, фомоз та альтернаріоз на одній рослині з різною частотою в умовах Південного Степу України. Вперше встановлено високий рівень зараженості насіння соняшника насіннєвими патогенами на фоні ураженості рослин септоріозом. Отримано нові наукові дані щодо особливостей розвитку збудника *S. helianthi* в умовах *in vitro*. Розроблено спосіб штучного інфікування соняшника збудником септоріозу в умовах фітотрону.

Набуло подальшого розвитку отримання чистої культури *S. helianthi* в лабораторних умовах; інфікування соняшника збудником септоріозу в умовах фітотрону; модифікована шкала оцінки ступеня ураженості рослин соняшника збудником *S. helianthi* в польових умовах.

Практичне значення одержаних результатів. За результатами проведених досліджень запропоновано застосування умов виділення та культивування збудника *S. helianthi* у чистій культурі. Рекомендовано використання способу штучного інфікування соняшника збудником септоріозу в умовах фітотрону. Запропоновано застосування шкали оцінки ступеня ураженості рослин соняшника збудником *S. helianthi*. Рекомендовано залучати у селекційний процес стійкі до септоріозу лінії соняшника ЗЛ70А та ЗЛ78А селекції Інституту олійних культур НААН.

Особистий внесок здобувача. Автором разом з науковим керівником розроблено план дисертаційної роботи, визначено мету і завдання дослідження, а також методи і методику їх виконання, відбір контрастних до септоріозу батьківських форм для схрещування. Аспірантом особисто проведено аналіз спеціальної літератури зі стану вивчення проблеми, виконано експериментальну частину досліджень, проведено узагальнення одержаних результатів, розроблено спосіб штучного інфікування зразків соняшника збудником *S. helianthi* в умовах фітотрону, особисто написана та оформлена дисертація. Основні наукові положення і висновки, які наведені в дисертаційній роботі, одержані автором особисто.

Апробація результатів дослідження. Матеріали результатів досліджень були представлені на VII Регіональній науково – практичній конференції студентів, аспірантів та молодих вчених «Актуальні проблеми та перспективи розвитку природничих, медичних та фармацевтичних наук» (15 грудня 2018 р., м. Запоріжжя); Міжнародній науковій інтернет-конференції «Олійні культури: сьогодення та перспективи» (14 травня 2020 р., м. Запоріжжя); VI Міжнародній науково–практичній конференції «Сучасні проблеми біології, екології та хімії» (16–17 жовтня 2020 р., м. Запоріжжя); XIV Науковій конференції молодих вчених «Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві» (27–28 жовтня 2020 р., м. Чернігів); Міжнародній науковій інтернет-конференції «Олійні культури: сьогодення та перспективи» (31 березня 2021 р., м. Запоріжжя); V Міжнародній науково-практичній конференції присвячена – 205-річчю від дня заснування факультету «Наукові засади підвищення ефективності сільськогосподарського виробництва» (25–26 листопада 2021 р., м. Харків); Міжнародній науковій інтернет-конференції «Олійні культури: сьогодення та перспективи» (15 березня 2022 р., м. Запоріжжя); XV Науковій конференції молодих вчених «Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві» (26 жовтня 2022 р., м. Чернігів); Міжнародна наукова інтернет-конференції «Олійні культури: сьогодення та перспективи» (21 березня 2023 р., м. Запоріжжя); XVI Університетській науково-практичній конференції студентів, аспірантів, докторантів і молодих вчених «Молода наука–2023» (17–22 квітня 2023 р., м. Запоріжжя).

Публікації. Основні результати досліджень за темою дисертаційної роботи опубліковано в 17 наукових працях, з яких 4 – у фахових виданнях України, 2 – у закордонному періодичному виданні, 10 – матеріали конференції, 1 – патент на корисну модель.

Обсяг і структура роботи. Дисертаційна робота складається з анотації, вступу, п’яти розділів, висновків, рекомендацій виробництву, списку використаної літератури, додатків і викладена на 180 сторінках комп’ютерного тексту. Включає 19

таблиць, 22 рисунки, 27 додатків. Список використаної літератури налічує 253 джерела, з яких 186 – латиницею.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

1.1 Сільськогосподарське значення культури

Виробництво соняшника у 72 різних країнах світу становило приблизно 23,2 млн га [215]. За виробництвом соняшника Україна є лідером на світовому ринку. А загальний світовий експорт соняшникової олії з України складає близько 57 %. Соняшник відіграє важливе значення у сільському господарстві країни та займає 70 % від усіх вирощуваних олійних культур [87, 200, 226].

Поживні складові культури містяться у шроті та макухі. Вітаміни В і мінерали, а також незамінні амінокислоти входять до складу соняшникового шроту. Макуху використовують в Південній Африці, Танзанії та інших країнах, як основний корм для худоби. Насіння соняшника використовують для приготування різноманітних страв. Було виявлено, що соняшникове насіння багате на поживні та фітохімічні речовини [87, 128].

Соняшnikова олія щедра на мінеральні елементи та вітаміни. У своєму складі соняшnikова олія має цінні для організму людини компоненти: вітаміни (А, Д, Е, К), стерини, фосфатидита та інше [11, 41]. Використання соняшnikової олії та насіння у харчуванні є корисним для здоров'я людини [216].

Середня врожайність соняшника в Україні складає приблизно 1,84 т/га. Проте врожайність сучасних гібридів складає 4,5–5 т/га [200].

Вміст олії в насінні становить понад 40 %, а в ядрі 65–67 % і 22–24 %. В олії соняшника міститься 5 % пальмітинової кислоти, 6 % стеаринової кислоти, 30 % олеїнової кислоти і 59 % лінолевої кислоти [85, 191, 201, 215].

Соняшник використовують у народній медицині, у фітотерапії, для профілактики захворювань людини. Також для приготування лікарських засобів та

як сировину у промисловості для виробництва фарб, косметики, біодизеля та мастильних матеріалів [64, 87].

Квітки соняшника виділяють багато нектара, що приваблює бджіл і тому він є добрим медоносом. З 1 га посівів у період цвітіння, бджоли можуть зібрати до 40 кг меду. У степових зонах соняшник є основним джерелом медозбору [11, 12, 24].

Лушпиння насіння є матеріалом для отримання пентодного та гексозного цукру, а також етилового спирту, кормових дріжджів та інше. Стебла соняшнику використовують для виготовлення паперу, а попіл з них – як добрива. Адже у своєму складі він містить до 36 % окису калію і практично 4 % фосфорної кислоти [11, 41].

1.2 Ботанічна характеристика *Helianthus annuus* та особливості біології культури

Соняшник культурний (*Helianthus annuus* L.) – вид трав'янистих рослин, що належать до родини Айстрових. Поліморфна, перехреснозапильна культура. Вперше був описаний в 1568 році Ніколом Монардесом іспанським торговцем і ботаніком [11].

Рід *Helianthus* включає види з дуже різноманітною морфологією та налічує 51 вид і 19 підвидів. Серед них виділяють: *H. atrorubens*, *H. occidentalis*, *H. grosseserratus*, *H. maximiliani*, *H. laetiflorus*, *H. tuberosus*, *H. annuus* та інші. Основу для ботанічної класифікації вперше запропонував С. В. Heiser. А згодом її удосконалили з використанням нових фенологічних та біосистематичних методів [76, 191, 201, 215, 216].

Гаплоїдне число хромосом *Helianthus* становить $n = 17$, диплоїдні види – ($2n = 2x = 34$), тетраплоїдні – ($2n = 4x = 68$) і гексаплоїдні – ($2n = 6x = 102$) [215]. Проте у польовій культурі використовується тільки 2 види: диплоїдний – соняшник бульбоносний багаторічний та диплоїдний – соняшник культурний однорічний [11].

Соняшниковий зачаток складається з зародкової осі та двох сім'ядолей. Зав'язь нижня, одногніздова з одним оберненим сім'язачатком, який розташований на короткій сім'яніжці на нижньому кінці плодолистика. Плід соняшнику це сім'янка вкрита лушпинням. Лушпиння має три основні шари клітин: епідерміс, гіподермальна паренхіма та склеренхіма. В одному кошику можуть бути закладені максимально від 3000 до 3500 квіток. Сім'янки бувають білі, сірі, смугасті або чорні. [6, 12, 13, 62].

Складовими кореневої системи культури є стрижневий головний корінь, придаткові корені та їх розгалуження. Присутні і стеблові гіпокотильні корені [11, 12, 41]. Соняшник має трав'янисте, кругле або нерідко ребристе стебло. Стебло шорстке, адже його поверхню вкривають шпичакуваті волоски [11, 41, 62].

Листя соняшника культурного просте, черешкове, на стеблі розміщено за спіраллю, густо опушене. Нижні листки 1–3 пари, а інші – почергові. Кількість листків на рослині зазвичай розвивається від 15 до 36 шт., може бути більше [12, 41, 50]. Сім'ядоліні листки в середньому життєздатні 18–20 днів, а з утворенням 8–14 справжніх листків відмирають [50].

Форми та розміри листків соняшника різноманітні. Зазвичай нижні листки – овальні, видовжено-овальні, середнього ярусу – серцеподібні, округлі, верхні – довгасті або списоподібні, вкриті шорсткими волосками. Листкова пластинка із загостреною верхівкою та має зубчасті края. Через неї проходять три жилки, лише середня жилка є прохідною [12].

Кошик соняшнику має різні форми: опуклі, вогнуті, плоскі чи випуклі. Має вигляд дископодібного квітколожа з генеративними органами [12, 62]. Діаметр кошика коливається від 10 до 25 см, у сортів соняшника до 40 см [41]. Складається з зелених видозмінених листків, які формують три ряди: зовнішній, середній, внутрішній [12]. У кошику містяться квітки двох типів: крайові – язичкові та внутрішні – трубчаті, які заповнюють всю його поверхню. Крайові квітки мають довжину 4–7 см, зазвичай безплідні, а трубчасті – двостатеві. Чашечка створена

двома прозорими чашолистиками. Віночок звужується до низу, переходить у роздуття, в якому містяться нектарники. Тичинок п'ять, які зрослі з пиляками у вигляді трубки. Приймочка дволопатева, маточки утворені двома плодолистками [12, 62]. Плід соняшника це сім'янка з шкірястим оплоднем (лузгою). Процес запліднення відбувається за допомогою вітру та комах, тобто перехресний. Вегетаційний період культури варіює від 70 до 140 днів [41].

1.3 Екологія соняшника

Соняшник був одомашнений в східно-центральної частині США корінними американськими народами. Центром його походження вважається Північна Америка. Розвиток культурного соняшника в Україні почався на початку 20 ст., а згодом площа його вирощування почала збільшуватись. Основними регіонами вирощування соняшника в Україні є Харківська, Запорізька, Херсонська, Дніпропетровська, Кіровоградська, а також Одеська та Миколаївська області [18, 55].

Сприятливими зонами для вирощування соняшнику є зона степу, інколи лісостепу. Кращими ґрунтами для соняшника є чорноземи з достатньою вологістю та теплом [200]. *H. annuus* L. – стійкий до низьких і високих температур. Сприятлива температура для його росту та розвитку складає 22–28 °C [41].

Поєднання високих температур та нестача вологи може різко знизити врожайність і вміст олії [180]. Довгий світловий день та підвищена інтенсивність світлового потоку є важливим фактором для росту соняшнику [186]. При недостатньому освітленні виникає послаблення росту та зменшення врожайності культури [41].

До посухи соняшник витривалий завдяки добре розвиненій кореневій системі. Пошкоджені корені соняшника можуть відростати за умов достатньої зволоженості ґрунту. Коефіцієнт транспірації – 450–570 [41, 229]. Проте Velі Pekcan та ін. зазначали, що посуха може знижувати врожайність насіння соняшника [196].

Потреба соняшника у мінеральних речовинах досить висока, особливо у фосфорі, калію та азоті [200]. Додаткове внесення добрив сприяє підвищенню врожайності соняшника. Сприятливі умови розвитку кожної рослини соняшника, також створює густота стояння. Ширина ряду коливається в межах від 90 до 100 см, а довжина від 1,5 до 2,1 м [22, 128].

Соняшник відносять до рослин з помірною солестійкістю. А додаткове зрошення підтримує інтенсивне наростання вегетативної маси та забезпечує високу продуктивність рослин, тургор листків та активний рух протоків. Сольовий стрес може бути значним обмеженням у селекції соняшнику [44, 170].

1.4 Особливості виникнення та розвитку основних хвороб на соняшнику

Відомо, що соняшник уражується великою кількістю хвороб. Соняшникові хвороби поділяються на грибні, бактеріальні, вірусні, квіткової та неінфекційної етіології. Хвороби на соняшнику були зафіксовані у багатьох країнах, серед них, Болгарія, Румунія, Угорщина. Досить сильно соняшник потерпає від фітопатогенів у Португалії та Італії [56, 72, 77, 182, 251]. У США основними хворобами є пероноспороз, іржа, гнилі кошика та стебла, вертицильозне в'янення, фомопсис, зустрічаються вугільна та суха, гнилі, а також хвороби листя такі як, септоріоз, альтернаріоз, фомоз [214].

Розвитку хвороб на рослинах, сприяють насамперед кліматичні умови, порушення сівозмін у виробництві культури і технології вирощування соняшника [6, 21, 43, 72, 172, 186]. Основний вплив інфекції виявляється на господарсько-цінні складові, ріст та розвиток соняшника. У середньому через патогенів втрачається від 20 до 50 % врожаю [47, 50, 186, 218].

1.4.1 Бактеріальні, вірусні хвороби та вовчок соняшнику

Відомо, що соняшник уражується бактеріальними та вірусними хворобами, а також квітковим паразитом вовчком. Бактеріальні хвороби соняшника, які виникають внаслідок ураження рослин різними видами бактерій. Дані хвороби досить шкодочинні та викликають різні аномалії розвитку рослин соняшника [12].

На соняшнику розвивається близько 10 хвороб вірусної етіології. Вперше зазначено про вірусні хвороби в Аргентині. Вони набули широкого поширення в Азії, Україні, Африці, Індії, Китаї та США [142, 221].

Бактерії *Pseudomonas syringae* і *P. syringae helianthi* викликають бактеріальну плямистість листя. Патоген викликає побуріння, хлороз, некроз та дефоліацію листка. Бактерії практично ідентичні між собою і мають відмінності тільки за геном, який продукує токсин. Бактеріальну гниль викликають бактерії *Pectobacterium carotovorum*. Хвороба набула поширення в усьому світі. Соняшник також уражує комплекс патогенів *Phytoplasma*. Дані патогени викликають хлороз листя, що охоплює лист повністю чи тільки окрему ділянку. Бактерії викликають розвиток вторинних відростків, проліферацію та різні аномалії кошика [146].

Найбільших збитків серед вірусних хвороб, завдає хлоротична плямистість листя. Збудником є вірус табачної мозаїки *Nicotiana virus* [1]. Втрати врожаю коливаються від 58 % до 87 % [164]. Відмічено, що мозаїчні хвороби призводять до некрозу листків, рослини відстають у рості, а також знижують масу тисячі насінин та можуть викликати дегенерацію кошиків. Це призводить до повного безпліддя рослин. Вірус мозаїки соняшника передається механічним шляхом [50, 133, 194, 221].

Квітковий паразит соняшника вовчок – *Orobanche cumanana*. Повідомлялося, що хвороба була виявлена в Іспанії, Франції, Китаї та у деяких частинах Африки. Патоген позбавлений хлорофіла, коренів та зелених листків, розвивається на соняшникових коренях. Відомі вірулентні раси патогена А–Е, які контролюються

незалежними генами. Паразитична рослина вовчок живиться за рахунок рослини соняшника. Проростання насіння паразита стимулюють корені соняшника [72, 117, 126, 133, 192]. Вовчок викликає пригнічення росту та розвитку соняшнику, значне зниження врожаю та маси 1000 насінин соняшника [72, 76]. Дослідження в умовах теплиці показали, що вовчок негативно впливав на концентрацію мінеральних речовин в листках [77].

1.4.2 Грибні хвороби соняшнику

До основних хвороб викликаних патогенними грибами відносяться іржа, несправжня борошниста роса, вертицильозне в'янення, вугільна гниль, ризопус, фомопсис, склеротиніоз, фітофтороз і листові хвороби, зокрема септоріоз, фомоз та альтернаріоз. Широкого поширення набули саме листові хвороби, які розвиваються на сім'ядольних листках починаючи з фази сходів. Фітопатогенні гриби інфікуючи рослини соняшника знижують його врожайність, вміст олії, можуть виділяти токсини і призводити до загибелі рослини [44, 56, 120, 140, 146, 186, 202].

Несправжню борошністу росу викликає гриб *Plasmopara helianthi*. За даними Zazzerini A. збудника виявили на соняшнику в Італії. Гриб є obligatним паразитом та розвивається тільки на живій рослині. На сьогодні хвороба поширена у багатьох країнах світу [112, 207, 224, 251].

Виділяють шість стадій прояву хвороби на рослинах соняшника. Кожна стадія характеризується певними симптоми. Перша стадія проявляється появою на сходах соняшника білого борошнистого нальоту. Формування дрібних кошиків з недорозвиненим та миршавим насінням характерно для другої стадії хвороби. Плями на листках з'являються на третій стадії розвитку хвороби. Вони бувають різної форми, частіше кутасті, хлоротичні. На нижньому боці листка з'являється білий, пізніше сірувато-білий повстяний наліт. Четверта стадія хвороби вважається прихованою, адже збудник локалізується у коренях і проникає в стебло. Пізніми

стадіями прояву є п'ята та шоста. Вони характеризуються відсутністю зовнішніх ознак ураження на материнських рослинах, проте передача збудника відбувається з насінням [61, 145, 186].

Стійкість соняшнику до хвороби забезпечують окремі домінантні гени Pl. Їх знайдено для всіх відомих рас збудника у різних країнах світу – Болгарії, Румунії, Франції, Канаді, Аргентині та інших країнах [47, 57, 112, 131, 140, 227, 243]. Раси патогена позначаються на основі генів стійкості [206].

Іржу на соняшнику викликає збудник – *Puccinia helianthi*. Хвороба розповсюджена в усьому світі [47]. Від даної хвороби досить сильно потерпає соняшник у Перу, Чілі, Уругваї, Індії, Аргентині, США, Канаді, Китаї та Турції. Було виявлено 4 вірулентні раси іржи. На Україні цей патоген менш шкодочинний, адже були виведені стійкі до хвороби генотипи [47, 175, 210].

Симптоми іржі з'являються на сім'ядольних листках прогресуючи до верхівки. Мають вигляд утворень від блідо-помаранчевого до чорного кольору. Розподіляються по всій поверхні рослини. Патоген виробляє два типи спор – теліоспори та уредоспори. Поширення уредоспор відбуваєть з зараженими залишками рослинних решток. Шкодоочинність хвороби виявляється у зниженню врожаю та погіршенню якості насіння [140, 163].

Альтернаріоз викликає збудник *Alternaria helianthi*. Патоген широко розповсюджений в усьому світі, у таких країнах як Індія, Болгарія, Румунія, Аргентина, Бразилія, США, Австралія, Пакистан. Ураження альтернаріозом посівів соняшника спостерігалось на півдні України [144, 172, 217].

На соняшнику паразитує 2 види цього збудника: *A. helianthi* та *A. alternate*. Деякі вчені вважають, що збудники *A. solani* та *A. tomatophila* викликають альтернаріоз на соняшнику [252]. Збудник *A. helianthi* призводить до передчасного старіння та швидкої дефоліації листка. Втрати врожаю через дану хворобу, коливаються від 27 до 80 %, при повному зараженні насіння до 91 %. Уражене

патогеном насіння показує низьку схожість і високу швидкість загнивання сходів [140, 155, 186].

Симптоми хвороби виявляються у вигляді плям різної форми та величини від темного до чорно-бурого кольору на стеблах та черешках [93, 186, 194]. Поширення спор збудників відбувається з насінням чи з рослинними рештками [155]. Yan N., Addrah M. та ін. виявляли патогенів *A. helianthi* та *A. Alternata* на насінні соняшнику. Схожі результати описують M. Santha Lakshmi Prasad та ін., які також виявляли збудника *A. helianthi* на насінні соняшника [198, 250].

За деякими даними помірну стійкість до альтернаріозу мають деякі види дикорослого соняшнику. K. J. Madhavi, M. Sujatha зазначають, що стійкість до даного збудника може бути пов'язана зі змінами в оксидазі або швидкістю її синтезу та з високим вмістом загального цукру у дикорослих видів. Uma K. Murthy та ін. описували стійкість до збудника у мутантних ліній соняшнику [159, 163, 174, 187, 225]. Повідомлялося лише про часткову стійкість соняшника до альтернаріозу, яку може забезпечити гаметофітний відбір [203].

Збудник *Verticillium dahliae* викликає вертицильозне в'янення соняшника [150]. Зазвичай заражені патогеном рослини гинуть до повного дозрівання насіння. Хвороба призводить до зниження продуктивності, зменшує висоту та вміст олії. Збудник викликає в'янення через ураження судинної системи рослин [99, 101, 143, 186, 250]. Високий відсоток рослин соняшнику уражених хворобою виявляли у Аргентині [123]. Джерелом хвороби є мікросклероції. Основний шлях передачі збудника є насіння [101, 250, 253].

Дослідниками було ідентифіковано домінантний ген у *H. annuus*, що забезпечував стійкість до хвороби та визначається геном V_1 [101].

Склеротиніоз викликають два збудника – *Sclerotinia sclerotiorum* та *S. minor*. Збудник *S. sclerotiorum* є поширеним патогеном соняшника у багатьох країнах світу – Канаді, США в тому числі і в Україні [20, 34, 50, 240]. Це фітопатогенний спорофіт, адже містить накопичення великої кількості амінного азоту [154].

Хвороба має три форм прояву – ураження кошиків, ураження кореневої системи, ураження стебла. Характерною особливістю хвороби є наявність білого нальоту всередині стебла і кошика [19, 26, 47, 61, 114, 154]. Патоген *S. sclerotiorum* швидко вбиває інфіковані рослини на стадії проростків. При ураженні кошика, патоген впливає на врожайність, зменшує вміст олії. Через підвищену концентрацію вільних жирних кислот при ураженні насіння, якість олії знижується [163].

Джерелом інфекції є склероції, що знаходяться на поверхні ґрунту та аскоспори [47, 61, 114]. Стійкість соняшнику носить горизонтальний характер і контролюється кількома генами [163].

Карантинним захворюванням є фомопсис, який поширений у Венгрії, Франції, Румунії, США. Важливою ознакою у діагностиці хвороби є наявність специфічного спороношення збудника. При ураженні кошика гриб інфікує насіння [7, 47, 127, 144, 149, 163, 228]. В Україні хворобу виявляли у Закарпатській та Херсонській областях.

Фомопсис соняшника викликає збудник – *Phomopsis helianthi* [47, 59]. Хвороба характеризується утворенням великих уражень на стеблах рослин соняшнику. У подальшому це призводить до вилягання та загибелі рослин. Хвороба завдає значної шкоди посівам соняшника в південних і східних регіонах Європи, Австралії і США [181, 245]. Втрати врожаю соняшника через хворобу у Північній Дакоті та Міннесоті досягали – 40 % [181]. Thompson S. M. та ін. виявляли три нові види патогенна на соняшнику [233]. Сиводєд Є. В. та інші зазначали, що хвороба знаходиться у прихованій формі тривалий період і перші симптоми можуть виявлятися при проростанні насіння. Патоген зимує в заражених рослинних залишках, а розповсюджується аскоспорами [59, 99].

Збудник *Botrytis cinerea* викликає сіру гниль на соняшнику. Збудник є поліфагом, некротичного типу живлення. Патоген уражує соняшник на всіх стадіях розвитку і проникає у насіннєві оболонки та ядра сім'янок, чим спричиняє значні втрати врожаю [7, 41, 47].

Вугільну або попелясту гниль, викликає збудник *S. bataticola*. Дана хвороба досить поширена у багатьох зонах вирощування соняшнику. Призводить до зниження олійності насіння та продуктивності рослини. Заражені хворобою рослини соняшника передчасно гинуть [41, 47, 62, 202]. Джерелом інфекції є мікросклероції на рослинних рештках, які зберігаються у ґрунті або нижній частині стебел [47, 159].

Суха гниль кошиків викликана грибом *Rhizopus stolonifera*. Поширена у таких країнах, як Канада, Австралія, Індія, США і Туніс [169]. Було виявлено, що три види грибів з роду *Rhizopus oryzae*, *Rh. stolonifer.*, *Rh. microspores* викликають суху гниль кошиків соняшнику у різних країнах світу. Уражуються тільки кошики, насіння формується недорозвиненим та злипається [26, 41, 47, 51, 148].

Фомоз соняшника викликає *Phoma macdonaldii*. Хвороба досить поширена у багатьох країнах. В Австралії є карантинним захворюванням, а в Аргентині хвороба мала поширеність до 100 %. Також її розвиток відмічали у Південній та Північній Америці [144, 153, 206].

Проявляється хвороба у вигляді плям, що охоплюють майже весь листок. Інфекція переходить на черешок, а далі на стебло. Збудник поширюється аскоспорами [20, 119, 149, 162]. Вченими зазначено, що фомоз призводив до втрат врожаю від 10 до 60 %, зменшував вміст, олії спричиняв зниження врожайності до 1,3 т/га. Патоген може інфікувати насіння [184, 206, 228]. У літературі зазначалось, що у толерантної лінії соняшнику збудник локалізувався лише в тканинах кореня. Krsmanović та інші виявили гени, які кодують синтез білків, оксидаз та інших ферментів, що пов'язано з захисним ефектом від фомозу [71, 159].

Збудник *Albugo tragopogonis* викликає білу іржу на соняшнику. Хвороба поширена у Аргентині, США, Австралії та інших країн. Виявляли дану хворобу у Квінсленді та Уельсі [78, 107, 239, 242]. Симптоми хвороби мають вигляд випуклих хлоротичних пустул на листках. Патоген викликає дефоліації листка, пошкодження стебла, зниження врожаю та може поширюватись насінням [78, 107, 141].

Фітопатогенні гриби роду *Fusarium*, що паразитують на соняшнику є одними з найбільш шкодочинними. Поширеність хвороби спостерігалась у багатьох країнах, в тому числі і України. Siddique Mirza, Yasmin Ahmed повідомляли про хворобу у Пакистані [137, 217]. Патоген виділяє мікотоксини та призводить до трахеомікозної гнилі коренів, в'янення стебел, загального пригнічення, передчасного старіння, погіршення якості зерна, зниженню схожості і врожайності [136, 166]. Патогенний міцелій чи хламідоспори містяться у ґрунті та на рослинних рештках. Збудник може передаватися з насінням [146, 166].

Церкоспороз викликає недосконалий гриб *Cercospora pachypus*. Призводить до передчасного відмирання листків, недорозвинутості сім'янок у кошиках та зниження продуктивності рослин [53, 62, 64].

Гриб *Phylloticta helianthi* є збудником філостиктоза. Виявляється у повному засиханні листків, а на ураженій тканині формуються пікніди гриба. Поширюється патоген пікноспорами.

Збудник *Ascochyta helianthi* спричиняє хворобу аскохітоз. У наслідок дії патогена, листки соняшнику втрачають тургор, скручуються та зав'ядають. Поширюється патоген спорами, що виходять з пікнід [50].

Хворобу ембелізія, викликає – *Embellisia helianthi*. Ембелізія проявляється на листках, стеблах і кошиках у вигляді дрібних плям. За сприятливих умов для патогена, відбувається засихання і відмирання листків, кошиків і стебел. Через хворобу зменшується продуктивність рослин. Гриб поширюється конідіями [1].

1.5 Біологічні особливості збудника *Septoria helianthi*

Септоріоз на соняшнику, в останні тридцять років зайняв міцне у списку економічно важливих хвороб. Henry, Gilbert першими виявили септоріоз на рослинах соняшника [186]. Поширення септоріозу пов'язане з відсутністю стійких до хвороби генотипів [89, 151].

Збудником хвороби є *S. helianthi* Ellis & Kellerm [177]. Для розвитку хвороби оптимальна температура складає від 22 до 25 °C. Умови навколишнього середовища можуть впливати на патогенність збудника та його розвиток на рослинах [116]. Джерелом інфекції є пікніди, які зберігаються на бур'янах, рослинних рештках чи в неглибоких шарах ґрунту. Поширенню інфекції сприяють бризки дощу та помірні температури повітря [57, 73].

Проявляється хвороба спочатку на сім'ядольному листі у вигляді коричневих, гладеньких плям вдавнених в тканину з внутрішньої сторони листка та опуклих із зовнішньої. Їх розмір складає до 0,5 см. Плями на справжніх листках округлі, невеликі або неправильного форми, починаються з верхнього краю листкової пластинки. Вони мають темно-коричневий колір, можуть бути з сірим відтінком чи світлою окантовкою. Через деякий час плями зливаються, листя засихає. В дощову погоду уражена тканина листка розривається і листя стає дірчастим [73, 99, 135, 147, 179, 186]. Після фази цвітіння соняшника симптоми септоріозу можуть розвиватися інтенсивніше. Симптоми можуть значно відрізнятись у різних умовах навколишнього середовища одного сезону [241].

В місцях ураження на листку формуються пікніди, в яких наявні пікноспори. Пікноспори безбарвні, гіалінові, ниткоподібні з 2–5 поперечними перетинками. Їх розмір приблизно складає 37,5 до 70 мкм. Зараження рослин відбувається пікноспорами, які виходять через центральні утвори пікнід на ураженому листі [50, 61, 62, 213].

1.5.1 Біорізноманіття *Septoria* та систематика грибів

Рід *Septoria* вважається одним з найбільших серед фітопатогенних грибів. Він включає близько 3000 найменувань видових і внутрішньовидових таксонів. Різноманітність окремих видів коливаються від 1000 до 2000. Ці фітопатогенні гриби викликають хвороби, що проявляються хворобами листків та плодів багатьох

сільськогосподарських культур [219]. Серед сільськогосподарських культур найбільше сприйнятливими є томати, фісташки, меліса лікарська, овес, соя, селера, соняшник, пшениця. Ураження даних культур відбувається спеціалізованими збудниками септоріозу, тобто більшість видів *Septoria* були патогенними лише для певної рослини-господаря [44, 68, 138, 219, 241, 246].

За сучасною класифікацією рід *Septoria* належить до сімейства *Mycosphaerellaceae*, відділ *Ascomycota*. Види *Septoria* та *Asteraceae* між собою тісно пов'язані та мають спільну еволюційну історію. Філогенетичні дослідження показують, що 14 видів *Septoria* патогенні для *Asteraceae*: *S. atropurpurea*, *S. astericola*, *S. calendulae*, *S. erigerontis*, *S. gerberae*, *S. helianthi*, *S. helianticola*, *S. lactucae*, *S. leucantemi*, *S. obesa*, *S. schnabliana*, *S. senecionis*, *S. socia* та *S. taraxaci* [132, 178].

Відомостей, про фізіологічну спеціалізацію збудників септоріозу соняшника досить мало. Дослідниками зазначено, що надійна ідентифікація для багатьох видів *Septoria* досить складна [241].

Вченими зазначено, що були виділені пікніди відмінні за морфологічною формою від пікнід *S. helianthi*. Патогена було ідентифіковано, як *S. heliantina* [197]. Даного збудника виділяли і в інших країнах світу [204]. В Австрії у 2018 році, виділяли збудників *S. helianthina* та *Cercospora helianthicola*. Також у Сербії відмічали зараження рослин збудником *S. helianthina* [244]. Зазначалось, що *S. helianthi* і *S. helianthina* можуть розвиватись на соняшнику, проте основним патогеном вважається *S. helianthi* [99].

1.5.2 Поширеність септоріоза у світі та Україні

Септоріоз поширений у всьому світі, а особливо в Африці, Північній і Південній Америці, Азії, Австралії. Дану хворобу виявляли в США, Індії та Пакистані. Також відомо, що септоріоз спричиняв недобір врожаю в Китаї та Тайланді [104, 113, 138, 165, 171, 179]. Найбільш шкодочинним, септоріоз

вважається у Бразилії [161, 189]. В Австрії *S. helianthi* може загрожувати посівам соняшника [244]. В Пакистані поширення хвороби складало 30 – 60 % [57].

Щодо України, у 2017 році відмічалась поширеність хвороби до 100 %. Так розвиток септоріозу у двох областях складав від 34 % до 40 % [57]. У деяких регіонах вирощування соняшника спостерігався незначний розвиток хвороби [1]. В Київській області у 2019–2020 році поширення септоріозу за умов зрошення дослідних ділянок, сягало від 65 % до 80,6 % [57]. Септоріоз був виявлений у Волинській області, де 36 % площ складав соняшник та Львівській на окремих посівних площах. Ураження рослин становило 7 %, а розвитку хвороби склав 4,8 %. Найбільше поширення септоріозу (50–67 %) було зафіксовано у Маневицькому, Ковельському та Турійському районах. В Чернігівській, Харківській, Чернівецькій, Тернопільській, Черкаській, Дніпропетровській, Київській та Херсонській областях септоріозом було уражено 6–31 % рослин. В Запорізькій області кількість уражених рослин склала 23–50 %, проте ступінь ураження був незначним [10].

1.5.3 Патогенний вплив збудника септоріозу на рослини соняшника та інші культури

Дослідниками зазначено, що загальні втрати врожаю від септоріозу оцінюються у 9 млн т в усьому світі [116]. Шкодочинність септоріозу проявляється у пригніченні рослин, передчасному засиханню листків та зниженню зростання. Хвороба призводить до перебудови всього окислювально-відновного апарату рослини, зниження вміст хлорофілу та посилення інтенсивності транспірації. Руйнування хлоропласту, через септоріоз, призводить до зменшення розміру асиміляційної поверхні, що спричиняє зниження інтенсивності фотосинтезу та інтенсивності дихання [90, 172].

Вчені стверджують, що в Україні за сприятливих погодних умов септоріоз може становити загрозу й призводити до значних втрат врожаю соняшника [57]. Втрати

врожаю через хворобу можуть досягати 30–40 %. При сильному ураженні знижується вміст олії у насінні [13, 50, 61].

В Бразилії дослідниками зазначено, що значний ступінь зараження септоріозною інфекцією призводить до передчасного дозрівання соняшника та зниження врожайності [161, 172, 189].

Збудник *S. tritici* уражував деякі види диких трав [219]. Серед хвороб томатів, септоріоз вважається одним з найбільш шкодочинним. Адже патоген призводить до дефоліації і значних втрат врожаю [116, 139, 161, 193].

Значної шкоди септоріоз завдавав і рослинам селери, що зазначено Shaw D. E. [212]. Вплив септоріозу на мелісу лікарську, призводив до серйозних втрат врожаю [157]. Відомо що, на рослинах сої зниження врожаю через септоріоз варіювалось від 10 до 34 % [94].

Хвороба впливала на врожайність сортів лохини і чорниці кущової, викликаючи передчасну дефоліацію та зниження фотосинтезу рослин [205]. Повідомлялось, що у Південній Америці септоріоз є серйозною загрозою картоплі, дана хвороба спричиняла значні втрати врожаю. У фісташкових садах були зафіксовані три види збудників септоріозної плямистості, які завдавали значної шкоди рослинам [75].

У Східній Канаді септоріоз є серйозною хвороба вівса. Хвороба призводить до ослаблення та переламування стебла. Втрати врожаю складали від 20 до 50 % [111]. Відомо, про втрати врожаю пшениці, що складали від 31 до 53 % [2, 125]. Інфекція може негативно впливати на формування зерна пшениці [82, 86]. Відмічається, що патогенність збудників, які можуть уражувати інші види рослин незначна у порівнянні з патогенністю на рослинах-господаря [219].

1.6 Передача септоріозної інфекції з насінням

Якість продовольчих культур досить сильно залежить від здорового насіння. Для розуміння епідеміології хвороб рослин саме насіння є важливою складовою дослідження. Поширення з насінням дає патогенам особливу епідеміологічну перевагу, розповсюджуватись на великі відстані [122, 176].

Вплив грибкових патогенів на насіння, призводить до його загнивання, зміну кольору, некрозу, зменшення або знищення здатності до проростання [88, 136]. Також знижується вміст холестерину, білків, вуглеводів та йоду [186]. На насінні соняшника у польових умовах можуть розвиватись фузаріоз, склеротиніоз, ризопус, вертицильозне в'янення, несправжня борошниста роса та листові хвороби, зокрема альтернаріоз [102, 111, 252].

Asim Mohamed виявляв на насінні соняшнику *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *Penicillium sp.*, *A. zinniae*, *Phoma sp.*, *Curvularia sp.*, *Rhizopus sp.*, *Cladosporium oxysporum*, *Drecheslera sp.*, *Macrophomina phaseolina* [83]. Схожі результати описують Abdullah, Al-Mosawi і Mandela Elorm Addrah та ін. [70, 74].

Щодо передачі насінням соняшника збудника *S. helianthi* інформація досить суперечлива. За даними Xie-Jing L., Bao-Nan L., патоген не поширюється з насінням соняшнику [249]. Однак, D. Gindrat, P. Frei допускають таку можливість, через наявність даних про поширення септоріозу з насінням інших культур [135]. Sutruedee Prathuangwong та інші вважають, що насіння соняшника заражене септоріозом було основним джерелом інокуляту [199]. Проведені дослідниками тести по виділенню збудника з насіння показали, що передача патогену таким шляхом малоімовірна [212]. Duane R. Berglund припускав, що збудник може поширюватись з насінням [99].

За даними літературних джерел відомо, що збудники септоріозу на інших культурах переносяться з насінням. Так, R. B. Maude описував зараження септоріозом насіння селери [183]. На насінні пшениці виділяли *S. tritici*, *S. nodorum*,

S. avenae та *Stagonospora nodorum* [118, 220]. Через зараження *S. nodorum* насіння в Ефіопії, повідомляли про зниження його всхожості та врожайності рослин [103]. В Джорджії та США зазначали про інфікування збудником до 80 % насіння [115]. Збудник *S. nodorum* досить часто присутній на насінні злакових з максимальним рівнем зараження – 61 та 54 % відповідно [122]. З насінням петрушки відмічали передачу збудника *S. petroselini* [234]. Деякі данні свідчать про відсутність впливу септоріоза на схожість насіння [134].

1.7 Генетика стійкості до септоріозу у рослин соняшника та інших культур

Генетика стійкості до септоріозу у рослин соняшника на сьогодні практично невідома. Для пошуку генів стійкості до септоріозу використовують дикі види соняшника, адже дикі види *Helianthus* можуть бути джерелом стійкості. Про це зазначав у своїх дослідженнях С. Block [104]. Серед інбредних ліній соняшника, Carson M. описував незначні данні про варіації стійкості до септоріозу [108].

Відомостей про стійкість інших видів рослин до збудника септоріоза значно більше. На зразках пшениці було виявлено ряд основних генів стійкості та їх локалізацію у хромосомах та деякі нові гени стійкості [2, 52, 124, 208, 231]. У селекційної лінії TE 9111 португальської пшениці були виявлені гени стійкості [109]. Деякі сучасні сорти ярої пшениці не мають повного імунітету, а лише резистентність. Ген стійкості пшениці до септоріозу може бути зчепленим з геном, який впливає на висоту рослини, зазначають деякі дослідники [124].

При вивченні сортів меліси виявляли різний рівень стійкості до септоріозу у дослідних зразках [158]. Н. Toubia-Rahme, В. J. Steffenson спостерігали в межах одного зразка відмінності за стійкістю в умовах поля та теплиць [236]. Виявлено високостійкий та стійкі зразки серед диких видів томатів [209].

Існують деякі дані пов'язані з резистентністю ячменю до *S. passerinii*, отримані у результаті відбору чи скринінгу дорослих рослин у польових умовах [195]. За дослідженнями А. L. Hooker визначено, що стійкість до септоріозу у вівса, успадковується кількісно та залежить від навколишнього середовища. За результатами даних досліджень, рослини другого та третього покоління розподілялись за сприйнятливістю відповідною до середньої сприйнятливості батьківських форм [151].

1.8 Сучасні інтегровані методи захисту соняшника від хвороб

В Україні було впроваджено програми по захисту від хвороб сільськогосподарських культур. Проведення комплексу організаційно-господарських, фізичних, біологічних, хімічних, селекційних і агротехнічних заходів є важливими складовими у захисті рослин від патогенів. До агротехнічних методів входять системи основної і до посівної обробки ґрунту, боротьба з бур'янистими рослинами, забезпечення просторової ізоляції, дотримання сівозміни, оптимальні строки норми висіву насіння, строки і способи збирання врожаю, умови його зберігання, обробка насіння [13, 50, 54, 152, 230].

1.8.1 Хімічні та біологічні засоби захисту від хвороб

Використання фунгіцидів є основним методом у боротьбі з хворобами [13, 251]. У фазу 3–4 листків посіви соняшнику профілактично оприскують фунгіцидами. Одним з найважливіших заходів є обробка насіння [232]. При появі перших бур'янів застосовують пестициди [48, 55]. Проте застосування пестицидів не тільки призводить до забруднення навколишнього середовища, а і не вирішує проблему збереження врожаю [65]. Серед біологічних методів відомо, що використовують гриби-гіперпаразити та комах, таких як муха фітомоза [66].

1.8.2 Роль селекції соняшника у захисті від хвороб

Постійна заміна сортів і гібридів, які втратили стійкість через зміну вірулентності патогена обумовлює селекцію на імунітет. Знання імунологічних особливостей батьківських компонентів та закономірностей успадкування стійкості, дає можливість створення стійких сортів та гібридів [4, 50, 80]. Завдяки різноманітним генетичним ресурсам, науковці створюють стійкий до хвороб вихідний матеріал. Створення стійких до патогенів самозапиляних гібридів та ліній здійснюється з дотримання типових схем селекції. На кожному етапі проводиться оцінка дослідного матеріалу на штучних та природних інфекційних фонах [8].

Основою для отримання нових інбридних ліній або донорських джерел стійкості є генетичні складові соняшнику [225]. Селекціонери з усіх країн світу досліджують джерела стійкості у родів *Helianthus L* [23, 91].

У рослин відомо два види стійкості до хвороб: неспецифічна (горизонтальна) і специфічна (вертикальна). При специфічній стійкості відносини між господарем і патогеном формуються відповідно до гіпотези Флора «ген на ген», згідно цього сприйнятливість – рецесивна, а стійкість домінантна. Надати рослині повної стійкості до хвороби може навіть один ген [25].

У боротьбі з хворобами основною задачею є підвищення імунітету у культурного соняшника. Віддалена гібридизація є основною складовою у створенні нових генотипів з цінними ознаками та зі стійкістю рослин до хвороб [6, 9, 17, 51].

1.8.3 Добір, як метод захисту соняшника від хвороб

Важливою складовою селекції на отримання покращених генотипів рослин є добір. Застосовують масовий добір у перехреснозапиляних і самозапиляних культур для підтримки існуючих сортів і створення нових [9]. У своїх дослідках з гібридами F_1

Бабич В. О. та інші, зазначали ефективність системи добору з господарсько цінними ознаками лінійних батьківських форм [3].

Широко поширеною є гібридизація для вирощування самозапильних видів. Це поєднання бажаних генів і отримання чистих нащадків, які перевершують батьківські типи за багатьма параметрами [79]. У перехреснозапильних культурах, важливо дотримуватись мінімальної кількості популяції, щоб запобігти депресії інбридингу [173].

Оцінювання у нащадків відібраних рослин є індивідуальним відбором. Індивідуальний відбір включає відбір кращих рослин та їх роздільний обмолот. Цим добром виділяють рослини за кількісними ознаками і домінантними генотипами [9]. Добір усуває організми з негативними і сприяє організмам з позитивними ознаками у популяції самозапильних культур. Від кількості генів залежить визначення ознаки або її властивостей [58].

1.9 Захист соняшника від ураження *Septoria helianthi*

На даний час для захисту соняшника від септоріозу основним є застосування фунгіцидів та хімічних препаратів [13, 116, 177]. Дослідження показали позитивну динаміку у збереженні врожаю при застосування фунгіциду проти септоріозу на шести сортах твердої пшениці. Встановлено, що використання обробки насіння гарячою водою є ефективним проти септоріозу [96, 98, 152, 234, 235]. Дослідження на інших культурах показали ефективність обробки насіння проти септоріозу [208].

Застосування агротехнічних методів є важливою складовою для захисту рослин від септоріозу. Дані методи включають, використання корисних антагоністів, вчасну культивацію, дотримання правил сівозміни, видалення бур'янів [13, 116].

У захисту рослинного організму від патогенів важливою умовою є здатність сприймати сигнали специфічні для інфекції та ферменти, які приймають участь у підтримці внутрішньоклітинного гомеостазу та адаптації до стресорів. Пріоритетним

для захисту рослин є використання генетичної стійкості, до того ж це є безпечним для навколишнього середовища. Виведення стійких сортів та детальне вивчення фізіологічних процесів на біохімічному рівні, оцінка адаптації рослин до впливу фактори, які призводять до окислювального стресу є заходами боротьби зі збудником [42].

Існують данні з успішним використання мікроорганізмів для захисту від ураження деякими видами *Septoria* [44, 100]. Baqer R. S., Fayyadh M. A. зазначали, що застосування обприскування суспензією водного екстракту кориці та хни сприяло зниженню ураження септоріозом на рослинах селери [95].

Висновки до розділу 1:

1. Отже, з аналізу літературних джерел видно, що соняшник є економічно вигідною культурою для України. Проте порушення умов вирощування соняшника призводить до розвитку та поширення хвороб. Хвороби негативно впливають на ріст та розвиток рослин, порушують процеси фотосинтезу, знижують врожайність та вміст олії в насінні соняшника.

2. Останнім часом широкого поширення набули листові хвороби, серед яких домінує септоріоз, альтернаріоз, фомоз та інші. Септоріоз є шкодочинною хворобою, яка інтенсивно розвивається в умовах підвищеної вологості та може призводити до значних втрат врожаю рослин соняшника. Незважаючи на існуючі хімічні заходи боротьби з септоріозом, пріоритетним залишається створення стійких генотипів. Проте на сьогодні стійкі до септоріозу зразки соняшника відсутні.

3. З метою запобігання подальшого поширення та розвитку септоріозу на соняшнику необхідно вивчити біологію даного патогену, дослідити особливості прояву хвороби та закономірності успадкування стійкості соняшника.

РОЗДІЛ 2

УМОВИ ПРОВЕДЕННЯ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Стійкість культурних рослин до хвороб залежить від різних абіотичних факторів. Особливості стійкості соняшника до септоріозу необхідно досліджувати у зв'язку з умовами зовнішнього середовища.

2.1 Метеорологічні та ґрунтово-кліматичні умови Південного Степу України

Полеві дослідження проводилися з 2019 по 2021 рр. на стаціонарному штучному інфекційному фоні Інституту олійних культур НААН України, який розміщується на території Запорізького району Запорізької області і відноситься до зони Південного Степу України.

Ґрунтові умови. У північно-західній частині Запорізької області розташований Інститут олійних культур НААН. Практично вся територія землекористування представляє собою хвилясту рівнину, порізану ярами та балками і складену зі схилів.

Основним типом водного режиму ґрунтів при глибокому (більше 10 м) заляганні ґрунтових вод є непромивний. Вилужена зона ґрунтів зменшується до півдня і Південного сходу і в найбільш посушливій частині Степу, вздовж берегів Сивашу і Чорного моря– вимита на глибину 1–1,5 м, що обумовлює поширення тут солонцевих каштанових ґрунтів.

Ґрунти на території Інституту олійних культур НААН відносяться до типових, звичайних, малогумусних чорноземів. В осінньо-зимово-ранньовесняний період, формуються основні запаси ґрунтової вологи у даних чорноземах. Рівень вологості, який накопичується за цей час залежить від атмосферних опадів і стану ґрунту перед зимою.

Невелика кількість гумусу у шарі 0–20 см відповідає 4,4–5,5 %, на глибині 30–40 см – 3,5 %, а на глибині 50 см – 2,0–2,5 %. Забезпеченість азотом в орному шарі ґрунту (0–30 см), що легко гідролізується – 8,7–9,1 мг на 100 г ґрунту. 24,5–26,0 мг/кг складає кількість нітратного азоту, що накопичується за 7 діб штучного парування (компостування). Вміст обмінного калію – 15,2–17,1 мг на 100 г ґрунту, рухомого фосфору – 10,5–11,2 мг на 100 г ґрунту. Незначних змін зазнає вміст фосфору на протязі літа. Ґрунти є слабо забезпечені азотом. Реакція ґрунтового розчину – нейтральна, рН водної витяжки коливається у межах 6,5–7,0.

Характеристика клімату. Випадання атмосферних опадів в Запорізькій області характеризується нерівномірністю, як за кількістю, так і за періодами вегетації.

Клімат Південного Степу України помірно-теплий з недостатнім зволоженням. Найхолоднішим місяцем є січень, а найбільш високі температури були відмічені у липні. Сніговий покрив часто нестійкий і тримається з другої декади грудня до другої декади лютого. Товщина снігового покриву за зиму складає приблизно 14 см.

Посушливість клімату, в окремі роки проявляється частіше літом і восени. Вона обумовлюється недостатньою кількістю опадів і нерівномірним розподілом їх протягом року, особливо у період вегетації рослин.

До початку польових робіт запаси продуктивної вологи у метровому шарі ґрунту у середньому складають 139 мм. Прогрівання ґрунту на глибині 10 см до 10 °С відмічається у середині квітня [49, 67].

2.2 Характеристика погодних умов за роки проведених досліджень

Погодні умови досить сильно впливають на розвиток септоріозної інфекції на рослинах соняшника. За період досліджень погодні умови мали відмінності, як за показниками температури так і за опадами.

Мінімальна температура ґрунту для посіву соняшника на глибині 5 см становить + 6–8 °С. Поростання насіння починається за температури 5–13 °С [16].

Характеристика показників погоди складена згідно даних Запорізької метеорологічної станції, а також спостережень метеопоста Інституту олійних культур НААН. Погодні умови у 2019–2021 роках відрізнялись від багаторічних показників (табл. 2.1, табл. 2.2).

Так, у 2019 році квітень був найтеплішим в порівнянні з іншими роками. Середня місячна температура у квітні становила 13,0 °С, що на 4,5 °С вище за середньобагаторічну. Кількість опадів у квітні склала 35,0 мм, і не відрізнялась від багаторічних показників – 35,0 мм.

У травні середньомісячна температура – 20,2 °С була вища за середньобагаторічну на 4,0 °С. За цей період випало 47,6 мм опадів, що майже не відрізнялось від середньобагаторічних показників – 40,0 °С.

Показник середньомісячної температури червня становив 25,2 °С. у першій декаді – 25,2 °С, у другій – 26,4 °С та у третій декаді – 24,3 °С, що на 5,8 °С вище від середньо багаторічного показника. У цей час випало 26,0 мм опадів, що на 36 мм менше від середньобагаторічного показника – 62 мм. Видно, що червень був досить посушливим.

В першій декаді липня температура склала 22,7 °С, у другій – 21,1 °С, у третій – 23,7 °С. За місяць сума опадів становила 46,1 мм, а багаторічна – 58,0 мм.

У серпні середньомісячна температура була 22,6 °С, що практично не відрізняється від багаторічного показника – 21,2 °С. В цей період випало 75,0 мм опадів, що на 24 мм більше від середньобагаторічного показника.

Таблиця 2.1

Температура повітря за вегетаційний період соняшника у роки
проведення досліджень, ° С (2019–2021 рр.)

Рік	Декада	Місяць				
		Квітень	Травень	Червень	Липень	Серпень
2019	I	11,6	17,6	25,2	22,7	20,0
	II	10,7	21,2	26,4	21,1	23,6
	III	16,9	21,9	24,2	23,7	24,0
	Середнє	13,0	20,2	25,2	22,5	22,6
2020	I	8,7	16,3	22,3	27,3	25,4
	II	10,0	16,1	25,3	23,8	23,1
	III	12,0	15,0	25,1	25,5	24,3
	Середнє	10,2	15,8	24,3	25,5	24,3
2021	I	7,8	14,6	17,2	24,7	26,8
	II	9,8	17,5	22,1	27,2	25,0
	III	10,5	20,2	26,6	24,8	24,4
	Середнє	9,4	17,4	22,0	25,6	25,4
Середньобагаторічні показники		8,5	16,0	19,4	22,6	21,2

У 2020 році температурні показники були дещо знижені у квітні та травні. Так середньомісячна температура у квітні була 10,2 °С, а в травні 15,8 °С. В першій декаді квітня температура була 8,7 °С, а в травні 16,3 °С. В другій та третій декадах у квітні – 10,0 і 12,0 °С, а у травні – 16,1 і 15,0 °С відповідно. Сума опадів у цей період склала 3,0 мм та 73,0 мм, що на 32,0 мм та 33,0 мм менше ніж багаторічні показники.

У червні та липні середньомісячна температура була 24,3 та 25,5 °С. Температура повітря у червні не мала суттєвих відмінностей за середньомісячним показником погоди. Проте у липні даний показник був на 4,9 °С більше від багаторічних показників. Сума опадів склала у червні 73,9 мм, у липні 27,6 мм. Червень виявився вологим, а липень досить посушливим так як, в даному випадку опадів було менше на 30,4 мм від середньо багаторічних показників.

Середньомісячна температура у серпні склала 24,3 °С, що на 3,1 °С більше порівняно з багаторічними показниками. Сума опадів у даному випадку склала 24,0 мм, що є меншим більше ніж у 2 рази за багаторічні показники. Тобто серпень був досить посушливим, але теплим.

Таблиця 2.2

Кількість опадів за вегетаційний період соняшника у роки
проведення досліджень, мм (2019–2021 рр.)

Рік	Декада	Місяць				
		Квітень	Травень	Червень	Липень	Серпень
2019	I	0,0	19,7	26,0	25,1	75,0
	II	35,0	2,6	0,0	1,0	0,0
	III	0,0	25,3	0,0	20,0	0,0
	Сума	35,0	47,6	26,0	46,1	75,0
2020	I	0,0	10,	16,4	0,0	3,0
	II	0,0	7,0	55,5	20,0	0,0
	III	3,0	56,0	2,0	7,6	21,0
	Сума	3,0	73,0	73,9	27,6	24,0
2021	I	13,5	17,8	87,5	2,0	16,0
	II	30,0	14,0	38,5	45,0	23,0
	III	6,0	8,0	51,0	5,0	0,0
	Сума	49,5	39,8	177,0	52,0	39,0
Середньобагаторічні показники		35,0	40,0	62,0	58,0	51,0

Температура у 2021 році була близькою до середньобагаторічних показників, проте рік виявився рясним на опади.

У першій декаді квітня температура складала 7,8 °С, у другій та третій 9,8 і 10,5 °С. Сума опадів – 49,5 мм, що на 14,5 мм більше за багаторічні дані. У травні температура була 17,4 °С, а сума опадів 39,8 мм. Показники даного місяця майже відповідають багаторічним показникам.

Червень виявився найвологішим серед усіх місяців протягом дослідних роки. Температура у цей період склала 22,0 °С, у першу декаду показник температури був 17,2 °С, у другій та третій – 22,1 і 26,6 °С. Опадів в цьому місяці випала рекордна кількість – 177 мм, що на 115 мм більше за середньобогаторічні показники.

Липень та серпень були досить теплими, температура у ці місяці склала 25,6 та 25,4 °С. Температура була вищею у цей період на 3,0 та 4,2 °С від середньобогаторічних показників. Сума опадів у липні склала 52,0 мм, а у серпні 39,0 мм. У серпні опадів випало на 12,0 мм менше від середньобогаторічних показників.

Аналізуючи погодні умови видно, що вони істотно відрізнялись у продовж експериментальних років, однак інколи були наближеними до середньо богаторічних показників, як за надходженням тепла у період вегетації так і за рівнем зволоження. Серед трьох дослідних років найбільше опадів було у 2021 році.

2.3 Методика проведення досліджень

Польові дослідження проводилися на стаціонарному штучному інфекційному фоні Інституту олійних культур НААН України. Методи дослідження: візуальний – для проведення фенологічних спостережень; лабораторний – для виділення та культивування збудника; вегетаційний – для розробки способу штучного інфікування в умовах фітотрону; польовий – для отримання гібридів F_1 та F_2 , оцінки дослідного матеріалу на зараженість септоріозом; фітопатологічні та мікологічні методи; гібридологічний – для визначення особливостей успадкування стійкості до хвороби; характер успадкування гібридами F_1 ураженості септоріозом визначали за ступенем домінування; статистичні методи – дисперсійний аналіз, t-критерій Стюдента та стандартна статистика.

2.3.1 Стаціонарний штучний інфекційний фон

Стаціонарний інфекційний фон був закладений у польовій сівозміні в 2005 році для оцінки селекційного матеріалу олійних культур (соняшнику, сої) до комплексу основних хвороб, включаючи септоріоз. Кожен рік він збагачується інфікованими рослинними рештками, зібраними в різних регіонах України, які вносяться примусово на всю ділянку поля [26]. Видовий склад збудника *S. helianthi* на даний час на території України не визначався.

2.3.2 Характеристика зразків

Для проведення оцінки ураженості соняшника септоріозом та визначення особливостей успадкування стійкості до хвороби були залучені самозапильні лінії соняшнику ЗЛ22А, ЗЛ58А, ЗЛ70А, ЗЛ78А, ЗЛ169А, ЛВ38 гіл2 (селекції Інституту олійних культур НААН) та лінія НAR7 (походженням з США). Данні лінії мають відмінності за показником стійкості до хвороб у польових умовах.

ЗЛ22А. Тривалість вегетаційного періоду – 102 діб. Висота рослини – 150 см. Діаметр кошика – 12 см. Кількість листків на рослині – 23,1 – 24,6 шт. Насіння чорне, сіре, смугасте на краях і між ними, маса 1000 насінин – 45,0 г. Вміст олії в насінні – 49,97 %. Врожайність – 1,304 т/га.

ЗЛ58А. Тривалість вегетаційного періоду – 116 діб. Висота рослини – 170 см. Діаметр кошика – 13 см. Кількість листків на рослині – 17–20 шт. Насіння чорне з сірими смугами, маса 1000 насінин – 29,3 г. Вміст олії в насінні – 54,53 %. Врожайність – 1,174 т/га.

ЗЛ70А. Тривалість вегетаційного періоду – 92 діб. Висота рослини – 140 см. Діаметр кошика – 10 см. Кількість листків на рослині – 24,6 – 26 шт. Насіння чорне з сірими смугами, маса 1000 насінин – 36,6 г. Вміст олії в насінні – 47,23 %. Врожайність – 0,712 т/га.

ЗЛ78А. Тривалість вегетаційного періоду – 91 діб. Висота рослини –150 см. Діаметр кошика – 11 см. Кількість листків на рослині – 25–26 шт. Насіння чорне з плямистістю, маса 1000 насінин – 28,0 г. Вміст олії в насінні – 44,33 %. Врожайність – 1,003 т/га.

ЗЛ169А. Тривалість вегетаційного періоду – 88 діб. Висота рослини – 121 см. Діаметр кошика – 10 см. Кількість листків на рослині – 21,0–23,3 шт. Насіння чорне, маса 1000 насінин –24,9 г. Вміст олії в насінні – 44,61 %. Врожайність –0,710 т/га.

НАR7. Тривалість вегетаційного періоду – 91 діб. Висота рослини – 114 см. Діаметр кошика – 14 см. Кількість листків на рослині – 18–22 шт. Насіння чорне з сірими смугами, маса 1000 насінин – 44 г. Вміст олії в насінні – 41,13 %. Врожайність – 0,850 т/га.

ЛВ38 гіл2. Тривалість вегетаційного періоду – 110 діб. Висота рослини – 142 см. Діаметр кошика – 10 см. Кількість листків на рослині – 24,6–26 шт. Насіння чорне, маса 1000 насінин – 36,4 г. Вміст олії в насінні – 34,49 %. Врожайність – 0,800 т/га.

2.3.3 Польові дослідження

Посів, спостереження, облік дослідних соняшнику проводили у відповідності до методик польових досліджень [50]. Весняний обробіток ґрунту полягав в ранньому боронуванні і двох культиваціях з метою очищення від бур'янів посівів соняшника. Останній передпосівний обробіток проводився на глибину заробки насіння 7–8 см. Поле маркували в 2-х напрямках шестирядковим начіпним маркером. Ширина міжряддя – 70 см. Пестициди та гербіциди не застосовувались. Повторність була двох – трьох – чотирьох кратна. Розмір облікової ділянки складав у 2019 р. – 200,9 м², 2020 р. – 651,7 м² та 2021р. – 965,3 м².

Посів проводився ручними саджалками на глибину 5–7 см за визначеною маркером відстанню у міжряддях та лунками – 70 х 70 та 70 х 35 см з нормою висіву

на одне гніздо 2 насінини. Уздовж кожної смуги ділянок залишали доріжку шириною 2,1 м. Догляд за посівами включав ручні прополювання та дворазове рихлення. Закладка і проведення польових дослідів здійснювалась згідно загальноприйнятих методів [63].

На протязі вегетаційного періоду соняшника проводили фенологічні спостереження, за якими визначали ураженість зразків септоріозом. На дослідних ділянках врожай збирали вручну. Насіння F_1 та F_2 гібридних комбінацій отримували під індивідуальними ізоляторами.

Ступінь ураженості рослини (ступінь прояву хвороби) визначали у фазі початку цвітіння. Оцінку ступеня ураженості рослини проводили візуальним оглядом усіх листків за модифікованою шкалою (додаток А), до якої входила градація за ступенем ураження. У якості базової шкали використовували «Шкала оцінок стійкості пшениці до збудника септоріозу (*S. tritici*)», яка включає в себе градацію за ступенем ураження рослин, шкалу за Е. Е. Saari, І. М. Prescott [2].

2.3.4 Лабораторні дослідження

Ідентифікацію збудника септоріозу *S. helianthi* на уражених рослинах соняшнику проводили в лабораторних умовах Інституту олійних культур НААН.

Для виділення збудника септоріозу, використовували уражені хворобою частини рослин, а саме уражене септоріозом листя соняшнику. Яке було зібрано на стаціонарному штучному інфекційному фоні Інституту олійних культур. Виділення збудника в чисту культуру проводили за стерильних умов з дотриманням загальноприйнятих методик [5, 125]. Для культивування збудника *S. helianthi* використовували картопляно-глюкозне агаризоване середовище з додаванням антибіотика. Мікологічні дослідження проводили в ламінарі за стерильних умов. Підготовку поживного середовища виконували за стандартними методиками з деякими модифікаціями [5, 14].

Ідентифікацію збудника септоріоз *S. helianthi* здійснювали за допомогою мікроскопа за морфологічною характеристикою спор і культурально-морфологічними особливостями міцелію, згідно літературних джерел [72].

2.3.5 Дослідження в умовах фітотрону

Для достовірності лабораторних досліджень та визначення життєздатності та патогенності збудника септоріозу в чистій культурі, проводили штучне інфікування рослин в умовах фітотрону.

Приготування інокулюму для зараження проводилося за загально прийнятими у фітопатології та мікології методами [5, 125], доповнюючи їх авторськими. Оцінку ступеня ураження рослин проводили за модифікованою шкалою (табл. 2.3).

Таблиця 2.3

Шкала оцінки ураження сіянців соняшнику за інтенсивністю розвитку хвороби в умовах фітотрону

Бал	Ступінь ураження	Характеристика ураження
0	ураження відсутнє	всі листки рослини не уражені
1	незначне	ураження присутнє на сім'ядольних листках
2	слабке	ураження сім'ядольних листків та 1 пари справжніх листків
3	середнє	ураження сім'ядольних листків та 1–2 пари справжніх листків
4	сильне	ураження всіх листків рослини

У якості базової шкали використовували «Шкалу обліку ураження соняшнику фомопсисом за інтенсивністю розвитку хвороби в лабораторних умовах» [55].

2.3.6 Розрахунково-статистичні методи

Статистичними характеристиками кількісної зміни за досліджуваних параметрів були стандартне квадратичне відхилення (s), середня арифметична ($\bar{x}$), дисперсія (s^2), та похибка середньої арифметичної ($s_{\bar{x}}$). Частоту прояву хвороби та рівень ураження вираховували як відношення числа уражених рослин у кожному генотипі до загальної їх кількості та визначали похибку відсотка.

Ступінь розвитку хвороби визначали за формулою:

(2.1)

$$R = \frac{\sum(a \cdot b)}{N \cdot K} \cdot 100$$

де R – розвиток хвороби, %; $\sum(a \cdot b)$ – сума добутків кількості хворих рослин на відповідний бал ураження; N – всього облікових рослин (здорових і хворих), шт.; K – найвищий бал шкали [46].

Ступінь домінування ураженості септоріозом у першому поколінні гібридів визначали за формулою:

(2.2)

$$hp = \frac{F_1 - MP}{P - MP}$$

де F_1 – середня арифметична ознаки для гібридів першого покоління; MP – середня арифметична ознак двох батьківських форм; P – середня арифметична батьківської форми з більшим рівнем ознаки [97].

Згідно з величиною hp визначали характер успадкування, приймаючи до уваги, що: $hp = 0$ – відсутність домінування; $hp > +1,0$ – позитивне наддомінування (гетерозис); $+0,5 < hp \leq +1,0$ – позитивне домінування; $-0,5 \leq hp \leq +0,5$ – проміжне успадкування; $-1,0 \leq hp < -0,5$ – негативне домінування; $hp < -1,0$ – негативне наддомінування (депресія).

Статистична обробка даних та розрахунки проводилися з використанням програм Microsoft Excel та Statistica 6.0 [15, 60].

РОЗДІЛ 3

БІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЗБУДНИКА *SEPTORIA HELIANTHI* ТА РОЗРОБКА СПОСОБУ ШТУЧНОГО ІНФІКУВАННЯ СОНЯШНИКУ ЗБУДНИКОМ СЕПТОРІОЗУ В УМОВАХ ФІТОТРОНА

3.1 Характеристика біологічних особливостей збудника *Septoria helianthi* та розвитку хвороби на рослинах соняшника

Збудником септоріозу соняшника є гриб *S. helianthi* Ellis & Kellerm. Види грибів, які викликають септоріоз широко розповсюджені в усьому світі [116].

Вченими зазначається, що септоріоз розвивається на сім'ядольних листках соняшника у вигляді коричневих плям занурених в тканину листка. У дорослих рослин плями на листках округлі або неправильної форми, темно-коричневі, по краях зі світлою окантовкою. Для *S. helianthi* характерною особливістю є випадіння некротизованої тканини листка в дощову погоду [186].

У літературі описано, що хвороба розвивається за оптимальної температури 22–25 °С. Поширенню пікноспор сприяють дощі або дощові краплі у поєднанні з помірними температурами повітря. Вчені зазначають, що септоріоз може загрожувати посівам соняшника в Україні за наявності сприятливих для патогена погодних умов [197].

Було відмічено, що початок розвитку інфекції відбувався на сходах рослин і першими уражувались сім'ядольні листки. На розвиток хвороби впливала волога та тепла погода. Перші симптоми на сім'ядольних листках можна було побачити приблизно на 18 день після сходів, залежно від дати посіву. Зазвичай це було у середині або у кінці травня. На графіку (рис. 3.1) показано залежність розвитку перших симптомів хвороби на соняшнику від наявності опадів у травні протягом трьох дослідних років.

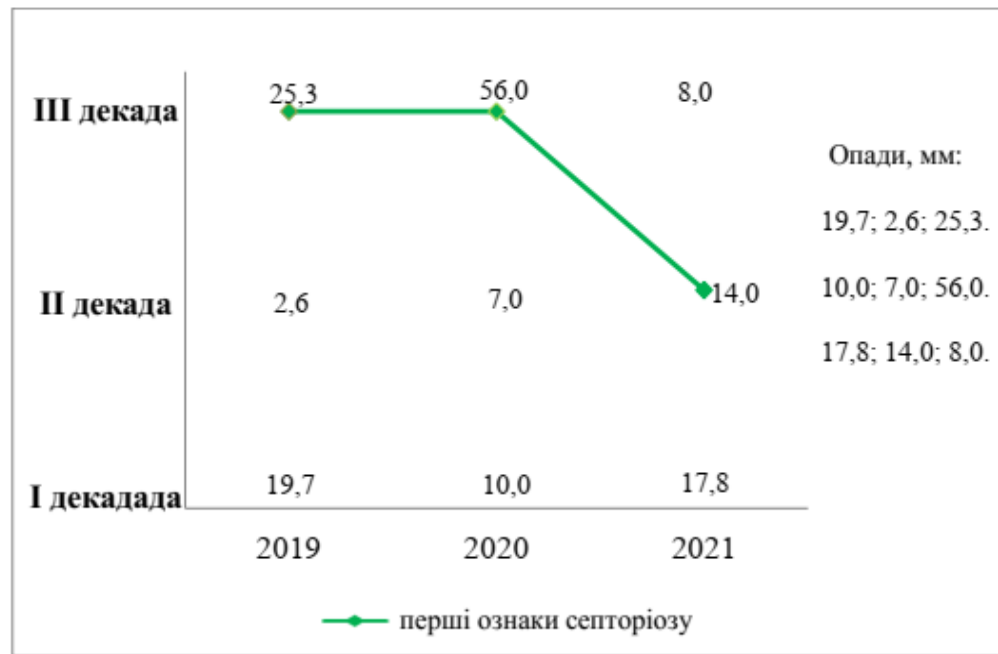


Рис. 3.1 Залежність розвитку перших ознак септоріозу від наявності опадів у травні на протязі дослідних років

З графіку видно, що опадів у травні 2019 р. було найбільше у третій декаді місяця 25,3 мм, так само як і у травні 2020 р. – 56,0 мм. Відповідно симптоми септоріозу проявлялись у цей період підвищеної вологості. Температура у III декаді травня 2019 р., була оптимальною для розвитку хвороби – 21,9 °С, а у 2020 р. показник температури мав нижню границю – 15 °С сприятливості для розвитку септоріозу (табл. 2.1). Що стосується травня 2021 р., активний період опадів відмічався у I і II декадах місяця. Відповідно перші симптоми хвороби спостерігались на сходах рослин саме у II декаду травня, що є раніше у порівнянні з попередніми роками. Середня температура у цей період становила 17,5 °С (табл. 2.1).

Дослідженнями встановлено, що симптоми на сім'ядолях соняшника спочатку проявлялись ледь помітними ділянками хлорозу (додаток Б. 1). Далі у цих місцях формувались коричневі плями округлої форми з нерівними краями та вдавлені в тканину листка. Вони активно формувались після дощу. Ураження починалось з краю листка чи з бічної сторони переходячи у середину листкової пластинки

(додаток Б. 2). Візуально можна було визначити місце зараження інфекцією (додаток Б. 3). У центрі плям досить добре спостерігались пікніди (додаток Б. 4). Площа сім'ядольного листка практично повністю була уражена патогеном. Уражені листки втрачали тургор і зав'ядали. У подальшому засихали разом з черешком і висіли на стеблі. Спостерігався перехід септоріозної інфекції на верхні яруси листя, далі відбувалось зараження справжніх листків соняшника. На справжніх листках інфекція розвивалась з верхньої сторони листкової пластинки у подальшому охоплюючи весь лист.

Ураження на справжніх листках відмічали у вигляді невеликих плям в середньому до 5 мм, зазвичай вони були округлими без чітких країв. Зливаючись плями набували більш нерівної форми.

Було відмічено відмінності у симптомах септоріозу у різні роки досліджень (додаток Б. 5), що пов'язано з відмінностями погодних умов. За більш посушливих умов симптоми розвивались менш інтенсивно у порівнянні з умовами підвищеної вологості. Колір плям був від коричневого, коричневого зі світлим контуром до темно коричневого майже сірого (попелястого) (додаток Б. 6). Уражене листя некротизувалось, засихало і висіло на стеблі (додаток Б. 7). За посушливої погоди уражені листки повністю засихали, а інфекція не поширювалась далі по рослині. При відновленню дощової погоди патоген продовжував свій розвиток.

Виявлено формування пікнід в місцях ураження на листках соняшника. На сім'ядольних листках пікніди (рис. 3.2) були занурені в уражену тканину, дрібного розміру, колір був від сірого до чорного.



Рис. 3.2 Пікніди *S. helianthi* на сім'ядольному листку соняшника

Пікніди на справжніх листках соняшника були чорного кольору та містили у собі пікноспори. Пікноспори виділялись при потраплянні у вологе середовище, шляхом виходу з пікнід (рис. 3.3). Пікноспори були прозорими, тонкими та мали від 3 до 5 перетенок (додаток Б. 8).



Рис. 3.3 Пікноспори *S. helianthi*, що виходять з пікнід в місцях ураження на справжньому листку соняшника

Слід зазначити, що включно до періоду цвітіння рослин пікніди були добре помітними на листках. У подальшому виявити їх було важко навіть за допомогою

мікроскопа, адже ураження на листках набували темно коричневого кольору або за відсутності опадів плями в місцях ураження некротизувались.

Спостереження за симптомами хвороби показали, що прояв септоріозу на рослинах відрізнявся у різні фази вегетаційного періоду соняшника на протязі дослідних років (додаток Б. 9). Симптоми були відмінними за кольором, формою та розмірами ураження. Сильне ураження рослин спостерігалось у першій половині вегетації соняшника, адже саме у цей період погодні умови (табл. 2.1, 2.2) були більш сприятливі для розвитку патогена. Стадії розвитку соняшника визначали за Schneider A. A., Miller J. F. [223]. За вологої погоди і наявності вітру листя ставало дірчастим (додаток Б. 10), некротизовані частинки ураженого листка випадали.

3.2 Виділення збудника *S. helianthi* у чисту культуру

Природу патогена не можливо визначити виходячи тільки з наявних симптомів хвороби. Подібні чи однакові симптоми можуть бути викликані абсолютно різними видами патогенів, яких досить важко відрізнити. Саме тому, виділити та ідентифікувати збудника *S. helianthi* було важливою складовою для вивчення особливостей даного патогена. Існують методи виділення грибних патогенів у чисту культуру, в тому числі і збудників септоріозу на різних культурах [5, 125]. Проте не має загальноприйнятих методик для виділення збудника септоріозу на соняшнику.

Виділення збудника з ураженого листя соняшника проводили за стандартними у фітопатології та мікології методами, модифікуючих їх до своїх досліджень [5, 121, 125].

Для виділення збудника *S. helianthi*, листя соняшника з наявними симптомами ураження септоріозом збирали на стаціонарному штучному інфекційному фоні Інституту олійних культур. Виділення даного патогену здійснювали зі свіжих листків з ураженням в день збору в умовах лабораторії, також використовували гербарні зразки.

З зібраного листя вирізали тільки уражені частинки, що містили пікніди чи частинки з некрозами. Далі інфікований матеріал промивали під проточною водою на протязі 5 хв. За стерильних умов у ламінарі подріблене листя промивали стерильним дистилятом на протязі 1 хв та дезінфікували у розчині 96 % спирту розведеного стерильною дистильованою водою, у пропорції 1 : 3 на протязі 1 хв. Після дезінфекції, частинки листків промивали у стерильному дистиляті в окремій чашці, для змиву дезінфікуючого розчину та просушували на стерильному фільтровальному папері декілька хвилин. Продезінфіковане листя поміщали у стерильну чашку Петрі і заливали стерильною дистильованою водою на 20–30 хв (рис. 3.4).



Рис. 3.4 Уражене септоріозом листя соняшника, замочене у стерильному дистиляті для отримання спор *S. helianthi*

Після завершення необхідного часу здійснювався контроль наявності спор патогена. Краплю отриманої суспензії поміщали на стерильне предметне скло і перевіряли наявність спор збудника під мікроскопом. Виділені спори збудника були прямими, видовженими, інколи трохи вигнутими, прозорими з перетинками.

Було визначено розмір спор, який склав 65 мкм, а кількість перетинок варіювалась від 3 до 5 (додаток Б. 11). Інколи вони виділялись у слизі (рис. 3.5). Розмір спор розраховувався за стандартними обчисленнями [105].



Рис. 3.5 Пікноспори збудника *S. helianthi*

Форма і розмір отриманих спор відповідали пікноспорам *S. helianthi*, за ідентифікацією згідно літературних джерел [72].

Слід зазначити, що пікноспори краще виділялись із уражених сім'ядольних листків. До того ж, виділення спор саме з уражених сім'ядольних листків, забезпечувало отримання чистої культури збудника без зараження сторонньою інфекцією, яка присутня на штучному інфекційному фоні.

Посів на поживне середовище проводили за наявності спор патогенна. Для цього стерильною петлею відбирали краплю суспензії та висівали за схемою посіву «штрихом» на тверде поживне середовища. Після посіву, матеріал поміщали у термостат на 7–10 днів за температури 23 °С. Через визначений час за напрямом штриха відмічався ріст колонії гриба.

Поживне середовище готували заздалегіть за стандартною методикою [14] з деякими модифікаціями, на основі картопляного відвару з додаванням глюкози та

агару у рівних кількостях (на 500 г картоплі, використовували 6 г агару та стільки ж глюкози). Середовище стерилізували в автоклаві з 1,5 атм і температурою 120 °С на протязі 35 хв. Після стерилізації в умовах ламінару, до поживного середовища додавали 1 мл антибіотика (гентаміцину). Середовище розливали у стерильні чашки Петрі, які стерилізували у сухожировій шафі за 160 °С на протязі 1 години. Далі чашки залишали до застигання середовища, а після застигання обмотували їх стерильною плівкою для збереження стерильності і можливості подальшого використання.

Для отримання чистої культури *S. helianthi*, через десять днів після посіву колонію патогенна переносили на свіже картопляно-глюкозне агаризоване середовище дотримуючись стерильних умов. Середовище готували аналогічно попереднього варіанту. Після пересіву, культивували збудника за температури 23–24 °С у термостаті на протязі 30 днів. Чиста культура *S. helianthi* зберігалась за температури від 20–23 °С, за необхідності здійснювався пересів на свіже поживне середовище.

Отриманні колонії патогена у чистій культурі, ідентифікували за культурально-морфологічними особливостями міцелію та морфологічними особливостями спор спираючись на літературні джерела [72].

За проведеними дослідженнями було виділено збудника септоріозу соняшника та отримано чисту культуру збудника *S. helianthi*.

3.3 Характеристика розвитку збудника *S. helianthi* in vitro

У зв'язку зі значним поширенням септоріозу в регіонах України, яке коливалось від 1 % до 80,6 % та залежало від географічного розташування та погодних умов відповідної місцевості, актуальним залишається питання вивчення особливостей розвитку збудника *S. helianthi*, як у природних так і у штучних

умовах [57]. Згідно з цим, необхідно володіти методикою культивування патогена та знати специфіку розвитку *S. helianthi* в умовах *in vitro*.

Було відмічено, що колонії збудник *S. helianthi* добре проростали на твердому поживному картопляно-глюкозному агаризованому середовищі з додаванням антибіотика. Після посіву за напрямком штриха на 7–10 день відмічався ріст колоній гриба (додаток Б. 12). Колонії мали вигляд плям, розташованих рядами зануреними у субстрат середовища. Колір варіювався від коричневого, сірого до майже чорного. Ріст був активний, проте колонії були незначного розміру. При пересіві колонії патогена важко відділялися від поверхні поживного середовища. При контролі під мікроскопом, були виявлені наявні спори гриба (додаток Б. 13).

У подальшому культуру пересівали на свіже, ідентичне за складом поживне середовище та згодом відмічали ріст колонії гриба. Розмір колоній був нерівномірним, колонії займали $\frac{1}{8}$ поверхні середовища, $\frac{1}{2}$ поверхні поживного середовища та деякі займали всю поверхню середовища (додаток Б. 14).

Слід зазначити, що при перенесені на свіже поживне середовище невеликої колонії патогена її ріст продовжувався формуючи міцелій. Культура гриба заповнювала більшу від попередньої площу або не виходила за кордони початкового розміру. Приблизно з 10-го дня від пересіву на колоніях відмічали формування міцелію. Міцелій у чистій культурі збудника був септованим, сильно опушеним (додаток Б. 8). Колір міцелію варіювався від білого до темно сірого. Структура його була компактною, а гіфи довгі, розділені тонкими стінками. Ідентифікацію міцелію патогена проводили за літературними джерелами [69, 72].

Згідно літературних даних, деякі колонії *S. helianthi* можуть формувати пікнідіальні конідіюми, вугільно-чорного кольору, у вигляді звивистих, нагромаджених з опушенням міцелію чи без нього [81, 113, 185, 212].

У ході дослідження нами було виявлено схожі утворення (додаток Б. 15). У деяких місцях колонії *S. helianthi* спостерігалась наявність блідо рожевої маси

виступаючої над поверхнею (рис. 3.6). Спираючись на літературні джерела [81, 212], нами було визначено, що це колонія спороношення патогена.

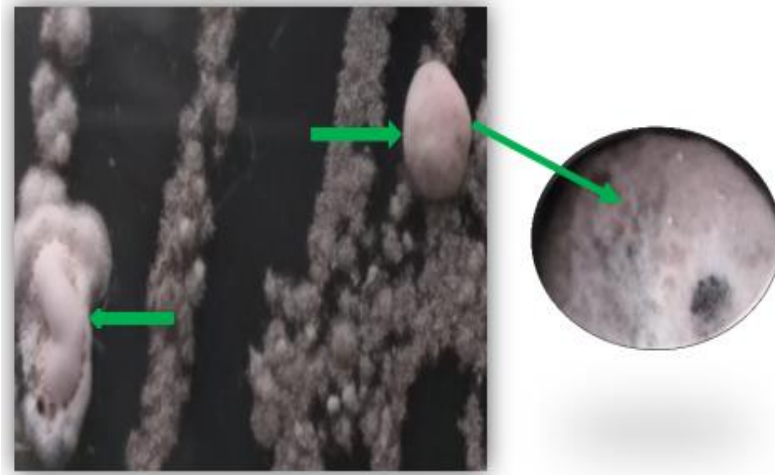


Рис. 3.6 Спорова маса (вказано стрілками), утворена на культурі збудника *S. helianthi*

Варто відзначити, що спостерігались певні відмінності у характері формування міцелію та його зовнішніх ознак під час культивування збудника *S. helianthi* за різних температур (додаток Б. 16).

Ріст колоній *S. helianthi* у чистій культурі залежав від температурного режиму. На рис. 3.7 показані відмінності за ростом колонії відповідно різних температур при культивуванні.

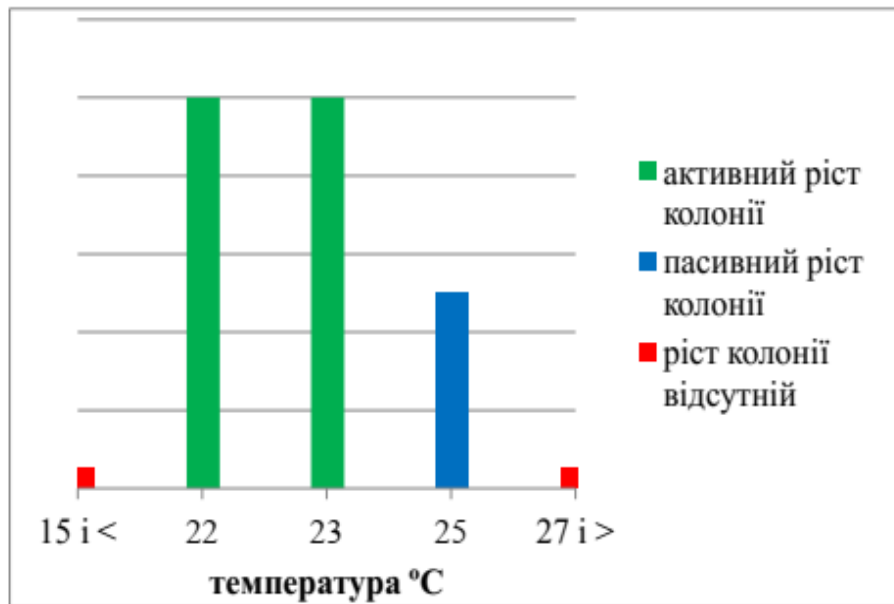


Рис. 3.7 Ріст колонії чистої культури *S. helianthi* за різних температур культивування

Розвиток колоній *S. helianthi* за різних температур культивування також мав відмінності (рис. 3.8).

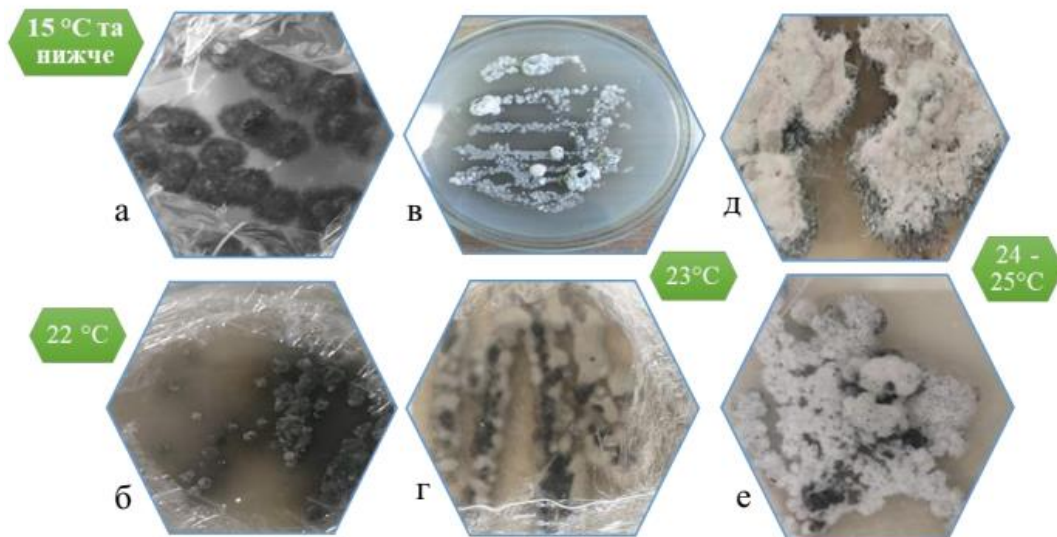


Рис. 3.8 Вигляд культури збудника *S. helianthi* за різних температур культивування (а – за температури 15 °C та нижче; б – за температури 22 °C; в, г – за температури 23 °C; д, е – за температури 24–25 °C)

Отриману чисту культуру збудника *S. helianthi* підтримували у термостаті за температури 22 °C, у зимовий період 23 °C на поживному середовищі протягом 3-х

місяців. У кінці зазначеного терміну проводився подальший пересів колонії. Колонії пересівали на свіже живильне середовище з ідентичним складом та культивували за вище описаних умов.

У чистій культурі після пересіву, спори виділити не вдалося, проте збудник зберігав свою патогенність і здатність до зараження міцелієм на протязі тривалого часу, що підтверджує розроблений нами «Спосіб штучного інфікування соняшнику збудником септоріозу в умовах фітотрона».

3.4 Спосіб штучного інфікування соняшнику збудником септоріозу в умовах фітотрона.

Відомо, що інфікування соняшника проводять у лабораторних та польових умовах методом штучного зараження рослини різними грибними збудниками [72]. Існують методи штучного зараження, які широко використовуються у фітопатології в залежності від особливостей рослин-господарів та їх збудників хвороб [5, 19, 45, 53, 125].

Проте методики штучного інфікування соняшника збудником *S. helianthi* на сьогодні відсутні. Відомі методики штучного зараження септоріозом для інших видів рослин. Розробка методу штучного інфікування рослин є важливою складовою для вивчення особливостей розвитку патогена та оцінки інтенсивності ураження соняшника септоріозом в умовах фітотрону.

При штучному інфікуванні даним методом, проводили зараження сім'ядольних та першої пари справжніх листків соняшника міцеліальною суспензією збудника *S. helianthi*. Далі здійснювали спостереження за розвитком інфекції та проводили оцінку ураження септоріозом зразків соняшника. Для розвитку інфекції створювали умови підвищеної вологості, виділення спор проводили після появи симптомів септоріозу на листках.

Для зараження рослин використовували міцеліальну суспензію збудника *S. helianthi*. Для цього у чашку Петрі повністю заповнену чистою культурою гриба, наливали 40 мл стерильної дистильованої води і стерильною препарувальною голкою знімали з поверхні міцелій, тобто застосовували метод змиву міцелію з поверхні колонії. У стерильний флакон з обприскувачем, суміш з міцелієм виливали проціджуючи через декілька слоїв марлі, для очищення від залишків поживного середовища. Для розведення суміші додавали 60 мл стерильної дистильованої води. На протязі 10–15 хв ручним струшуванням флакону перемішували отриману суспензію.

Зараження рослин проводили в умовах фітотрону. По 10 насінин кожного обраного зразка дезинфікували та висівалось в ґрунт у два ряди на глибину 3–5 см, з відстанню 0,5–1 см між насінням у підготовлені горщики із сумішшю чорнозему і піску (1 : 1) та дренажем (додаток Б. 17). Ріст та розвиток рослин проходив за температури 20–25 °С та відносній вологості 65 – 100 %, при фотоперіоді 16/8 годин (день/ніч). За необхідністю в однаковій кількості здійснювався полив для усіх зразків.

У фазу першої пари справжніх листків проводили зараження зразків (рис. 3.9), шляхом ручного розпилення 1 мл отриманої суспензії на кожен сіянець у горщику, попередньо струсивши флакон на протязі 10 хв.



Рис. 3.9 Зараження сіянців міцеліальною культурою *S. helianthi* у фазі першої пари справжніх листків

Після цього, заражені зразки поміщали до вологої камери, яка складалась з пластикових піддонів, дно яких заповнювали керамзитом та заливали водою, що покривала його майже повністю (рис. 3.10).



Рис. 3.10 Волога камера для розвитку септоріозної інфекції
(стрілкою вказано зволожений керамзит у вологій камері)

Далі проводили спостереження за розвитком інфекції на дослідних рослинах. Слід зазначити, що симптоми септоріозу на рослинах соняшника в умовах фітотрона мали відмінності від симптомів, що спостерігалися на рослинах у польових умовах.

3.5 Характеристика розвитку септоріозу на соняшнику за штучного інфікування в умовах фітотрона у 2020–2021 роках

Відомо, що розвиток септоріозу на рослинах соняшника в лабораторних умовах досліджував М. Асімовіс. Він зазначав, що після штучного інфікування споровою суспензією сходів соняшника, хвороба завдавала значної шкоди рослинам соняшника в умовах теплиць та швидко розвивалась далі на рослинах [72].

У якості матеріалу для дослідів використовували самозапильні лінії соняшнику ЗЛ22А та ЗЛ58А (запорізької селекції Інституту олійних культур НААН). Експеримент проводили в умовах фітотрону кафедри генетики та рослинних ресурсів Запорізького національного університету. Ступінь ураження визначали за відповідним балом ураження (табл. 2.3). На сіянцях соняшника через 10 днів після посіву з'являлась перша пара справжніх листків. Слід зазначити, що рослини не мали на листках жодних симптомів ураження септоріозом.

В умовах фітотрону температура та вологість повітря були оптимальними для розвитку септоріозу. У 2020 році температура склала 23–25 °С, а у 2021 році – 20–21 °С, а відносна вологість 65 % та 100 % відповідно.

Відмічалось, що перші симптоми хвороби з'явилися на сім'ядольних листках після інокуляції на 10–12 день у вигляді світлих хлорозних плям та в'янення (рис. 3.11).

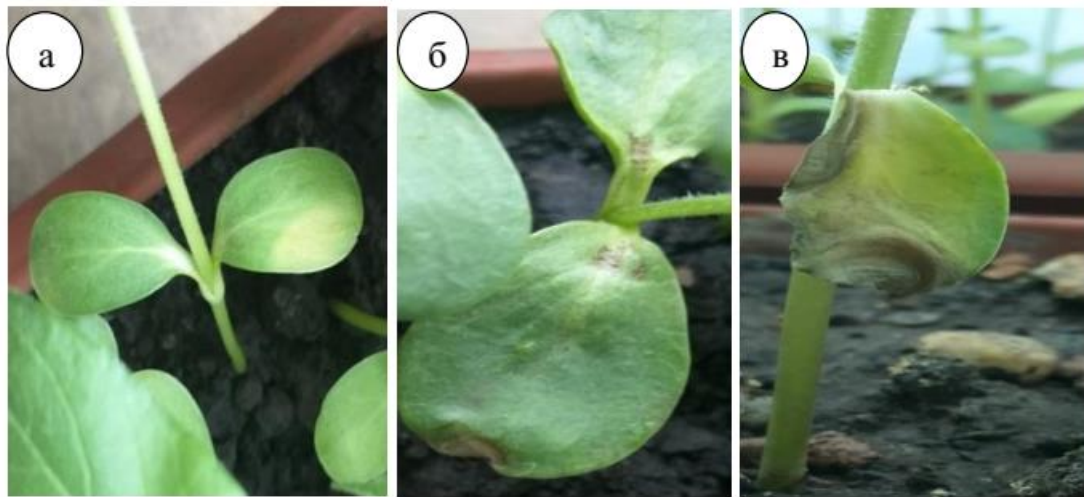


Рис. 3.11 Симптоми септоріозу на сім'ядольних листках соняшника в умовах фітотрону (а – 10 день після зараження; б – 15 день після зараження; в – 20 день після зараження)

Далі плями збільшувались, займаючи майже всю поверхню листкової пластинки. Листя в'януло і продовжувало висіти на стеблі (рис. 3.12).



Рис. 3.12 В'янення сім'ядолей сіянців соняшника в умовах фітотрона
(стрілкою вказано повністю зав'ялі сім'ядолі)

Розвиток інфекції продовжувався та переходив на верхні яруси уражуючи справжні листки (рис. 3.13).

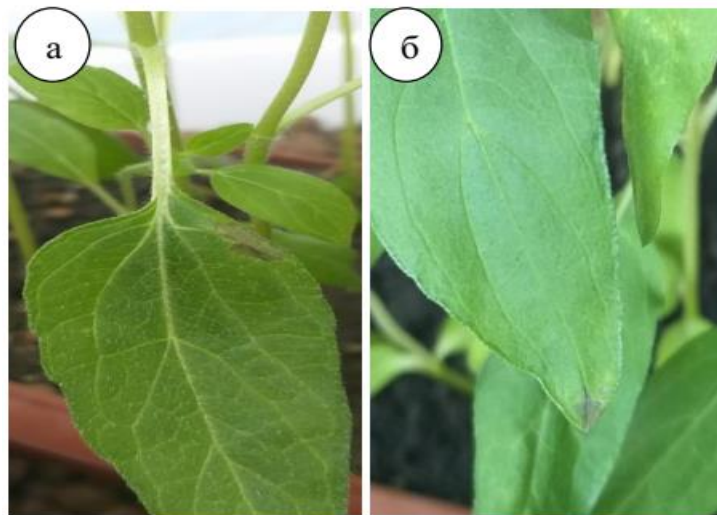


Рис. 3.13 Ураження рослин соняшнику в умовах фітотрону
(а – ураження з бічної сторони листка; б – ураження верхньої сторони листка)

На верхівці листкової пластинки та з бічної сторони листка на справжньому листі симптоми хвороби мали вигляд світло сірих чи сірих плям (рис. 3.14). Плями були досить великого розміру.



Рис. 3.14 Симптоми септоріозу на справжніх листках в умовах фітотрону
(а – початок ураження; б – ураження всієї листкової пластинки)

На справжніх листках за допомогою мікроскопу відмічали появу дрібних пікнід (рис. 3.15), які зазвичай формувались у місцях ураження.



Рис. 3.15 Пікніда *S. helianthi* на листку соняшника в умовах фітотрону

Умови високої вологості на фітотроні забезпечували виділення спор *S. helianthi* (рис. 3.16).



Рис. 3.16 Вихід пікноспор *S. helianthi* за штучного інфікування рослин соняшника в умовах фітотрону

Після появи симптомів септоріозу з ураженого листа проводили виділення спор збудника *S. helianthi*. Спори збудника виділялися на 15–20 день після інокуляції (рис. 3.17).



Рис. 3.17 Пікноспори *S. helianthi*, виділені за штучного інфікування рослин соняшника в умовах фітотрону

Оцінку ступеня ураження рослин проводили візуальним оглядом кожної рослини у фазі четвертої пари справжніх листків за модифікованою шкалою (табл. 2.3). В таблиці 3.1 представлені результати ураження ліній соняшнику септоріозом в умовах фітотрону у 2020 та 2021 рр.

Таблиця 3.1

Ураження ліній соняшнику септоріозом в умовах фітотрону, %

Генотип	Кількість рослин, шт.	Кількість уражених рослин, %	Ступінь ураження рослин, %					Розвиток хвороби, %
			0	1	2	3	4	
2020								
ЗЛ22А	20	75,0	25,0	0	70,0	0	5,0	40,0
ЗЛ58А	16	100,0	0	0	56,2	43,8	0	60,9
2021								
ЗЛ22А	16	56,2	43,8		31,2	25,0		34,4
ЗЛ58А	18	100,0	0	38,9	27,8	27,8	5,5	50,0

З таблиці 3.1 видно, що лінія ЗЛ58А в обидва роки досліджень уражувалась септоріозом на 100 %. Проте мала деякі відмінності за ступенем ураження. Так у 2020 році дана лінія мала ураження на сім'ядолях та першій парі справжніх листків – 56,2 % та на другій парі справжніх листків – 43,8 % рослин. У 2021 році лінія ЗЛ58А мала 38,9 % рослин з ураженням тільки на сім'ядольних листках, 27,8 % з ураженням сім'ядолей, першої та другої пари листків та 5,5 % рослин були з сильним ураженням. Розвиток хвороби у 2020 року склав 60,9 %, а у 2021 – 50 %.

Лінія ЗЛ22А у 2020 році мала 75 % уражених рослин, а у 2021 році їх кількість склала 56,2 %. Майже всі рослини в обидва роки мали ураження сім'ядолей та першої пари листків, що склало 70 % та 31,2 % відповідно. У 2021 році 25 % рослин мали ураження першої та другої пари листя. Також у даної лінії були рослини, що мали ураження на усіх листках, їх кількість склала 5 % тільки у 2020 році. Розвиток хвороби – 40 % (2020 р.) та 34,4 % (2021 р.) відповідно.

Слід зазначити, що відмінності за ступенем ураження та розвитком хвороби на протязі дослідних років пов'язані з незначними змінами у показниках температури та вологості в умовах фітотрону. Що було зумовлено періодом проведення експерименту, так у 2020 році експеримент проводився у літньо-осінній період

(температура вища 23–25 °С, а вологість нижче 65 %), а у 2021 році – восени (температура нижча 20–21 °С, а вологість склала 100%).

Висновки до розділу 3:

1. Встановлено, що розвиток септоріозу на рослинах соняшника в умовах Південного Степу України сильно залежав від погодних умов, а саме від підвищеної кількості опадів та помірної температури. Перші симптоми хвороби з'являлись на сім'ядольному листку, а згодом переходили на верхні яруси рослини.

2. Відмічено, що за різних температур культивування збудник мав відмінності у формуванні міцелію. Оптимальною температурою для росту та розвитку збудника септоріозу в умовах *in vitro* була 22–23 °С. Спори збудника виділялись на 10-й день культивування на твердому поживному середовищі.

3. Розроблений спосіб штучного інфікування соняшника збудником септоріозу в умовах фітотрона. Для інокуляції використовували міцеліальну суспензію збудника *S. helianthi*. Метод, забезпечує надійне інфікування рослин соняшника *S. helianthi*, швидку і вірогідну оцінку інтенсивності ураження зразків соняшнику септоріозом.

4. Виявлено, що при штучному інфікуванні ліній соняшнику в умовах фітотрону, хвороба розвивалась досить швидко, спори збудника виділялись на 15–20 день після зараження. Симптоми хвороби на соняшнику в лабораторних умовах дещо відрізнялись від симптомів ураження у польових умовах.

5. Встановлено, що лінії запорізької селекції ЗЛ22А та ЗЛ58А показали різний ступінь ураження септоріозом та розвиток хвороби за штучного зараження сходів в умовах фітотрону, що свідчить про ефективність даного методу.

Отримано патент № 2022 01998 від 22.03.2023 на корисну модель «Спосіб штучного інфікування соняшника збудником септоріозу в умовах фітотрону».

Результати викладені в розділі 3, опубліковано у працях [27, 30, 31, 33, 34, 37].

РОЗДІЛ 4

СТІЙКІСТЬ СОНЯШНИКА ДО СЕПТОРІОЗУ ТА ОСОБЛИВОСТІ УСПАДКУВАННЯ ДО ХВОРОБИ

4.1 Стійкість селекційних ліній соняшника до септоріозу у різні роки досліджень

Септоріоз відноситься до економічно важливих хвороб на соняшнику. На фоні ураження септоріозом відбувається зниження основних фізіологічних функцій рослинного організму та зокрема зниження врожайності соняшника. На сьогодні відомо, що стійкі зразки соняшнику до септоріозу відсутні. Саме тому створення стійких гібридів та сортів до септоріозу є пріоритетним для захисту соняшника [89, 108].

Відомі досить стислі дані, про варіації серед інбредних ліній соняшнику. Була виявлена, стійкість у зразках культурного соняшника в умовах поля [108, 179]. За багатьма літературними даними деякі інші види рослин, зокрема пшениця, мали гени стійкості до даної хвороби. Серед них лінія португальської пшениці та зразки озимої пшениці [61, 109, 226, 247].

Оцінку ураження селекційних ліній у польових умовах проводили за «Шкалою оцінки ступеня ураженості рослин соняшника збудником *S. helianthi*» (додаток А), яка включала шкалу градації (рис. 4.1). Шкала градації характеризувала ступінь ураження рослин соняшника септоріозом. У якості базової шкали використовували Шкалу E. E. Saari, I. M. Prescott [2].



Рис. 4.1 Шкала градації за ступенем ураження рослин соняшника септоріозом (0 % (-) – відсутнє, 25 % (±) – незначне, 50 % (+) – середнє, 100 % (++) – сильне)

В таблицях 4.1, 4.2 та 4.3 наведені дані оцінки ураження селекційних ліній соняшника септоріозом. Лінії мали різний ступінь ураження септоріозною інфекцією на протязі дослідних років.

Таблиця 4.1

Оцінка ураження септоріозом селекційних ліній соняшнику (2019 р.)

Зразок	Кількість рослин, шт.	Кількість уражених рослин, %	Ступінь ураження <i>S. helianthi</i> , %			
			–	±	+	++
ЗЛ22А	10	80,0±12,6	20,0±12,6	-	50,0±15,8	30,0±14,5
ЗЛ58А	9	88,8±10,5	11,2±10,5	11,1±10,5	55,5±16,6	22,2±13,9
ЗЛ70А	11	18,2±11,6*	81,8±11,6	-	9,1±8,7	9,1±8,7
ЗЛ78А	15	26,7±11,4*	73,3±11,4	20,0±10,3	6,7±6,5	-
ЗЛ169А	19	63,2±11,1	36,8±11	21,1±9,4	42,1±11,3	-
НАR7	6	16,7±15,2*	83,3±15,2	16,7±15,2	-	-

Примітка: * – відмінності за ураженістю рослин між лініями ЗЛ70А, ЗЛ78А і НАR7 та ЗЛ22А, ЗЛ58А і ЗЛ169А суттєві при $p < 0,05$

Найбільш ураженою у 2019 році (табл. 4.1) була лінія ЗЛ58А, адже вона мала 88,8 % рослин з наявними симптомами хвороби. За ступенем ураження лінія мала

11,1 % рослин з незначним ураженням, 55,5 % рослин з ураженням нижнього та середнього ярусів листя та 22,2 % рослин з сильним ураженням.

Сильно ураженою в даному році була і лінія ЗЛ22А, уражених рослин було 80 %, а здорових 20 %. Ступінь ураження був середнім – 50 % та сильним – 30 %, тобто рослини мали ураження септоріозом на нижньому та середньому ярусах листків і ураження на усіх листках.

Лінія НАR7, була досить стійкою, адже здорових рослин було 83,3 %, а уражених у 16,7 %. За ступенем ураження 16,7 % рослин мали ураження тільки на нижньому ярусі листя, а 83,3 % рослин були не ураженими септоріозом.

Стійкими виявились лінії ЗЛ70А та ЗЛ78А. Здорових рослин у цих зразках було 73,3 % та 81,8 % рослин. А з симптомами хвороби 18,2 % та 26,7 %. За ступенем ураження рослини мали ураження нижнього ярусу листя – 9,1 % – 20 % та нижнього і середнього ярусів 6,7 % та 9,1 % відповідно.

Лінія ЗЛ169А мала середнє ураження септоріозом, так рослин з ураженням було 63,2 %, а 36,8 % рослин не мали ураження взагалі. За ступенем ураження – 42,1 % рослин мали середнє ураження, а 21,1 % рослин було з ураженням лише нижнього ярусу листя.

В таблиці 4.2 представлені дані оцінки ураження септоріозом селекційних ліній у 2020 році.

Таблиця 4.2

Оцінка ураження септоріозом селекційних ліній соняшнику (2020 р.)

Зразок	Кількість рослин, шт.	Кількість уражених рослин, %	Ступінь ураження <i>S. helianthi</i> , %			
			–	±	+	++
ЗЛ22А	65	89,2±3,8	10,8±3,8	1,5±1,5	58,5±6,1	29,2±5,6
ЗЛ58А	46	97,9±2,1	2,1±2,1	6,5±3,6	45,7±7,3	45,7±7,3
ЗЛ70А	48	12,5±4,8***	87,5±4,7	12,5±4,8	-	-
ЗЛ78А	62	12,9±4,3***	87,1±4,3	12,9±4,3	-	-
ЗЛ169А	32	21,9±7,3*	78,1±7,3	15,6±6,4	6,3±4,3	-
НАR7	55	38,2±6,7*	61,8±6,6	20,0±5,4	18,2±5,2	-

ЛВ38 гіл2	35	48,6±8,4*	51,4±8,4	5,7±3,9	40,0±8,3	2,9±2,8
-----------	----	-----------	----------	---------	----------	---------

Примітка: * – відмінності за ураженістю рослин між лініями ЗЛ70А, ЗЛ78А, ЗЛ169А, НАР7 і ЛВ38 гіл2 та ЗЛ22А і ЗЛ58А суттєві при $p < 0,05$; ** – відмінності за ураженістю рослин між лініями ЗЛ70А і ЗЛ78А та НАР7 і ЛВ38 гіл2 суттєві при $p < 0,05$

З таблиці (табл. 4.2) видно, що лінія ЗЛ22А сильно уражувалась септоріозом, адже у даної лінії було 89,2 % уражених рослин. Більшість – 58,5 % рослин несли симптоми хвороби на листках нижнього та середнього ярусів і біля 30 % рослин – на листках всієї рослини. З незначним ураженням було лише 1,5 % рослин.

Лінія ЗЛ58А мала найбільше уражених хворобою рослин серед представлених ліній. Так 97,9 % рослин цієї лінії уражувались септоріозом. Одна половина цих рослин мала уражені листки нижнього та середнього ярусу, а інша – всієї рослини. З незначним ступенем ураження було всього 6,5 % рослин.

Однією з найменш уражених серед селекційних ліній була лінія ЗЛ70А. Уражених рослин було всього 12,5 %, а рослин без ураження – 85,7 %. Ступінь ураження рослин був незначним, тобто уражувались лише листки нижнього ярусу.

Лінія ЗЛ78А, як і попередня, виявилась найменш ураженою хворобою. За кількісними та якісними показниками ураження вона також була схожа на лінію ЗЛ70А. Хворих рослин було біля 13 % та всі вони мали ураження лише на нижньому ярусі листя – 12,5 %. Рослин без ураження було 87,1 %.

У 2020 лінія ЗЛ169А виявилась досить стійкою до септоріозу і мала біля 80 % здорових рослин. Хворобою уражувались трохи більше 20 % рослин, з яких 15,6 % мали незначне ураження, а 6,3 % рослин мали симптоми хвороби на нижньому та середньому ярусах листків. Сильного ступеня ураження септоріозом у даної лінії не виявлено.

Лінія НАР7 мала 38,2 % рослин уражених хворобою. Ступінь ураження варіювався від незначного – 20,2 % рослин та середнього – 18,2 % рослин. Сильного ступеня ураження рослин не виявлено, як і у попередньої лінії.

Середнє ураження септоріозом мала лінія ЛВ38 гіл2 – 48,6 % рослин. З яких 5,7 % мали ураження на нижньому ярусі листя, 40 % на нижньому та середньому ярусах та 2,9 % рослин були повністю уражені хворобою. Рослин не уражених хворобою у даної лінії було 51,4 %.

В таблиці 4.3 представлені результати оцінки ураження септоріозом селекційних ліній у 2021 році. У порівнянні з 2020 роком у 2021 році селекційні лінії уражувались септоріозом набагато сильніше (табл. 4.3).

Таблиця 4.3

Оцінка ураження септоріозом селекційних ліній соняшнику (2021 р.)

Зразок	Кількість рослин, шт.	Кількість уражених рослин, %	Ступінь ураження <i>S. helianthi</i> , %			
			–	±	+	++
ЗЛ22А	40	97,5±15,6	2,5±2,5	10,0±4,7	37,5±7,7	50,0±7,9
ЗЛ58А	47	100	-	-	29,8±6,7	70,2±6,7
ЗЛ70А	23	34,8±10,0*	65,2±9,9	17,4±7,9	17,4±7,9	-
ЗЛ78А	38	50,0±8,1*	50,0±8,1	36,8±7,8	13,2±5,5	-
ЗЛ169А	35	88,6±5,4	11,4±5,4	71,4±7,6	17,2±6,4	-
НАР7	63	92,1±3,4	7,9±3,4	58,8±6,2	33,3±5,9	-
ЛВ38 гіл2	36	100	-	36,1±8,0	50,0±8,3	13,9±5,8

Примітка: * – відмінності за ураженістю рослин між лініями ЗЛ70А і ЗЛ78А та ЗЛ169А, НАР7, ЗЛ22А, ЗЛ58А, ЛВ38 гіл2 суттєві при $p < 0,05$

У 2021 році лінія ЗЛ22А (табл. 4.3), як і у 2020 році була однією з сильно уражених хворобою. Кількість рослин уражених септоріозом склала 97,5 %, з них 10 % рослин були з незначним ураженням, 37,5 % мали середнє ураження, а 50 % рослин мали сильне ураження, наявне на усіх листках.

Найбільш ураженою септоріозом у 2021 році була лінія ЗЛ58А. Дана лінія уражувались хворобою на 100 %. За ступенем ураження лінія мала більше 70 % рослин з ураженням всієї рослини та 29,8 % рослин з середнім ураженням.

Лінія ЗЛ70А була найменш ураженою серед дослідних ліній, хоча і мала у 2021 році більший відсоток хворих рослин – 34,8 % у порівнянні з попереднім

роком. Уражені рослини мали незначний та середній ступінь ураження у рівній кількості – 17,4 %, тобто несли симптоми хвороби на листках нижнього та середнього ярусів.

У 2021 році лінія ЗЛ78А мала 50 % уражених рослин. Ступінь ураження був незначним у 36,8 % рослин, а у 13,2 % рослин ураження було на нижньому та середньому ярусах листя.

Лінія ЗЛ169А мала 88,6 % рослин, уражених септоріозом у 2021 році, хоча у попередньому році їх було лише 21,9 %. За ступенем ураження найбільша кількість хворих рослин – 71,4 % мала симптоми хвороби на листках нижнього ярусу, а 17,2 % уражених рослин мали середній ступінь ураження.

У 2021 році лінія НAR7 мала більше 90 % уражених рослин і за показником ураженості майже не відрізнялася від найбільш чутливих до септоріозу ліній. Проте більшість рослин лінії НAR7 – 58,8 % мали ураження лише на нижньому листі, а третина уражених рослин мала ураження на листках нижнього та середнього ярусів.

Лінія ЛВ38 гіл2, мала 100 % уражених рослин у 2021 році. Ступінь ураження варіювався від незначного – 36,1 % рослин, середнього – 50 % та сильного – 13,9 % рослин. Оцінка селекційних ліній соняшника на протязі дослідних років показала різну ураженість та ступінь ураження септоріозом.

4.2 Вплив генотипу та погодних умов на інтенсивність ураження септоріозом ліній соняшника

Відомо, що за сприятливих погодних умов, а саме в роки з середньою температурою повітря, що поєднується з затяжними дощовими періодами, септоріоз може становити загрозу й спричиняти значні втрати врожаю соняшнику [57].

Про значний вплив умов середовища на прояв ознак у своїх дослідженнях зазначав Є. В. Заїка [16]. Bouchetat F., Aissat A., відмічали вплив навколишнього середовища на прояв кількісних ознак у дослідних зразках [106].

Погодні умови 2020–2021 рр. Південного Степу України у період вегетації соняшнику були досить сприятливими для розвитку септоріозу (табл. 4.4).

Таблиця 4.4

Погодні умови в період вегетації соняшника (2020–2021 рр.)

Індикатори	Рік	Місяць			
		V	VI	VII	VIII
Середня температура, t°C	2020	15,8	24,3	25,5	24,3
	2021	17,4	22,0	25,6	25,4
	Середньобагаторічні показники	16,0	19,4	22,6	21,2
Кількість опадів, мм	2020	73,0	73,9	27,6	24,0
	2021	39,8	177,0	52,0	39,0
	Середньобагаторічні показники	40,0	62,0	58,0	51,0

З таблиці видно, що температура протягом вегетаційного періоду соняшнику в обидва роки досліджень була актуальною для даного регіону з континентальним кліматом. Загалом середньомісячні показники температур 2020 та 2021 рр. дещо відрізнялися від середньобагаторічних. Що стосується кількості опадів, дослідні роки виявилися досить контрастними. Так, у червні 2020 року випало 73,9 мм опадів, тоді як на цей час у 2021 році кількість опадів становила 177,0 мм, що втричі перевищувало багаторічні показники. Кількість опадів за весь вегетаційний період соняшника (травень–серпень) у 2020 році склала 198,5 мм, що не перевищувало середньорічні показники. У 2021 році за цей період випало 307,8 мм опадів, що значно вище за середньорічні показники. Найбільш вологими місяцями були червень і липень (146,9 і 229 мм опадів, відповідно), що є досить високими показниками вологості для цього регіону.

Отже, погодні умови 2020 та 2021 рр. у першій половині вегетації відрізнялися від середніх багаторічних показників підвищеною кількістю опадів, особливо у 2021

році. Температура повітря протягом двох експериментальних років була помірною і близькою до багаторічних показників. Такі погодні умови були виключно сприятливими для розвитку листкових грибних хвороб соняшнику.

Оцінка ступеня ураження селекційних ліній соняшника на стаціонарному інфекційному фоні Інституту олійних культур показала різний ступінь ураження зразків септоріозом (рис. 4.2).

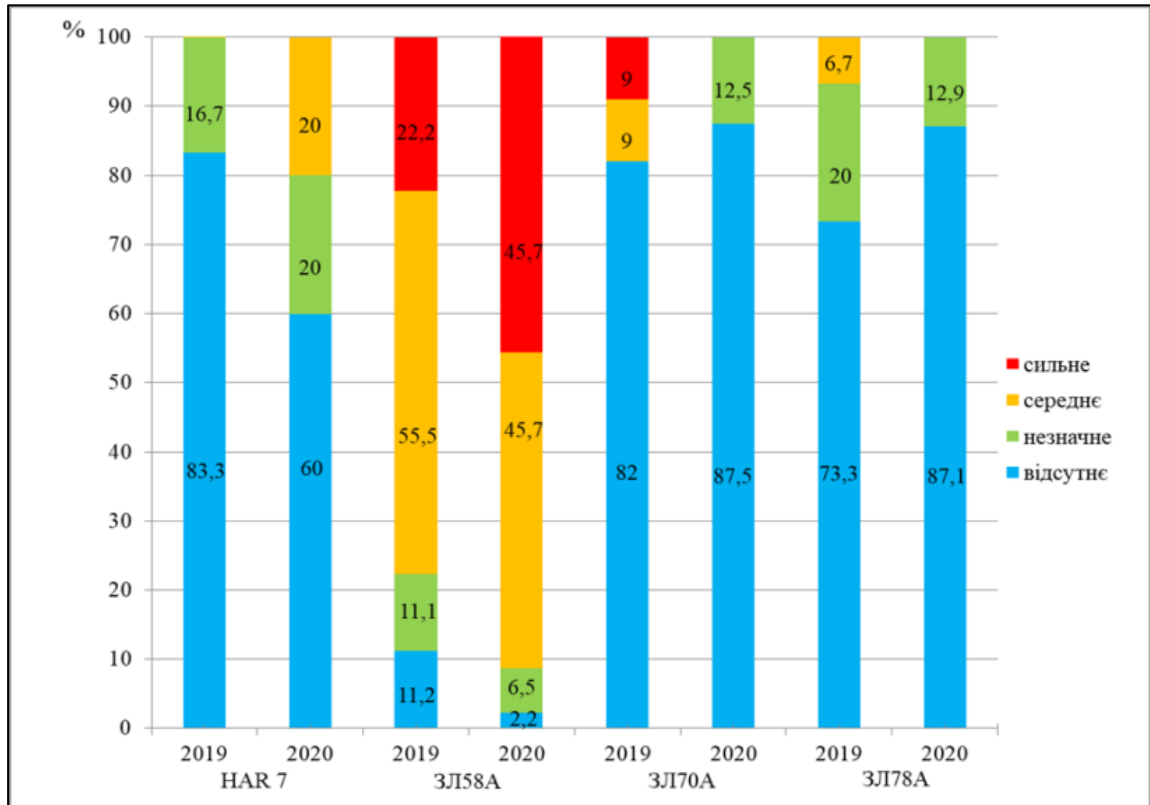


Рис. 4.2 Ступінь ураження септоріозом ліній соняшника на стаціонарному інфекційному фоні у 2019 – 2020 рр.

Лінія HAR7 у 2019 році мала незначний ступінь ураження хворобою у 16,7 % рослин. Проте у 2020 році рослини даної лінії мали незначний та середній ступінь ураження у рівній кількості – 20 %.

У 2020 році лінія ЗЛ58А мала більше рослин з сильним ступенем ураження. Їх кількість склала 45,7 %, це майже вдвічі більше ніж у попередньому році – 22,2 %.

Лінії ЗЛ70А та ЗЛ78А у 2020 році мали ураження лише на нижніх ярусах листя, а у 2019 році незначна кількість рослин цих зразків мала середній – 6,7 % і 9 % та сильний ступінь ураження – 9 %.

Оцінка ступеня ураження септоріозом селекційних ліній соняшника показала, що в залежності від року прояв хвороби залежав від рівня їх стійкості.

Була проведена оцінка частоти зараження ліній соняшника у 2020 – 2021 рр. на стаціонарному інфекційному фоні (табл. 4.5).

Таблиця 4.5

Частота зараження *S. helianthi* ліній соняшнику на стаціонарному інфекційному фоні (2020–2021 рр.)

Лінії	Уражені рослини, %		Відповідь на інфекцію
	2020	2021	
ЗЛ22А	89,2 ± 0,78 ^{a,b}	94,7 ± 1,53 ^b	сприйнятлива (S)
ЗЛ58А	97,9 ± 1,24 ^{a,b}	100 ^{a,b}	сприйнятлива (S)
ЗЛ70А	12,5 ± 0,2 ^a	34,8 ± 7,58 ^a	стійка (R)
ЗЛ78А	12,9 ± 0,17 ^a	59,0 ± 9,36 ^a	стійка (R)
ЗЛ169А	21,9 ± 1,79 ^{a,b}	88,6 ± 6,41 ^b	відносно стійка (MR)
HAR7	38,2 ± 4,25 ^b	92,1 ± 1,88 ^b	відносно сприйнятлива (MS)

Примітка: ^a – відмінності від лінії HAR7 суттєві при $p < 0,05$ ^b – відмінності від ліній ЗЛ70А та ЗЛ78А суттєві при $p < 0,05$;

Спираючись на дані ураження септоріозом у 2020 та 2021 роках (табл. 4.5), лінії ЗЛ58А та ЗЛ22А були віднесені до сприйнятливих, HAR7 – відносно сприйнятлива, ЗЛ169А – відносно стійка, а ЗЛ70А та ЗЛ78А – до стійких. Останні дві лінії демонстрували стійкість в обидва роки досліджень, суттєво відрізняючись від решти всіх ліній.

Проведений двофакторний дисперсійний аналіз показників ураженості септоріозом лінійних зразків соняшнику протягом 2020–2021 років виявив, достовірний ($p < 0,05$) вплив генотипу, середовища, а також сумісної дії «генотип × середовище» на рівень фенотипового прояву ознаки, статично підтвердив ефект

погодних умов року та індивідуальності відповіді окремих генотипів на ураження хворобою. Оцінка інтенсивності впливу факторів на результативну ознаку, яку визначали стандартним методом, що базується на рівності девіат [60] показала, що близько 65 % від загального варіювання ознаки зумовлено генетичною природою лінії, трохи більше 20 % – впливом середовища, і лише близько 11 % – взаємодією «генотип × середовище».

Проведений парний t-тест для середніх значень ураженості показав, що лінія HAR7 суттєво ($p < 0,05$) відрізнялася за ураженістю септоріозом від усіх інших п'яти ліній у 2020 році і від ліній ЗЛ58А, ЗЛ70А та ЗЛ78А – у 2021 році. У гібридів з її участю в одних випадках вона виступала як менш стійкий батьківський компонент схрещування (ЗЛ70А × HAR7, ЗЛ78А × HAR7, ЗЛ169А × HAR7), в інших як більш стійкий (ЗЛ22А × HAR7 та ЗЛ58А × HAR7).

Виявлено, що дослідні лінії характеризуються контрастністю за стійкістю до септоріозу. Це дає загальне уявлення про матеріал, використаний для одержання гібридів та аналізу успадковування.

4.3 Оцінка ураження септоріозом гібридів F_1 соняшника та особливості успадковування до хвороби

Економічно вигідним і безпечним методом для захисту соняшника від септоріозу є створення стійких генотипів. Для цього необхідно виявлення корисних джерел стійкості серед культурного соняшника та диких видів *Helianthus*. На сьогодні генетична природа стійкості соняшнику до септоріозу достотно невідома. Є дані про те, що дикий *Helianthus* може бути корисним джерелом генів стійкості [104]. У деяких зразках культурного соняшнику L. N. Marques зі співавторами виявляли стійкість до септоріозу [179]. Дослідження стійкості до септоріозу та особливості її успадковування проводилося дослідниками на інших культурах. Дослідження на пшениці показали, що стійкість може відбуватися за

епістатичною, домінантною, частково домінантною, адитивною, рецесивною та неадитивною дією генів [92, 98]. Наявні дані в яких описано високостійкі генотипи озимої пшениці, що були отримані за рахунок схрещування двох чутливих батьків [247]. За дослідження Sahbi та ін. виявлено, що успадкування стійкості до *S. tritici* нащадками F₂ і F₃ обумовлено стійкістю, яку забезпечує один домінантний ген [211]. Kim Y. K. та співавтори встановили, що стійкість у поколіннях F₁ і F₂ пшениці до збудника *S. nodorum* викликана одним домінантним геном [156]. Fried P. M., Meister E. виявили, що сприйнятливість та генетична варіативність озимої пшениці до *S. nodorum* була переважно адитивною [129].

Оцінку ступеня ураження септоріозом у гібридів соняшника першого покоління проводили на стаціонарному штучному інфекційному фоні Інституту олійних культур. Для оцінки ступеня ураження використовували аналогічну шкалу, що і для селекційних ліній – «Шкала оцінки ступеня ураженості рослин соняшника збудником *S. helianthi*» (додаток А), яка включала шкалу градації (рис. 4.1). Гібриди F₁ соняшника отримані від схрещування контрастних за стійкістю до септоріозу ліній запорізької селекції та лінії походженням з США.

В таблицях 4.6, 4.7 та 4.8 представлені результати оцінки ураження гібридів F₁ протягом трьох дослідних років (2019–2021 рр.).

Таблиця 4.6

Оцінка ураження септоріозом гібридів соняшника F₁ (2019 р.)

Зразок	Кількість рослин, шт.	Ступінь ураження, %				Кількість уражених рослин, %
		-	±	+	++	
ЗЛ58А × НАR7	93	9,7±3,1	17,2±4	54,8±5,1	18,3±4	90,3±3,0
ЗЛ70А × НАR7	76	79,0±4,7	6,6±2,8	13,1±3,9	1,3±1,4	21,0±4,7*
ЗЛ78А × НАR7	87	75,9±4,6	17,2±4,0	2,3±1,6	4,6±2,2	24,1±4,5*
ЗЛ22А × 38 гіл2	58	41,4±6,5	1,7±2,9	37,9±6,4	19,0±5,6	58,6±6,5
ЗЛ169А × 38 гіл2	63	58,7 ±6,2	15,9±4,6	19,1±5,0	6,3±3,1	41,3±6,2

Примітка: * – відмінності за ураженістю рослин між гібридами ЗЛ70А × НАR7 і ЗЛ78А × НАR7 та ЗЛ58А × НАR7 суттєві при $p < 0,05$

Гібриди соняшника першого покоління мали різний ступінь ураження септоріозом у 2019 році (табл. 4.6). Гібриди комбінацій схрещування ЗЛ70А × НАR7 та ЗЛ78А × НАR7 були найменш ураженими септоріозом.

Гібрид ЗЛ70А × НАR7 мав 79 % здорових рослин. Уражених септоріозом рослин у даному генотипі було 21 %. За ступенем ураження – 6,6 % рослин з незначним та 13,1 % з середнім ураженням. З сильним ураженням було 1,3 % рослин.

Гібрид F₁ ЗЛ78А × НАR7 мав здорових рослин – 75,9 %, а уражених хворобою – 24,1 %. Більша частина рослин – 17,2 % мали ураження на нижніх листках, з середнім та сильним ураженням було 2,3 % та 4,6 % рослин.

Гібрид комбінації ЗЛ58А × НАR7 мав найбільше ураження збудником септоріозу. Наявне ураження патогеном мали 90,3 % рослин, з яких 54,8 % рослин були з середнім ступенем ураження, а 18,3 % з сильним, з ураженням на нижньому ярусі листя були 17,2% рослин. Не уражених хворобою було 9,7 % рослин.

Гібриди ЗЛ22А × 38 гіл2 та ЗЛ169А × 38 гіл2 мали середнє ураження, так у зразку де материнським компонентом виступала лінія ЗЛ22А було 58,6 % рослин з симптомами септоріозу. Серед яких з середнім ступенем ураження – 37,9 % рослин, з сильним ступенем – 19 % та з незначним – 1,7 % рослин. Відсоток рослин не уражених хворобою склав – 41,4 %.

У гібрида ЗЛ169А × 38 гіл2 виявлено 41,3 % рослин з наявним ураженням хворобою та 58,7 % рослин без ураження. Ступінь ураження був середній та незначний, 19,1 % та 15,9 % рослин. З сильним ураженням було 4,3 % рослин.

В таблиці 4.7 представлені результати оцінки ураження септоріозом гібридів соняшнику F₁ у 2020 році.

Таблиця 4.7

Оцінка ураження септоріозом гібридів соняшника F₁ (2020 р.)

Зразок	Кількість рослин, шт.	Ступінь ураження, %				Кількість уражених рослин, %
		-	±	+	++	
ЗЛ22А × HAR7	52	44,2±6,9	48,1±6,9	5,8±3,2	1,9±3,6	55,8±6,9
ЗЛ58А × HAR7	26	19,2±7,7	57,7±9,7	19,2±7,7	3,9±3,8	80,8±7,7
ЗЛ70А × HAR7	77	79,8±4,6	19,5±4,5	-	1,3±1,3	20,8±4,6 ^a
ЗЛ78А × HAR7	20	60,0±11	35,0±10,7	5,0±4,9	-	40,0±11 ^b
ЗЛ169А × HAR7	37	83,8±6,1	16,2±6,1	-	-	16,2±6,1 ^a
ЗЛ22А × 38 гіл2	43	39,5±7,5	2,4±2,3	39,5±7,5	18,6±5,9	60,5±7,5
ЗЛ169А × 38 гіл2	26	42,3±9,7	50,0±9,8	7,7±5,2	-	57,7±9,7

Примітка: ^a – відмінності за ураженістю рослин між гібридами ЗЛ70А × HAR7 і ЗЛ169А × HAR7 та ЗЛ22А × HAR7 і ЗЛ58А × HAR7 суттєві при $p < 0,05$; ^b – відмінності за ураженістю рослин між гібридом ЗЛ78А × HAR7 та ЗЛ58А × HAR7 суттєві при $p < 0,05$;

Найменш ураженими септоріозом у 2020 році (табл. 4.7) виявились гібриди ЗЛ70А × HAR7, ЗЛ78А × HAR7 та ЗЛ169А × HAR7. За кількісними та якісними показниками ураження, гібрид ЗЛ70А × HAR7 та гібрид ЗЛ78А × HAR7 були схожим на материнські лінії ЗЛ70А та ЗЛ78А. Гібрид ЗЛ169А × HAR7 був близьким за ураженням до материнської лінії ЗЛ169А.

Уражених рослин у гібридах F₁ комбінаціях схрещувань ЗЛ70А × HAR7, ЗЛ78А × HAR7 та ЗЛ169А × HAR7 було від 16,2 %, 20,8 % до 40 % відповідно. Ступінь ураження був різним, проте в усіх трьох зразках переважали рослини з ураженням нижнього ярусу листя, що характерно для їх материнських ліній ЗЛ70А, ЗЛ78А та ЗЛ169А. Рослин з незначним ураженням в генотипі ЗЛ169А × HAR7 було 16,2 %, в генотипі ЗЛ70А × HAR7 – 19,5 % та в генотипі ЗЛ78А × HAR7 – 35,0 %. Гібрид F₁ комбінації ЗЛ78А × HAR7 мав 5,0 % рослини з ураженням нижнього та середнього ярусу листків. У гібрида ЗЛ70А × HAR7 – 1,3 % рослин мали ураження всієї рослини.

Найбільше уражених рослин було в генотипі ЗЛ58А × HAR7, їх кількість склала 80,8 %. З них 57,7 % рослин мали незначний ступінь ураження, 19,2 % середній та 3,9 % рослин були сильно ураженими септоріозом. У даному зразку суттєві відмінності від материнської лінії спостерігались за ступенем ураження. Гібрид був більш стійким до хвороби у порівнянні з материнською лінією ЗЛ58А.

Гібрид F₁ комбінації ЗЛ22А × HAR7 був менш ураженим ніж лінія ЗЛ22А, але більше ніж лінія HAR7. За ступенем ураження більшість рослин гібриду мала незначний ступінь – 48,1 %, з середнім було – 5,8 % та з сильним – 1,9 %.

Гібриди ЗЛ169А × 38 гіл2 та ЗЛ22А × 38 гіл2 у 2020 році мали середнє ураження септоріозом. Кількість уражених рослин в даних генотипах варіювалась від 57,7 % до 60,5 % відповідно. У генотипі ЗЛ22А × 38 гіл2 переважав середній ступінь ураження хворобою – 39,5 % рослин та сильний – 18,6 %, а з ураженням на нижньому ярусі листя було – 2,4 % рослин. За ступенем ураження гібрид ЗЛ169А × 38 гіл2 мав 50 % рослин з ураженням тільки на нижньому листі та 7,7 % рослин з ураженням нижнього та середнього ярусів листків.

У 2021 році гібриди першого покоління уражувались септоріозом набагато сильніше у порівнянні з попереднім роком (табл. 4.8).

Таблиця 4.8

Оцінка ураження септоріозом гібридів соняшнику F₁ (2021 р.)

Зразок	Кількість рослин, шт.	Ступінь ураження, %				Кількість уражених рослин, %
		-	±	+	++	
ЗЛ22А × HAR7	12	8,3±8,0	58,4±14,2	33,3±13,6	-	91,7±8,0
ЗЛ70А × HAR7	20	40,0±11	55,0±11	5,0±4,9	-	60,0±11,0*

Примітка: * – відмінності між гібридами за ураженістю рослин суттєві при $p < 0,05$

З таблиці видно (табл. 4.8), що гібрид F₁ ЗЛ22А × HAR7 мав високий відсоток рослин уражених септоріозом – 91,7 %. Слід зазначити, що за ступенем ураження

даний зразок практично не відрізнявся від батьківської лінії HAR7. Більшість рослин – 58,4% мали незначне ураження, а 33,3 % рослин – середнє ураження.

Гібрид комбінації ЗЛ70А × HAR7 мав 60 % рослин з ураженням, з яких 55 % рослин характеризувались ураженням на нижньому ярусі листя та 5,0 % рослин мали ураження на нижньому та середньому ярусах.

Характер успадкування ураженості септоріозом у першому поколінні гібридів визначався за показником ступеня домінування (табл. 4.9).

Таблиця 4.9

Ступінь домінування ознаки ураженості септоріозом у першому поколінні гібридів соняшника (2020–2021 рр.)

Генотип F ₁	Ступінь домінування	Тип успадкування
2020		
ЗЛ22А × HAR7	- 0,31	проміжне успадкування
ЗЛ58А × HAR7	0,43	проміжне успадкування
ЗЛ70А × HAR7	- 0,35	проміжне успадкування
ЗЛ78А × HAR7	1,14	позитивне наддомінування
ЗЛ169А × HAR7	- 1,7	негативне наддомінування
ЗЛ22А × 38гіл	- 0,4	проміжне успадкування
ЗЛ169А × 38гіл	1,68	позитивне наддомінування
2021		
ЗЛ70А × HAR7	- 0,12	проміжне успадкування

Отримані у 2020 році ступені домінування за результатами аналізу гібридів першого покоління у більшості випадків виявили проміжне успадкування, а також позитивне і негативне наддомінування ознаки «ураженість септоріозом». Для гібриду F₁ ЗЛ70А × HAR7 показник ступеня домінування не змінився і в 2021 році, демонструючи проміжне успадкування досліджуваної ознаки.

Аналіз гібридів F₁ та їх батьківських компонентів, проведений у 2020 році (табл. 4.2, табл. 4.7) засвідчив, що гібриди успадковували ступінь ураження характерний для більш стійкої лінії з відповідної комбінації схрещування. У гібридів

першого покоління ЗЛ70А × HAR7, ЗЛ78А × HAR7 та ЗЛ169А × HAR7, де лінія HAR7 виступала менш стійким батьківським компонентом по відношенню до материнських ліній, симптоми хвороби спостерігали переважно на листках нижнього ярусу, що характерно материнським лініям ЗЛ70А, ЗЛ78А та ЗЛ169А. Аналогічна закономірність простежувалась і у 2021 році (табл. 4.3, табл 4.8) при аналізі гібридів F₁ комбінацій схрещування ЗЛ22А × HAR7 та ЗЛ70А × HAR7.

У гібридів F₁ ЗЛ22А × HAR7 та ЗЛ58А × HAR7 більш стійкою була лінія HAR7. Ступінь ураження хворобою був переважно на листках нижнього та середнього ярусів, що характерно для лінії HAR7. На відміну від ліній ЗЛ22А та ЗЛ58А, у яких симптоми хвороби переважали на листках середнього ярусу або всієї рослини.

У двох інших гібридів комбінацій ЗЛ22А × 38 гіл2 та ЗЛ169А × 38 гіл2, лінія ЛВ38 гіл2 була більш стійким компонентом схрещування у першому генотипі, а в другому виявилась менш стійким. Гібрид F₁ ЗЛ22А × 38 гіл2 мав меншу частку рослин з ураженням усіх листків у порівнянні з лінією ЗЛ22А, а гібрида F₁ ЗЛ169А × 38 гіл2 мав більшість рослин з ураженням нижнього ярусу листя, що відповідало ступеню ураженості лінії ЗЛ169А.

4.4 Оцінка ураження септоріозом гібридів F₂ соняшника та особливості успадкування до хвороби

Генетична стійкість соняшника до септоріозу вивчена недостатньо. В Бразилії досліди в умовах поля показали, що всього 6 сортів серед 24 дослідних генотипів, були найбільш стійкими до *S. helianthi* [179]. Значно більше досліджень стійкості до септоріозу на рослинах інших культур. За дослідженнями L. R. Nelson, D. Marshall не виявлено генів повної стійкості пшениці до *S. tritici* [190]. Зазначалось, що рівень стійкості деяких генотипів пшениці *Triticum aestivum* L. до *S. tritici* контролювався адитивними і домінантними ефектами генів [211]. Chartrain та ін. стверджували, що

лінія португальської пшениці мала високі рівні неспецифічної часткової стійкості та три специфічні гени, що її забезпечували [109]. У зразків ячменю та меліси було виявлено наявність значної внутрішньовидової мінливості за ознакою чутливості до септоріозу [157, 236].

Оцінку ураження септоріозом гібридів другого покоління від схрещування селекційних ліній з різною контрастністю до хвороби, проводили в умовах стаціонарного штучного інфекційного фону Інституту олійних культур за модифікованою шкалою (додаток А). Відмічалось, що сприйнятливі зразки уражувались цілими ділянками, на відміну від більш стійких до септоріозу дослідних зразків (додаток В. 1). Було враховано наявність ураження септоріозом гібридів F_1 під час оцінки гібридів другого покоління. Адже популяції F_2 отримані в результаті самозапилення рослин F_1 . В таблиці 4.10 представлені результати оцінки ураження гібридів F_2 септоріозом у 2020 році.

Таблиця 4.10

Оцінка ураження септоріозом гібридів F_2 соняшника (2020 р.)

Зразок	Ступінь ураження рослин F_1	Кількість рослин, шт.	Ступінь зараження, %				Заражених рослин, %
			-	±	+	++	
ЗЛ58А × НАR7	-	163	76,7	6,7	12,9	3,7	23,3±3,3
ЗЛ58А × НАR7	-	184	75,0	10,9	13,6	0,5	25,0±3,2
ЗЛ58А × НАR7	+	21	61,9	28,6	9,5	-	38,1±10,6
ЗЛ58А × НАR7	+	33	69,7	24,2	6,1	-	30,3±8,0
ЗЛ70А × НАR7	-	160	86,2	10,6	3,1	-	13,8±2,7
ЗЛ70А × НАR7	-	145	84,1	6,2	9,7	-	15,9±3,0
ЗЛ78А × НАR7	-	167	86,2	9,6	4,2	-	13,8±2,7
ЗЛ22А × 38 гіл2	-	156	88,5	7,7	3,8	-	11,5±2,6
ЗЛ22А × 38 гіл2	-	162	91,4	6,8	1,2	0,6	8,6±2,2
ЗЛ22А × 38 гіл2	+	153	60,8	13,7	19,6	5,9	39,2±3,9*
ЗЛ22А × 38 гіл2	+	162	44,4	10,5	30,9	14,2	55,6±3,9*
ЗЛ169А × 38 гіл2	-	146	79,5	13,0	7,5	-	20,5±3,3
ЗЛ169А × 38 гіл2	+	148	76,4	12,2	11,4	-	23,6±3,5

ЗЛ169А × 38 гіл2	+	176	50,0	10,2	23,3	16,5	50,0±3,8*
------------------	---	-----	------	------	------	------	------------------

Примітка: * – відмінності за ураженістю рослин між гібридами + та гібридами – в межах комбінації схрещування суттєві при $p < 0,05$

Жирним шрифтом виділено значне перевищення частоти зараження у порівнянні з F_2 популяціями від неінфікованих F_1 рослин у межах однієї комбінації схрещування.

Оцінка ураження септоріозом гібридів F_2 (табл. 4.10) показала, що гібриди комбінації ЗЛ58А × НАR7, які не мали ураження септоріозом в F_1 , характеризувались меншим ураженням та мали близько 75 % рослин не уражених хворобою, а від 23,3 % до 25 % рослин з наявним ураженням. Гібриди, що формувались на рослинах з ураженням септоріозом в F_1 , мали хворих рослин – 30,3 % – 38,1 %, а не уражених рослин від 61,9 % до 69,7 %. За ступенем ураження у більшості присутнє ураження на листках нижнього чи середнього ярусів. Ураження нижнього ярусу листя мали від 6,7 % до 10,9 % рослин, які були сформовані на гібридах F_1 не уражених септоріозом. А ураження середнього ярусу листків мали від 12,9 % до 13,6 % рослин даних зразків. У зразках отриманих від хворих рослин F_1 , незначний ступінь ураження спостерігався у 24,2 % – 28,6 %, а середній у 6,1 % – 9,5 % рослин.

Невеликий обсяг рослин двох останніх популяцій F_2 комбінації ЗЛ58А × НАR7 обумовлений низькою схожістю насіння, яка становила лише 10,5 – 16,5 %.

Рослини другого покоління комбінацій схрещування ЗЛ70А × НАR7 та ЗЛ78А × НАR7 були отримані від не уражених септоріозом рослин F_1 . Гібрид F_2 комбінації ЗЛ70А × НАR7 мав здорових рослин 86,2 %, а уражених септоріозом – 13,8 %. З них 10,6 % рослин мали незначне ураження, а 3,1 % рослин були з середнім ураженням. У гібрида F_2 комбінації ЗЛ78А × НАR7 було здорових рослин 86,2 %. Відсоток уражених склав – 13,8 %. З них 9,6 % рослин мали незначний ступінь, а 4,2 % рослин середній ступінь ураження. Дані комбінації гібридів були більш стійкими ніж популяції F_2 комбінації ЗЛ58А × НАR7 та показали більше 86 % рослин не уражених септоріозом.

У гібридів комбінації схрещування ЗЛ22А × 38гіл у 2020 році рослин уражених септоріозом виявлено – 8,6 – 11,5 % і 39,2 – 55,6 %. Відповідно перші два зразки отримані від здорових рослин F_1 , а інші два від уражених. Пріоритетним ступенем ураження виявився незначний та середній. У гібридів сформованих на здорових F_1 з незначним ступенем було 6,8 % та 7,7 %, а з середнім – 1,2 % та 3,8 %. Гібриди отримані з уражених F_1 мали 10,5 – 13,7 % рослин з незначним ступенем ураження та 19,6 – 30,9 % з середнім.

Кількість уражених рослин у популяціях F_2 комбінації ЗЛ169А × 38гіл, отриманих від уражених гібридів першого покоління, варіювалась від 23,6 % до 50 %. З них 10,2 % та 12,2 % мали незначний ступінь ураження хворобою, а 11,4 % та 23,3 % рослин мали ураження на нижньому та середньому ярусах листків, з ураженням усіх листків було 16,5 % рослин. У гібрида даної комбінації без ураження F_1 , хворих рослин було 20,5 %. З них 13 % мали ураження нижнього ярусу листя, а 7,5 % нижнього та середнього ярусу. Здорових рослин у цьому зразку було 79,5 %.

При оцінці на стійкість до септоріозу у 2021 році гібридів F_2 в межах кожної комбінації враховували наявне чи відсутнє ураження рослини F_1 .

Оцінка ураження гібридів F_2 у 2021 році (додаток В. 2) показала, що популяції F_2 ЗЛ22А × НАR7, які формувались на уражених рослинах F_1 мали від 15,5 % до 33 % рослин без ураження та від 67 % до 84,5 % рослин уражених септоріозом. Гібрид F_2 ЗЛ22А × НАR7, отриманий від здорових F_1 мав 74,3 % здорових рослин, що значно вище у порівнянні з двома попередніми популяціями, а рослин з ураженням було лише 25,7 %.

Зразки генотипу ЗЛ58А × НАR7 отримані від здорових рослин F_1 мали від 48,3 – 87,7 % рослин уражених септоріозом та від 12,3 – 51,7 % не уражених рослин. У сім'ях F_2 даного генотипу відсоток уражених рослин значно варіювався. Гібриди генотипу ЗЛ58А × НАR7, які отримані від уражених рослин F_1 мали 59,3 – 100 % уражених рослин та 11,7 – 40,7 % здорових рослин.

Популяції F_2 комбінації ЗЛ70А $\times$ НАR7 мали 42,4 % та 47,8 % здорових рослин та 52,2 % та 57,6 % з ознаками хвороби. Дані зразки були сформовані на здорових рослинах гібридів першого покоління. А гібриди тієї ж комбінації сформовані на рослинах F_1 з ознаками хвороби, мали 41 % та 70,1 % хворих рослин та 29,9 % і 59 % рослин без ураження. У даній комбінації схрещування також було виявлено сім'ї з сильним ураженням септоріозом, у випадку коли вони були отримані від інфікованих рослин F_1 .

Гібриди F_2 генотипу ЗЛ78А $\times$ НАR7 були сформовані на рослинах F_1 без ураження та з незначним ураженням. Зразки даного генотипу, сформовані на здорових F_1 мали 53,4 % та 62,2 % уражених рослин, а 37,8 % та 46,6 % здорових рослин. Гібриди, які отримані від рослин з незначним ураженням в F_1 , мали від 53,9 % до 81,6 % уражених та 18,4 % і 46,1 % здорових рослин.

Гібриди другого покоління ЗЛ169А $\times$ НАR7 сформовані на здорових рослинах в першому поколінні, мали від 47,8 % до 51,8 % уражених рослин. Рослин без ураження було 48,2 % та 52,2 %. У гібридів даного генотипу отриманих від рослин F_1 з незначним ураженням, хворих рослин було 44,4 % та 60 %, а здорових 40 % та 55,6 % рослин.

Рослини гібриду F_2 ЗЛ22А $\times$ 38 гіл2 сформовані на вільних від ураження F_1 мали від 76 % та 79,8 % здорових і 20,2 % та 24 % хворих рослин. А у зразках сформованих на уражених F_1 , кількість хворих рослин склала 67 % та 90,4 %, а здорових 9,6 % та 33 % рослин.

У популяціях F_2 генотипу ЗЛ169А $\times$ 38 гіл2 отриманих від здорових рослин першого покоління було від 43,9 – 58,5 % уражених септоріозом рослин та 46,2 – 56,1 % рослин без ураження. А у гібридах даного генотипу сформованих на рослинах F_1 з ураженням септоріозом кількість хворих рослин склала 54,1 – 65,5 %, а здорових 34,5 %, 39,6 % та 45,9 %.

Ступінь ураження в усіх зразках був різним від незначного, середнього до сильного. При аналізі стійкості до септоріозу у сімейства F_2 , були виявлені

закономірність успадкування ознаки «ступінь ураження» за даними типу більш стійкого батьківського зразка. Слід зазначити, що наявність чи відсутність зараження у гібридів F_1 суттєво впливала на кількість уражених рослин у популяції F_2 .

Аналізуючи стійкість до септоріозу сімей F_2 , виявлено закономірність успадкування ними даної ознаки на кшталт більш стійкого батька. Так, у популяціях F_2 генотипів $ЗЛ70А \times НАR7$ та $ЗЛ78А \times НАR7$ в умовах 2020 року інфікованих рослин було близько 14 %, тоді як стійкі батьки ($ЗЛ70А$ та $ЗЛ78А$) показували відповідно близько 13 % хворих рослин, а нестійкий ($НАR7$) – 38 %. У популяціях F_2 генотипу $ЗЛ58А \times НАR7$ з симптомами хвороби було від 23,3 % до 38,1 %, при цьому більш стійкий з даної комбінації $НАR7$ показував 38 % уражених рослин, а нестійка лінія $ЗЛ58А$ – близько 100 % (табл. 4.10). Аналогічна закономірність простежувалась й у 2021 році попри те, що рівень інфікування всього аналізованого рослинного матеріалу був значно вищий ніж у 2020 році.

Був проведений аналіз насіння гібридів другого покоління соняшнику на рівень олійності та якісний склад олії на фоні ураження зразків септоріозом (додаток В. 3). Значних відмінностей за показником олійності насіння зразків чи відхилень у показниках якісного складу олії не виявлено.

Висновки до розділу 4:

1. Встановлено, що лінії соняшнику $ЗЛ22А$, $ЗЛ58А$, $ЗЛ70А$, $ЗЛ78А$, $ЗЛ169А$, $ЛВ38$ гіл2 селекції Інституту олійних культур та лінія $НАR7$ походженням з США характеризувались різною стійкістю до септоріозу. Виявлено, що лінія $НАR7$ суттєво відрізнялася за ураженістю септоріозом від усіх ліній у 2020 році і від ліній $ЗЛ58А$, $ЗЛ70А$ та $ЗЛ78А$ – у 2021 році. У гібридів дана лінія в одних випадках виступала як більш стійкий компонент ($ЗЛ22А \times НАR7$ та $ЗЛ58А \times НАR7$), а в інших як менш стійкий батьківський компонент схрещування ($ЗЛ70А \times НАR7$, $ЗЛ78А \times$

HAR7, ЗЛ169А × HAR7). За результатами досліджень лінії ЗЛ58А і ЗЛ22А віднесені до сприйнятливих, лінія HAR7 та ЛВ38 гіл2 – відносно сприйнятливих, ЗЛ169А – відносно стійких, а ЗЛ78А і ЗЛ70А віднесені до стійких. Оцінка інтенсивності впливу факторів на досліджувану ознаку, показала, що близько 65 % від загального варіювання ознаки «ураженість септоріозом» зумовлено генетичною природою лінії, дещо більше 20 % зумовлено впливом середовища, і 11 % – взаємодією «генотип × середовище».

2. Встановлено, що ступінь ураженості *S. helianthi* у гібридів соняшника першого покоління успадковувся за типом більш стійкого до хвороби батьківського компонента схрещування. Виявлені різні типи успадкування за ознакою «ураженість септоріозом» у гібридів F₁. Переважно спостерігалось проміжне успадкування та в окремих генотипах позитивне і негативне наддомінування. Отже, генетичний контроль ураженості септоріозом здійснювався адитивно-домінантною системою генів.

3. Виявлено успадкування стійкості до септоріозу в популяціях F₂, яка була характерною для більш стійких батьківських зразків, тобто частка інфікованих рослин гібридів F₂ була близькою до частки уражених рослин стійких ліній. Встановлено, що на кількість рослин, уражених септоріозом в популяції F₂, впливали наявність або відсутність інфікування гібридної рослини в F₁.

Результати викладені в розділі 4, опубліковано у працях [28, 29, 32, 35, 36, 40, 168].

РОЗДІЛ 5

УРАЖЕННЯ СОНЯШНИКА СЕПТОРІОЗОМ В ПОЄДНАННІ З ІНШИМИ ЛИСТКОВИМИ ГРИБНИМИ ХВОРОБАМИ ТА ВИЯВЛЕННЯ НАСІННЄВОЇ ІНФЕКЦІЇ

Погодні умови Південного Степу України зазвичай досить посушливі з високими температурами повітря. Проте у 2021 році погодні умови даного регіону в вегетаційний період соняшника були найбільш вологими та теплими у порівнянні з іншими дослідними роками і сприяли розвитку багатьох хвороб, а особливо тих, що уражують листя соняшника. Температура у червні 2021 року склала 22,0 °С (табл. 2.1), а опадів в даному місяці випало 177 мм (табл. 2.2). Липень був досить теплими температура була 25,6 °С, кількість опадів склала 52 мм (табл. 2.1). Завдяки цим сприятливим умовам, було отримано важливі дані одночасного розвитку збудників на одній рослині, що викликають листкові грибні хвороби.

5.1 Оцінка зараження септоріозом зразків соняшника в поєднанні з фомозом, пероноспорозом і альтернаріозом

Відомо, що хвороби листя грибного походження такі як, фомоз, септоріоз, альтернаріоз широко поширені на соняшнику [186]. Науковці зазначають, що ураження рослин однією хворобою часто призводить до зараження іншою [246, 248].

За літературними даними відомостей про одночасний розвиток септоріозу та інших патогенів на рослинах соняшника досить мало. Brand S. I. та ін. вивчали одночасний вплив *A. helianthi* та *S. helianthi* на врожайність соняшнику. Їх дослідити показали, що при одночасному ураженні даними патогенами врожайність соняшнику значно знижувалась [90]. За даними літературних джерел одночасний розвиток збудників роду *Septoria* у поєднанні з різними патогенами виявляли на інших видах

рослин. Дослідниками зазначено, що *Septoria avenae* сприяв інтенсивному розвитку фомозу на рослинах вівса [110]. За даними досліджень Basu P. K., Butler G. обидва збудники конкурували між собою за одну площу листка [94]. Повідомлялось про позитивний вплив взаємодії між вірусом і *Septoria apiicola* на рослини селери [84]. Також були виявлені взаємодії між *Septoria glycinea* і *Pseudomonas glycinea* на зразках сої, які викликали зниження вмісту хлорофіла [130].

Оцінку рослин сояшнику на ураженість грибними патогенами на фоні ураження зразків септоріозом проводили на стаціонарному інфекційному фоні Інституту олійних культур. Ураження грибними патогенами аналізували у сім'ях F₂, отриманих від схрещування ліній запорізької селекції Інституту олійних культур з лінією родом із США.

У фазі початку цвітіння визначали ураження рослин септоріозом. А у фазу раннього дозрівання визначали ураження рослин сояшника альтернаріозом та фомозом. Оцінка ступеня ураження рослин альтернаріозом та фомозом, проводилася аналогічно септоріозу, візуальним оглядом усіх листків за шкалою (додаток А). Що стосується альтернаріозу, то враховували відсутність або наявність характерних симптомів.

Оцінка ураження рослин сояшнику пероноспорозом проводили аналогічно септоріозу. Початкову оцінку проводили у фазу 8 справжніх листків, оскільки поодинокі листки нижнього ярусу засихали, через ураження септоріозом. Остаточне оцінювання проводили під час оцінки ураження рослин септоріозом.

Одночасне зараження рослин сояшнику *S. helianthi* та іншими грибними збудниками визначали як частку рослин із симптомами септоріозу серед рослин, уражених іншими листовими хворобами.

Було виявлено розвиток септоріозу на рослинах сояшника окремо та у поєднанні з трьома іншими патогенами *Plasmopara halstedii* (рис. 5.1), *Phoma macdonaldii* (рис. 5.2) і *Alternaria alternate* (рис. 5.3).

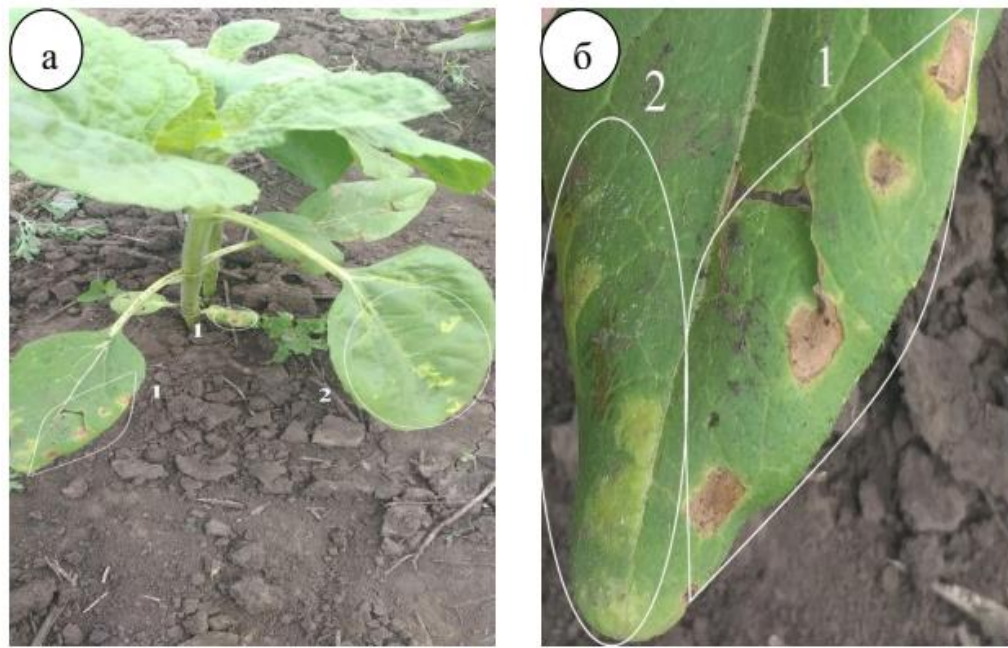


Рис. 5.1 Ураження септоріозом (1) та пероноспорозом (2) рослин соняшника (а – ураження присутнє на усіх листка, в тому числі на сім'ядольному листку; б – ураження на справжньому листку соняшника двома хворобами (септоріозом та пероноспорозом)).

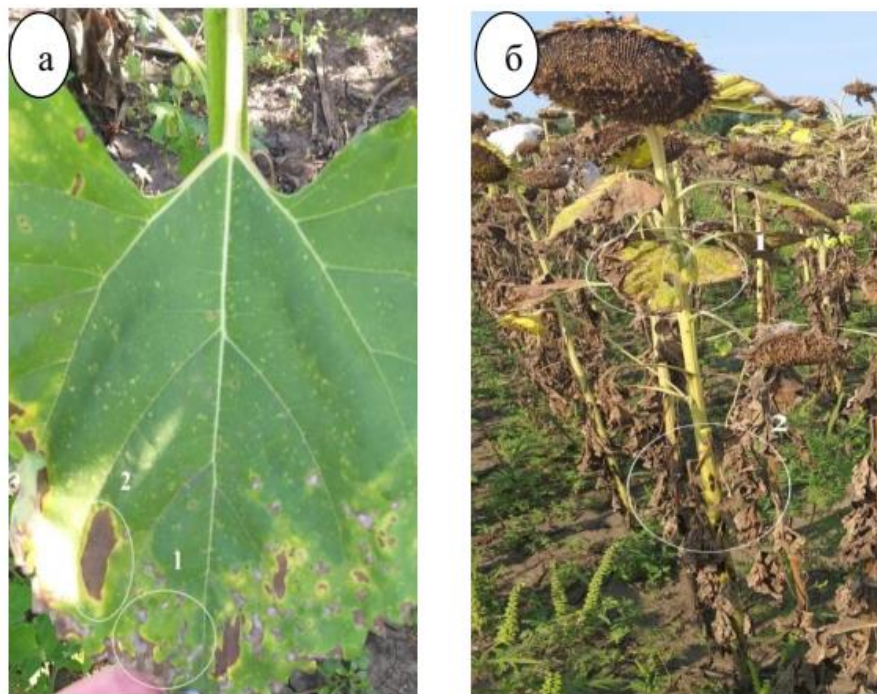


Рис. 5.2 Ураження рослин септоріозом (1) у поєднанні з фомозом (2) (а – ураження на листку соняшника; б – ураження на листках та стеблі соняшника)



Рис. 5.3 Одночасне ураження рослин септоріозом (1) та альтернаріозом (2)

Слід зазначити, що одночасний розвиток септоріозу та пероноспорозу спостерігався на різних стадіях розвитку рослин соняшника.

Одночасне ураження рослин септоріозом та пероноспорозом було виявлено на стадіх – 8 справжніх листків та раннього дозрівання (додаток Г. 1). Слід зазначити, що ураження рослин пероноспорозом було характерним для вторинної стадії розвитку хвороби. У деяких випадках рослини з одночасним ураженням септоріозом та пероноспорозом розвивались до стадії раннього дозрівання, проте незважаючи на формування кошика, повноцінне насіння не формувалось.

Результати оцінки ураження зразків септоріозом окремо та у поєднанні з пероноспорозом і альтернаріозом представлені в таблиці 5.1.

Таблиця 5.1

Оцінка ураження септоріозом окремо та в поєднанні з пероноспорозом і
альтернаріозом на соняшнику

Зразок	Кількість рослин F ₂ , шт.	Всього уражених <i>S. helianthi</i>	<i>P. halstedii</i>		<i>A. alternate</i>	
			всього уражених рослин	з них з септоріозом	всього уражених рослин	з них з септоріозом
1.1	103	91	9	9	17	12
1.2	131	79	8	8	41	8
1.3	59	35	1	1	22	1
1.4	60	29	5	4	-	-
1.5	82	59	4	2	-	-
2.1	114	93	14	14	1	-
2.2	103	55	6	5	2	-
2.3	89	48	15	13	-	-
2.4	74	46	4	3	9	5

Зразки 1.1 – 1.5 відповідають F₂ (ЗЛ58А × НАR7); 2.1–2.4 – F₂ (ЗЛ78А × НАR7)

З таблиці видно (табл. 5.1), що у сім'ях F₂ генотипів ЗЛ58А × НАR7 та ЗЛ78А × НАR7 було виявлено ураження зразків септоріозом у поєднанні з несправжньою борошнистою росою та альтернаріозом. В цих зразках інфікування *P. halstedii* досягало 16,8 %. Водночас більшість з них були зараження *S. helianthi*. Ступінь ураження несправжньою борошнистою росою у більшості був сильним і лише у декількох рослин середнім.

Слід відміти, що перші симптоми септоріозу були виявлені на сім'ядольних лисках (рис. 6.1), що могло вплинути на нормальний обмін речовин молодій рослині і знизити її стійкість до інших листкових хвороб.

Деякі зразки F₂ даних генотипів мали до 37,2 % рослин інфікованих *A. alternate*. Проте, з них лише третина рослин з септоріозом одночасно уражувалась

альтернаріозом. Слід зазначити, що зразки ЗЛ58А × HAR7 були найбільше ураженими збудником *A. alternate* на відміну від зразків іншого генотипу.

У таблиці (додаток Г. 2) представлені результати спільного розвитку септоріозу та фомозу на зразках соняшника у 2020 році.

Було виявлено досить сильний розвиток фомозу у даному році. Практично в усіх зразках відмічався спільний розвиток фомозу та септоріозу. Кількість рослин одночасно уражених фомозом і септоріозом – 24,0 % (додаток В. 2). Зараженість рослин лише фомозом складала 96,8 % рослин. Рослин уражених лише септоріозом у даних зразках було 25,6 %. Суттєвої різниці за частотою одночасного зараження рослин септоріозом та фомозом в генотипах з різною стійкістю до септоріозу у даному році не спостерігалось. Це пов'язано з тим, що умови 2020 року були менш сприятливі для інтенсивного розвитку септоріозу у порівнянні з 2021 роком.

У таблиці 5.2 наведено результати спільного розвитку септоріозу та фомозом у 2021 році на рослинах соняшнику у зразках F₂, що суттєво відрізняються від попереднього року досліджень.

Таблиця 5.2

Оцінка ураження септоріозом окремо та в поєднанні з фомозом на рослинах соняшника (2021 р.)

Зразок	Кількість рослин F ₂ , шт.	Септоріоз					Фомоз					
		Заражені рослини	Ступінь ураження				Заражені рослини	з них з септоріозом	Ступінь ураження			
			-	±	+	++			-	±	+	++
1.1	103	91	12	14	26	51	72	64	31	10 (9)	62 (55)	-
1.2	131	79	52	35	26	18	78	61	53	3	72 (61)	3
1.3	59	35	24	9	14	12	26	14	33	1	25 (14)	-
1.4	60	29	31	8	15	6	29	21	31	3 (3)	26 (18)	-
1.5	82	59	23	18	24	17	22	12	58	-	21 (12)	1
1.6	96	53	43	36	12	5	58	29	38	16 (8)	42 (21)	-
1.7	133	114	19	38	56	20	108	92	5	-	108 (92)	-
1.8	106	94	12	55	33	6	100	89	6	-	100 (89)	-
1.9	121	121	-	15	35	71	106	106	20	5 (5)	101 (101)	-
1.10	114	100	14	13	46	41	56	48	58	1 (1)	55 (47)	-
2.1	114	93	21	28	40	25	107	81	14	6	100 (80)	1 (1)
2.2	103	55	48	28	18	9	90	45	13	5 (1)	84 (43)	1
2.3	89	48	41	12	19	17	59	17	30	-	59 (17)	-
2.4	74	46	28	21	17	8	51	29	23	-	51 (29)	-
3.1	116	98	18	33	42	23	72	54	53	11 (11)	59 (43)	2
3.2	106	71	35	25	9	37	56	21	50	42 (16)	5 (1)	9 (4)
4.1	97	68	29	34	31	3	32	8	65	7	25 (8)	-
4.2	100	41	59	32	9	-	87	36	13	3 (2)	81 (33)	3 (1)
5.1	99	44	55	34	10	-	77	29	22	59 (24)	17 (5)	1
5.2	70	42	28	11	29	2	44	19	26	31 (15)	12 (4)	1

Примітка: у дужках вказано кількість рослин заражених *S. helianthi*. Зразки 1.1 – 1.10 відповідають F₂ (ЗЛ58А × НАР7); 2.1 – 2.4 – F₂ (ЗЛ78А × НАР7); 3.1 – 3.2 – F₂ (ЗЛ22А × НАР7); 4.1 – 4.2 – F₂ (ЗЛ70А × НАР7); 5.1– 5.2 – F₂ (ЗЛ169А × НАР7).

У ході дослідження було виявлено, що соняшник досить сильно уражувався септоріозом (табл. 5.2). Відсоток уражених рослин у родинях F_2 коливався від 41 % до 100 %. Ступінь ураження був різним – від незначного до сильного, в залежності від зразка і генотипу.

Найбільша кількість рослин, уражених септоріозом була серед зразків генотипу ЗЛ58А × НАR7. Кількість уражених рослин у 10 зразках даного генотипу коливалась від 48,3 % до 100 %. З низ незначний ступінь ураження мали 23,9 % рослин, середній – 28,5 % і сильний – 24,5 % відповідно.

Зразки F_2 комбінацій ЗЛ78А × НАR7 і ЗЛ22А × НАR7 були уражені септоріозом та фомозом, аналогічно до зразків генотипу ЗЛ58А × НАR7. Серед рослин уражених септоріозом були рослини з ураженням листків нижнього, середнього та верхнього ярусів приблизно в рівних пропорціях.

Зразки комбінацій схрещування ЗЛ70А × НАR7 та ЗЛ169А × НАR7 були уражені септоріозом значно меншою мірою, ніж вище вказані. Крім того, рослин з сильним ураженням хворобою майже не було – 1,5 % та 1,1 %.

Встановлено, що зразки соняшника можуть одночасно уражуватись септоріозом та фомозом. Фомоз уражував рослини з різною інтенсивністю (табл. 5.2).

В зразках генотипу ЗЛ58А × НАR7 ураження фомозом коливалось від 26,8 % до 94,3 %. Більшість рослин мали середнє ураження 60,8 %, з них з септоріозом – 78,6 %. Незначне ураження фомозом мали всього 3,8 % рослин, з них 77,8 % рослин були з наявним септоріозом.

У генотипах ЗЛ70А × НАR7 ураження фомозом найчастіше було на листках середнього ярусу, а у генотипах ЗЛ169А × НАR7 – нижнього. Серед даних зразків, кількість одночасно уражених фомозом та септоріозом склала всього 38,3 % рослин.

Слід зазначити, що у більшості зразків фомоз уражував саме листки нижнього та середнього ярусів рослин. З сильним ступенем ураження цією хворобою рослин

соняшника практично не було. Це може свідчити про те, що дана інфекція не переходила на верхні яруси рослин. Вочевидь цьому сприяли погодні умови, а саме відсутність опадів у другій половині вегетаційного періоду соняшника (табл. 2.2).

Виявлено, що фомоз розвивався на рослинах, як з наявним септоріозом, так і на рослинах без ураження. У деяких випадках фомоз уражував рослини соняшника більш інтенсивно у порівнянні з септоріозом. Така інтенсивність ураження спостерігалась у зразках F₂ комбінацій схрещування ЗЛ58А × НАR7, ЗЛ70А × НАR7 та ЗЛ78А × НАR7.

Частота зараження рослин соняшнику *S. helianthi* у поєднанні з іншими грибними збудниками представлена у таблиці 5.3.

Таблиця 5.3

Частота зараження рослин соняшнику *S. helianthi* у поєднанні з іншими грибними патогенами

Патогени	Всього заражених рослин	Заражених <i>S. helianthi</i>	
		шт.	%
<i>Phoma macdonaldii</i>	1330	875	65,7 ± 1,30 ^{b,c}
<i>Plasmopara halstedii</i>	66	59	89,3±3,80 ^{a,c}
<i>Alternaria alternata</i>	92	26	28,2±4,69 ^{a,b}

^{a,b,c} – відмінності між збудниками достовірні на рівні 0,1 % значущості

Як видно з таблиці (табл. 5.3), кількість рослин уражених фомозом та септоріозом одночасно склала 65,7 %. В той же час, більше 30 % рослин уражених фомозом не мали симптомів септоріозу. Тобто розвиток фомозу відбувався як на уражених септоріозом рослинах, так і на не уражених хворобою. Однак частота одночасного інфікування рослин збудниками септоріозу та фомозу у генотипах з різною стійкістю до септоріозу суттєво відрізнялася. У найбільш чутливих до

септоріозу зразків комбінації схрещування ЗЛ58А × HAR7 кількість рослин одночасно інфікованих двома збудниками становила більше 80 %, тоді як у більш стійких до септоріозу зразків комбінацій схрещування ЗЛ70А × HAR7 і ЗЛ169А × HAR7 цей показник не перевищував 40 %.

Серед патогенів у спільному розвитку зі збудником *S. helianthi* мав перевагу *P. halstedii*. Кількість рослин, уражених пероноспорозом у поєднанні з септоріозом становила близько 90 % від загальної кількості рослин, уражених лише *P. halstedii*. Це свідчить про те, що збудники *S. helianthi* та *P. helianthi* можуть розвиватись на одній рослині та призводити до зниження її основних фізіологічних функцій.

Показник одночасного ураження соняшника альтернаріозом та септоріозом був досить низьким у порівнянні з загальним ураженням рослин лише альтернаріозом. Одночасний розвиток *A. alternata* та *S. helianthi* був менше 30 %. Це може означати, що збудник *Alternaria* уникає ураження рослин з наявним ураженням септоріозом, тобто між ними спостерігається певний антогонізм.

За результатами дослідження виявлено, що зразки соняшнику досить сильно уражувались септоріозом до 100 % та можуть уражуватись іншими грибними листовими патогенами соняшника в залежності від генотипу. Слід зазначити, що збудник септоріозу може виступати сприятливим фактором для розвитку інших грибних хвороб листя на рослинах соняшника.

5.2 Ідентифікація насіннєвих патогенів соняшнику та їх вплив на схожість насіння на тлі ураження рослин септоріозом

Важливою умовою, для якості продовольчих культур є здорове насіння. Саме насіння є одним із головних факторів поширення різноманітних патогенів. Передача збудника з насінням збільшує його шанси на виживання та встановлення контакту зі сприйнятливими до нього рослинами [118, 122]. Насіннєві патогени знижують вміст

білків, вуглеводів, йоду, холестерину та олійності насіння соняшника [222]. Важливою частиною комплексних стратегій профілактики і захисту є ідентифікація та характеристика патогенів, що поширюються з насінням [136].

Зазвичай саме на оболонці насіння залишаються спори та міцелій багатьох фітопатогенних грибів. В насінні може зберігатись інфекція, що становить значний ризик як джерело зараження [74, 88, 122, 237, 246]. Збудники, які передаються з насінням впливають на розвиток рослин та знижують продуктивність сільськогосподарських культур. Вони призводять до некрозу та гниття насіння, зниження схожості та пошкодження сходів рослин [88, 136]. Під час системних інфекцій насіння відбувається зараження проростків [127].

На сьогодні недостатньо досліджена передача збудника *S. helianthi* з насінням соняшнику. За даними літературних джерел, інформація досить суперечлива. Деякі вчені вважають, що збудник *S. helianthi* може поширюватись з насінням соняшника, інші спростовують такий шлях поширення патогену.

Отримати матеріал із зараженого насіння може бути досить складно, адже патогенні гриби плодоносять не регулярно, для цього мікологами був розроблений метод вологої камери. Також часто використовують поживні середовища для культивування мікроорганізмів у лабораторних умовах [160, 238].

Оцінку ураження рослин септоріозом та аналіз польової схожості насіння проводили на стаціонарному штучному інфекційному фоні Інституту олійних культур. Аналізували насіння зразків 1–4, отримане від самозапилення гібридів F_1 комбінації схрещування 3Л58А $\times$ НАР7 з різним ступенем ураження рослин септоріозом.

Зразок F_1 3Л58А $\times$ НАР7, який формув насіння 1-го зразка, був не ураженим септоріозом. Насіння зразків 2, 3 та 4 було отримано від рослин F_1 з середнім ступенем ураження хворобою. Дані гібриди характеризувались ураженням листків нижнього та середнього ярусів.

Оцінку ступеня ураження рослин F_1 проводили у 2019 – 2021 рр. шляхом візуального огляду всіх листків за шкалою: «Шкала оцінки ступеня ураженості рослин соняшника збудником *S. helianthi*» (додаток А).

Фітопатологічне дослідження насіння соняшнику проводили в лабораторії фітопатології Інституту захисту рослин НААН. З метою визначення ураження насіння фітопатогенами його поміщали у вологу камеру та стерильне поживне середовище. Ідентифікацію збудників проводили згідно стандартних методик [5, 14].

У стерильних умовах поверхнево знезаражене насіння зразків, промите та простерилізоване 96 % розчином спирту, розміщали в чашки Петрі на попередньо залите картопляно-глюкозне поживне середовище з додаванням Тритону-Х 100 та антибіотика гентаміцину. Огляд чашок Петрі проводили на 7–10 добу в умовах вологості камери та на 10–14 добу на поживному середовищі. Ідентифікацію фітопатогенів проводили за допомогою мікроскопа за морфологічною характеристикою спор. По кожному зразку як у вологій камері, так і на поживному середовищі аналізувались по 20 насінин.

Аналіз дослідного насіння виявив присутність різної мікобіоти, грибів родів *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Trichoderma*, *Penicillium* та бактеріальну інфекцію (табл. 5.4).

Таблиця 5.4

Ураженість патогенами насіння, отриманого від рослин соняшнику з різною чутливістю до септоріозу, та їх родовий склад

Зразок	Ураженість рослини F_1 септоріозом у 2019 р.	Кількість зараженого насіння в F_2 , %			
		поверхнева інфекція (волога камера)		внутрішня інфекція (стерильне поживне середовище)	
1	ураження відсутнє	<i>Alternaria</i>	15	<i>Penicillium</i>	5
		<i>Aspergillus</i>	5	<i>Trichoderma</i>	50
		<i>Rhizopus</i>	25	-	-

	всього уражених, %	45		55	
2	середній ступінь зараження (уражені листки нижнього і середнього ярусів)	<i>Alternaria</i>	75	<i>Alternaria</i>	15
		Бактеріальна інфекція	25	Бактеріальна інфекція	25
		<i>Cladosporium</i>	10	-	-
				-	-
		<i>Mucor</i>	50	-	-
		<i>Penicillium</i>	5	<i>Penicillium</i>	10
	всього уражених, %	> 100		50	
3	середній ступінь зараження (уражені листки нижнього і середнього ярусів)	<i>Alternaria</i>	45	<i>Penicillium</i>	15
		Бактеріальна інфекція	15	<i>Trichoderma</i>	5
		<i>Cladosporium</i>	10	-	-
		<i>Rhizopus</i>	40	<i>Rhizopus</i>	15
	всього уражених, %	> 100		35	
4	середній ступінь зараження (уражені листки нижнього і середнього ярусів)	<i>Alternaria</i>	20	-	-
		<i>Aspergillus</i>	35	-	-
		Бактеріальна інфекція	5	-	-
		<i>Mucor</i>	15	-	-
	всього уражених, %	75		не виявлено	

Зараження насінневою інфекцією мали всі чотири дослідні зразки (табл. 5.4). Рівень інфікування одним збудником коливався від 5 % до 75 %.

Насіння зразків 2 та 3 виявилось найбільш зараженим (додаток Г. 3). У 2019 році дане насіння сформувалось на рослинах уражених септоріозом на нижньому та середньому ярусах листя. В умовах вологої камери з насіння зразків 2 та 3 виділяли 6 видів збудників. Серед них представники роду *Alternaria* із зараженістю насіння від 45 % до 75 %, *Cladosporim* – 10 %, бактеріальна інфекція від 15 % до 25 %, які були розподілені в обох вибірках. Крім того, патогени родів *Mucor* та *Penicillium* із рівнем

зараження від 5 % до 50 % були виділені з насіння зразка 2. В зразку 3 був присутній *Rhizopus* із рівнем зараження від 15 % до 40 %.

На поживному середовищі із насіння зразка 2 виділено збудників роду *Alternaria* зі ступенем зараженості 15 % та бактеріальну інфекцію – 25 %. За цих умов також було виділено *Penicillium* в обох зразках із рівнем зараження від 10 % до 15 %.

Насіння зразка 1 у 2019 році було сформовано на рослині яка характеризувалася повною відсутністю ураження септоріозом. В умовах вологої камери із насіння цього зразка виділено збудників роду *Alternaria* із зараженістю 15 %, *Aspergillus* – 5 %, *Rhizopus* – 40 %. Із насіння дослідженого на поживному середовищі виділяли *Penicillium*, рівень зараженості 10 %, *Trichoderma* – 50 %.

Слід зазначити, що серед виділених грибів патогенними є представники родів *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Mucor*, *Penicillium* та *Rhizopus*. Патогени родів *Alternaria* і *Aspergillus* можуть виділяти мікотоксини.

У зразку 4 насіннєву інфекцію виділяли лише за допомогою вологої камери. Серед ізольованих збудників були *Aspergillus* із зараженістю 35 %, *Alternaria* – 20 %, бактеріальна інфекція – 5 % та *Mucor* – 15 %.

Встановлено, що альтернаріоз був найпоширенішим насіннєвим патогеном і присутнім на насінні всіх чотирьох дослідних зразків. Проте зразки 2 і 3 мали найвищий рівень інфекції *Alternaria* (45 % і 75 %). Для зразків 2 і 3, на відміну від інших, також було характерне ураження *Cladosporium*. Бактеріальна інфекція спостерігалася в трьох зразках, чутливих до *Septoria*, але зразки 2 і 3 уражувались сильніше.

Найбільше розмаїття збудників та вищій рівень зараженості виявлено у зразках, які були сформовані на рослинах чутливих до септоріозу. Це може бути пов'язано з впливом *S. helianthi* на зниження імунітету рослин і їх стійкості до інфекції. Проте виділити збудник *S. helianthi* з насіння не вдалося. Ймовірно це пов'язано з

наявністю інших збудників, які розвивались значно швидше як у вологій камері, так і на поживному середовищі на відміну від даного патогена, тим самим пригнічуючи його подальший розвиток.

Відсутність збудника *S. helianthi* на насінні соняшнику може бути пов'язана з його належністю до системних грибів, як і інших збудників *Septoria* – *S. linicola*, *S. glycines*, *S. linicola*, *S. glycines*. Адже встановлено, що системні патогени проникають у клітини зав'язі інфекційним міцелієм і утворюють теліоспори або «сплячі спори». Такі спори не виділяються під час аналізу насіння і залишаються в стані спокою на поверхні, поки насіння не проросте. Гриб розвивається у подальшому по мірі розвитку сходів, а зараження відбувається під час проростання [188].

Лабораторну схожість насіння соняшнику оцінювали згідно з ДСТУ 4138-2002 [14]. Насіння кожного зразка висаджували в рівних кількостях на фільтрувальний папір у чашки Петрі. На дно кожної чашки поміщали диски паперу, а один диск на кришку чашки і зволожували до повного вмісту вологи. Насіння пророщували у термостаті при температурі 20 °С. Проростання відмічали на 10 добу, енергію росту на 4 добу.

У таблиці 5.5 наведено дані про польову та лабораторну схожість насіння дослідних зразків 1–4. В обох дослідках виявлено відмінності між зразками за схожістю насіння.

Таблиця 5.5

Польова та лабораторна схожість насіння, отриманого від рослин із різним рівнем ураження септоріозом

Зразок	В польових умовах				В лабораторних умовах	
	всього висіяне насіння, шт.		з них схоже, %		не проросле, %	проросле, %
	2020	2021	2020	2021		
1	200	160	81,5±2,7	71,2±3,5	0	100
2	200	120	16,5±2,6	5,0±1,9	100	0
3	200	120	10,5±2,1	8,3±2,5	100	0
4	200	160	78,5±2,9	75,6±3,3	0	100

Насіння зразка 1 (табл. 5.5), яке сформоване на здорових рослинах, характеризувалось достатньо високою схожістю в польових умовах. Показник схожості коливався протягом дослідних років від 71,2 % до 81,5 %. У лабораторних умовах насіння цього зразка проростало на 100 %.

Польова схожість насіння зразків 2 і 3 в обидва роки досліджень була низькою. У 2020 році вона не перевищувала 20 %, а в 2021 році – 10 %. У 2021 році в лабораторних умовах це насіння взагалі не проросло, що добре видно не лише з таблиці 5.3, але і з рисунку (додаток Г. 4). Слід зазначити, що материнські рослини, які сформували насіння цих зразків у 2019 році, мали ураження септоріозом середнього ступеня.

Водночас насіння зразка 4, яке сформоване на материнській рослині з середнім ступенем ураження, як і попередні зразки, в польових умовах 2020 та 2021 років,

характеризувалось схожістю, яка не поступалась польовій схожості зразка 1. За лабораторних умов 100 % насіння зразка 4 також виявилось пророслим (додаток Г. 4).

З отриманих даних видно, що насіння зразків 2 і 3 як в польових, так і в лабораторних умовах суттєво відрізнялось за показником схожості насіння від двох інших зразків. Очевидно, погана схожість насіння в цих зразках зумовлена зараженням насіння на фоні ураження материнських рослин септоріозом. Саме ці зразки характеризувались найбільшою різноманітністю патогенів та найвищим рівнем зараженості насіння. Зразки 1 і 4 порівняно зі зразками 2 і 3 мали значно нижчий рівень зараженості насіння, що відбилося на його польовій та лабораторній схожості.

Висновки до розділу 5:

1. Виявлено, що в умовах надмірної вологості навколишнього середовища інтенсивно розвивались листові хвороби, в тому числі септоріоз з ураженням до 100 % окремих зразків. В умовах Південного Степу України було виявлено ураження рослин соняшнику септоріозом у поєднанні з пероноспорозом, фомозом та альтернаріозом. Серед патогенів у спільному розвитку зі збудником *S. helianthi* домінував *P. halstedii*. Рослини, які мали ураження пероноспорозом, майже всі були ураженими септоріозом. Серед рослин, заражених альтернаріозом, лише третина була уражена септоріозом. Фомозом уражувались рослини, як з наявним ураженням септоріозом так і не уражені патогеном.

2. Слід зазначити, що симптоми септоріозу у вигляді некротичних плям спостерігали на сім'ядольних листках соняшнику, що могло призводити до порушення обміну речовин і зниження захисних сил рослин. Зважаючи на це, можна припустити, що септоріоз є сприятливим фактором для розвитку інших листових

хвороб, таких як пероноспороз, фомоз, альтернаріоз. Характерно, що більш стійкі до септоріозу генотипи, на відміну від менш стійких, характеризувались відсутністю ураження всієї рослини фомозом.

3. Виявлено, що насіння зразків соняшнику було заражене різною мікобіотою, збудниками 7 родів грибів – *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Mucor*, *Penicillium*, *Rhizopus*, *Trichoderma*, а також бактеріальною інфекцією. Серед виявлених фітапатогенних грибів нешкодочинними є лише представники *Trichoderma*. Саме оболонка насіння була заражена патогенами у більшості зразків.

4. Найбільше різноманіття збудників та найвищий рівень зараженості із сумарним ураженням понад 100 %, виявлено на непророслому насінні, яке утворилося на рослинах, уражених септоріозом. Незважаючи на високий рівень зараженості рослин септоріозом, які утворили дане насіння, не виявлено зараження насіння збудником *S. helianthi*.

5. Спостерігалась залежність між рівнем зараження насіння збудником *Alternaria* та здатністю насіння до проростання. Даний збудник негативно впливав, як на польову, так і на лабораторну схожість насіння. До того ж встановлено, що збудник *Alternaria* може локалізуватися як всередині, так і на поверхні насіння.

Результати викладені у розділі, опубліковано в працях: [38, 39, 167].

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі наведено теоретичне та практичне узагальнення, яке полягає у вивченні біології збудника *S. helianthi*, виділення патогенна у чисту культуру, розробка способу штучного зараження збудником септоріозу в умовах фітотрону та встановленні особливостей успадкування стійкості гібридами F_1 та F_2 до септоріозу в умовах Південного Степу України.

1. Встановлено, що збудник *S. helianthi* активно ріс на твердому поживному картопляно-глюкозному середовищі. За різних температур культивування збудник мав відмінності у формуванні міцелію. Визначено, що оптимальна температура для росту та розвитку даного збудника в умовах *in vitro* складає 22–23 °C. Спори збудника у чистій культурі виділялись на 10-й день культивування. Гриб *S. helianthi* зберігав свою патогенність та здатність до зараження міцелієм на протязі тривалого часу, що підтверджує розроблений спосіб штучного зараження в умовах фітотрону. Розвиток септоріозу на рослинах соняшника в умовах Південного Степу України зазвичай починався у травні і суттєво залежав від погодних умов.

2. Розроблено спосіб штучного інфікування соняшника збудником септоріозу в умовах фітотрону. Для зараження рослин використовували міцеліальну суспензію збудника *S. helianthi*, що дає можливість проводити зараження рослин за відсутності спор патогену у чистій культурі. Виявлено, що за штучного інфікування рослин в умовах фітотрону перші симптоми хвороби з'являлись на 10–12 день. Спори збудника виділялись на 15 –20 день після інокуляції. Спосіб штучного інфікування рослин соняшника забезпечує надійне інфікування збудником *S. helianthi*, можливість використання його незважаючи на сезонність, вірогідну та швидку оцінку стійкості зразків соняшника до септоріозу.

3. Селекційні лінії соняшнику, оцінені за ураженістю та ступенем ураженості, виявили контрастність за стійкістю до септоріозу, яка найбільше виявилась у 2020

році. Найбільшою стійкістю характеризувалась лінія ЗЛ70А з характеристиками ураженості 12,5 % та значеннями ступеня ураженості 87,5 % («–» відсутнє ураження на усіх листках) та 12,5 % («±» уражувались листки нижнього ярусу). Найменшу стійкість мала лінія ЗЛ58А з ураженістю 97,9 % та значеннями ступеня ураженості 2,1 % («–» відсутнє ураження на усіх листках), 6,5 % («±» уражувались листки нижнього ярусу), 45,7 % («+» уражувались листки нижнього та середнього ярусу) та 45,7 % («++» ураження наявне на усіх листках). За результатами оцінки у різні роки лінії ЗЛ22А та ЗЛ58А виявились сприйнятливими до хвороби, НАР7 та ЛВ38 гіл2 – помірно сприйнятливими, ЗЛ169А – помірно стійкою, а лінії ЗЛ70А та ЗЛ78А – стійкими. За даними двофакторного дисперсійного аналізу показників ураженості септоріозом лінійних зразків соняшника виявлено, що близько 65 % загального варіювання ознаки обумовлено генетичною природою лінії, дещо більше 20 % – впливом середовища та близько 11 % – взаємодією «генотип×середовище».

4. Аналіз гібридів першого покоління, отриманих від схрещування ліній запорізької селекції та лінії походженням з США, у більшості випадків виявив проміжне успадкування, а також позитивне і негативне наддомінування ознаки «ураженість септоріозом». Отримані дані свідчать, що генетичний контроль ураженості септоріозом здійснюється адитивно-домінантною системою генів. Встановлено, що успадкування ступеня ураженості патогеном *S. helianthi* у гібридів першого покоління соняшника йде за типом більш стійкої до хвороби батьківської форми.

5. Виявлено, що популяції F_2 успадковували стійкість до септоріозу на кшталт більш стійкого батька, показуючи частку інфікованих рослин близьку до більш стійкої лінії з цієї комбінації схрещування. Встановлено, що на рівень ураження септоріозом популяції F_2 може впливати наявність або відсутність інфікування септоріозом рослини F_1 .

6. Встановлено, що септоріоз є сприятливим фактором для розвитку іншої листової інфекції на рослинах соняшника. Виявлено розвиток фомозу, альтернаріозу та пероноспорозу одночасно з септоріозом на одній рослині. Уражених рослин пероноспорозом у поєднанні з септоріозом було близько 90 % від загальної кількості рослин, уражених тільки пероноспорозом. Спільний розвиток альтернаріозу та септоріозу складав менше 30 %, у порівнянні з загальним ураженням рослин лише альтернаріозом. Фомоз з більшою частотою уражував рослини соняшника ніж пероноспороз та альтернаріоз. Кількість рослин уражених фомозом та септоріозом одночасно складала 65,7 %. Слід зазначити, що у зразків комбінації ЗЛ58А × HAR7, які є чутливими до септоріозу, кількість рослин одночасно інфікованих двома збудниками, склала більше 80 %, тоді як у гібридах комбінації ЗЛ70А × HAR7 і ЗЛ169А × HAR7, які є більш стійкими до септоріозу, цей показник не перевищував 40 %.

7. В умовах штучного інфекційного фону Інституту олійних культур НААН насіння соняшника уражувалось різноманітною мікобіотою, що належать до 7 родів грибів – *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Mucor*, *Penicillium*, *Rhizopus*, *Trichoderma*, а також бактеріальною інфекцією. Найбільший рівень інфікування з загальним ураженням понад 100 % та найбільша різноманітність патогенів виявлені на несхожому насінні, яке було сформовано на рослинах, уражених септоріозом. У більшості насіння інфікованою була лише оболонка. Виявлено зв'язок між рівнем зараження насіння збудником альтернаріозу та його здатністю до проростання. Негативний вплив даного патогена відбивається як на польовій, так і на лабораторній схожості насіння.

8. Не виявлено поверхневого чи системного зараження насіння збудником *S. helianthi*, незважаючи на високий рівень зараження цією хворобою рослин, що формували дане насіння. Встановлено, що збудник альтернаріозу може локалізуватися як зовні, так і усередині насінини.

РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

У селекційно-генетичній роботі з соняшником з метою створення сучасних, високотехнологічних, стійких до септоріозу гібридів та сортів соняшника рекомендується:

- проводити культивування збудника септоріозу *in vitro* за температури 22–23 °C;
- за штучного зараження, у тому числі в умовах фітотрону, використовувати міцеліальну суспензію збудника *S. helianthi*;
- використовувати стійкі до септоріозу лінії соняшника, такі як ЗЛ70А та ЗЛ78А;
- враховувати вплив погодних умов року на прояв симптомів септоріозу;
- використовувати модифіковану шкалу оцінки: «Шкала оцінки ступеня ураженості рослин соняшника збудником *S. helianthi*»;
- враховувати, що на рівень ураження септоріозом може впливати наявність або відсутність інфікування збудником рослини, з якої отримано насіння;
- враховувати, що частота спільного зараження рослин соняшника септоріозом та іншими листовими хворобами варіює та є найбільшою у випадку з пероноспорозом.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Антипова Л. К., Базаренко О. С., Яровий В. О., Шаповалов А. І. Вплив погодних умов на поширення хвороб соняшнику в умовах півдня України. *Виклики для аграрної науки та освіти: зб. тез II міжнар. наук.-практ. конф., м. Київ, Миколаїв, Херсон, 10–12 квітня 2019 року*. Київ, Миколаїв, Херсон, 2019. С. 206–209.
2. Бабаянц О. В., Бабаянц Л. Т. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней. Одеса : ВМВ, 2014. 400 с.
3. Бабич В. О., Боровська І. Ю., Шарипіна Я. Ю., Наконечна М. С., Сірко А. С., Костенко Ю. С., Парій Я. Ф., Симоненко Ю. В. Результативність комплексної системи добору ліній соняшника, оцінена за проявом господарсько-цінних ознак у гібридів F₁. *Генетика і селекція в сучасному агрокомплексі : матеріали VI Всеукраїнської наук.-практ. конф., м. Умань, 15 жовт. 2021 р. Умань, 2021*. С. 3–4.
4. Бережненко Ж. І., Шугурова Н. О., Дем'яненко Т. Т. Стійкість ліній соняшнику проти поширених на території південного-регіону України рас несправжньої борошнистої роси. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур НААН*. 2006. № 11. С 132–133.
5. Билай В. Методы экспериментальной микологии. Киев : Наукова думка, 1982. 552 с.
6. Боровська І. Ю. Створення ліній соняшнику з груповою стійкістю до хвороб. *Селекція і насінництво*. 2014. Вип. 105. С. 5–15.
7. Боровська І. Ю., Петренкова В. П., Коломацька В. П. Вплив умов року на показники успадкування стійкості до збудників фомопсису і сірої гнилі F₁ соняшнику. *Селекція і насінництво*. 2016. Вип. 109. С. 8–18.

8. Вареник Б. Ф., Боровська І. Ю., Дарморис К. М. Стійкість до захворювання самозапилених ліній та гібридів соняшнику (*HELIANTHUS ANNUUS L.*) вітчизняної селекції. *Збірник наукових праць СГІНЦНС*. 2016. Вип. 28. С. 44–56.
9. Васильківський С. П., Кочмарський В. С. Селекція і насінництво польових культур. Біла Церква, 2016. 376 с.
10. В Україні названо ураженість посівів соняшнику хворобами (по регіонам). URL : <https://agronews.ua/news/v-ukraini-nazvano-urazhenist-posiviv-soniashnyku-khvorbamy-ro-rehionam/> (дата звернення: 18.05.2020).
11. Гаврилюк М. М., Салатенко В. Н., Чехов А. В. Олійні культури в Україні : монографія. Київ : Основа, 2007. 416 с.
12. Генетика и селекция подсолнечника : пер. з англ. / Шкорич Д. та ін. Харьков, 2015. 540 с.
13. Дерменко О. П. Хвороби соняшника : рекомендації щодо діагностики та заходів захисту. Київ : НУБІП, 2017. 36 с.
14. ДСТУ 4138–2002. Насіння сільськогосподарських культур. Методи визначення якості. [Чинний від 2004–01–01]. Вид. офіц. Київ, 2003. 172 с.
15. Ермантраут Є. Р., Присяжнюк О. І., Шевченко І. Л. Статистичний аналіз агрономічних дослідних даних в пакеті Statistika 6.0. Методичні вказівки. Київ : ПоліграфКонсалтинг, 2007. 56 с.
16. Заїка Є. В. Ефект гетерозису та успадкування господарсько цінних ознак у гібридів F₁ пшениці м'якої озимої в зоні Північного Лісостепу. *Наукові доповіді Національного університету біоресурсів і природокористування України*. 2015. № 5. С. 1–14.
17. Зозуля О. Л. Селекція і насінництво польових культур. Київ : Урожай, 1993. 416 с.

18. Ільків Л. А. Економічні аспекти виробництва соняшнику. *Молодий вчений*. 2019. № 10. С. 661–665.
19. Кириченко В. В., Петренкова В. П., Черняєва І. М., Маркова Т. Ю., Боровська І. Ю. Захист соняшника від хвороб і шкідників. *Посібник українського хлібороба*. 2009. С. 32–39.
20. Кириченко В., Петренкова В., Черняєва І., Маркова Т., Сокол Т. Насінева інфекція соняшнику. *Посібник українського хлібороба*. 2009. № 9. С. 17–19.
21. Кириченко В. В., Коломацька В. П., Макляк К. М., Сивенко В. І. Виробництво соняшнику в Україні : стан і перспективи. *Вісник ЦНЗ АПВ Харківської області*. 2010. № 7. С. 281–287.
22. Кириченко В. В., Коломацька В. П., Рудник-Іващенко О. І. Селекція і насінництво – суттєвий чинник підвищення продуктивності олійних культур. *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин*. 2013. № 1. С. 4–8.
23. Кириченко В. В., Петренкова В. П., Коломацька В. П., Боровська І. Ю., Єгорова Н. Ю. Ефективність імунологічних досліджень у стабілізації урожайності соняшнику. *Вісник аграрної науки*. 2017. № 5. С. 33–36.
24. Кифоренко В. І. Інтенсивна технологія виробництва насіння соняшнику. Київ : Знання, 1987. 47 с.
25. Колодійчук В., Кривенко А., Шушківська Н. Практикум із сільськогосподарської фітопатології. Київ : Центр учбової літератури, 2019. 232 с.
26. Кутіщева Н. М., Шугурова Н. О. Створення гібридів соняшника з високими показниками господарсько-цінних ознак та стійкістю до ураження збудниками хвороб. *Науково-технічний бюлетень інституту олійних культур НААН*. 2015. Вип. 22. С. 75-81.

27. Левицька Х. М., Лях В. О. Хвороби соняшнику та методи боротьби з ними. *Актуальні проблеми та перспективи розвитку природничих, медичних та фармацевтичних наук* : збірник тез VII Регіональна наук. – практ. конф. студентів, аспірантів та молодих вчених. Запоріжжя, 2018. С. 160–162.

28. Левицкая К. М., Лях В. А. Устойчивость линий подсолнечника разного происхождения к септориозу и ее наследование гибридами F_1 . *Науково-технічний бюлетень інституту олійних культур НААН*. 2019. Вип. 27. С. 6–12. DOI: 10.36710/ioc-2019-27-01

29. Левицька Х. М. Ураженість грибними хворобами зразків соняшнику різного походження в умовах Степу України. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. інтер.-конф. Запоріжжя, 2020. С. 37–38.

30. Левицька Х. М., Лях В. О. Отримання чистої культури збудника септоріозу соняшника *Septoria helianthi*. *Сучасні проблеми біології, екології та хімії* : збірник тез VI Міжнародна наук.-практ. конф. Запоріжжя, 2020. С. 46–47.

31. Левицька Х. М., Сорока А. І., Лях В. О. Отримання чистої культури збудників септоріозу та альтернативіозу соняшника. *Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві* : матеріали XIV Наук. конф. молодих вчених. Чернігів, 2020. С. 38–41.

32. Левицька Х. М. Оцінка селекційних ліній соняшника на стійкість до септоріозу в 2019–2020 роках. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. інтер.-конф. Запоріжжя, 2021. С. 43–44.

33. Левицька Х. М., Лях В. О. Оцінка інтенсивності ураження соняшника септоріозом методом штучного інфікування в умовах фітотрону. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур НААН*. 2021. Вип. 30. С. 15–23. DOI:10.36710/ioc-2021-30-02

34. Левицкая К. М. Оценка интенсивности поражения линий подсолнечника септориозом в условиях фитотрона. *Наукові засади підвищення ефективності сільськогосподарського виробництва* : матеріали V Міжнародної наук.-практ. конф. присвячена – 205-річчю від дня заснування факультету. Харків, 2021. С. 137–139.

35. Левицька Х. М., Лях В. О. Особливості успадкування стійкості до збудника септоріозу соняшника гібридами F_1 . *Карантин і захист рослин*. 2022. 1. С. 8–12. DOI: 10.36495/2312-0614.2022.1.8-12

36. Левицька Х. М. Оцінка інтенсивності ураження септоріозом гібридів другого покоління соняшника. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук.-практ. конф. Запоріжжя, 2022. С. 8–9.

37. Левицька Х. М., Сорока А. І. Особливості розвитку збудника *Septoria helianthi* в умовах *in vitro*. *Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві* : матеріали XV Наук. конф. молодих вчених. Чернігів, 2022. С. 130–132.

38. Левицька Х. Виявлення насінневої інфекції у селекційної лінії соняшника, високо сприйнятливої до септоріозу. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. інтер.-конф. Запоріжжя, 2023. С. 46–47.

39. Левицька Х. Ураження зразків соняшника септоріозом у комбінації з іншими плямистостями. *Молода наука–2023* : збірник тез XVI Університетська наук.-практ. конф. студентів, аспірантів, докторантів і молодих вчених. Запоріжжя, 2023. С. 245–246.

40. Левицька Х. М., Лях В. О. Особливості успадкування стійкості до септоріозу у поколіннях F_1 та F_2 соняшнику. *Науково-технічний бюлетень інституту олійних культур НААН*. 2023. Вип. 34. С. 24–32. DOI: 10.36710/IOC-2023-34-03

41. Лихочвор В. В., Петриченко В. Ф. Рослинництво. Сучасні інтенсивні технології вирощування основних польових культур. Львів : НВФ, «Українські технології». 2006. 730 с.

42. Лісовий М. П., Лісова Г. М. Наукові основи генетичного захисту рослин в Україні. *Міжвідомчий тематичний науковий збірник «Захист і карантин рослин»*. 2013. Вип. 59. 168–173.

43. Лісовий М. П., Лісова Г. М. Шляхи зміни патогенності грибів – збудників хвороб рослин. *Міжвідомчий тематичний науковий збірник «Захист і карантин рослин»*. 2015. Вип. 61. С. 188–197.

44. Мельничук Ф. С., Марченко О. А., Васильєв А. А. Вплив зрошення на фітопатогенний комплекс на соняшнику в умовах Лісостепу України. *Таврійський науковий вісник*. 2020. № 116. С. 32–41.

45. Методика проведення фітопатологічних досліджень за штучного зараження. Держкомісія України по випробуванню та охороні сортів рослин. Київ : ТОВ Алефа, 2001. 40с.

46. Методика проведення фітопатологічних досліджень за штучного зараження рослин. Київ, 2016. 56 с.

47. Методичні рекомендації з обліку чисельності шкідників і розповсюдженості хвороб в посівах соняшнику : навч. посіб / Боровська І. Ю., Петренков В. П., Маркова Т. Ю., Черняєва І. М. Харків : 2013. 68 с.

48. Муха Т. І. Розвиток септоріозу листя на сортах пшениці озимої миронівської селекції. *Миронівський вісник*. 2015. №1. 189–196.

49. Наукові основи агропромислового виробництва в зоні Степу України / за ред. М. В. Зубець та ін. Київ : Аграрна наука, 2010. 986 с.

50. Никитчин Д. И. Подсолнечник: биохимия, селекция, возделывание. Пологи, 2002. 464 с.

51. Основи селекції польових культур на стійкість до шкідливих організмів : навч. посіб. / за ред. В. В. Кириченка, В. П. Петренкової. Харків : ІР ім. В. Я. Юр'єва НААН України, 2012. 320 с.

52. Петренкова В. П., Рабінович С. В., Черняєва І. М., Чернобай Л. М. Генетична стійкість озимої пшениці до листкових хвороб. *Селекція і насінництво*. 2004. Вип. 88. С. 116–129.

53. Петренкова В., Боровська І, Кириченко В. Стійкість соняшнику до некротичних патогенів. Харків : Магда LTD, 2012. 296 с.

54. Писаренко В. М., Писаренко П. В. Захист рослин: екологічно обґрунтовані системи. Полтава : ІнтерГрафіка, 2002. 288 с.

55. Подлесна А. О. Виробництво соняшнику в Україні та світі. *Вісник студентського наукового товариства*. 2018. № 1. С. 26–29.

56. Ретьман С. В., Кислих Т. М., Михайленко С. В., Шевчук О. В., Базикіна Н. Г. Хвороби соняшнику. *The Ukrainian Farmer*. 2018. № 3. С. 32–36.

57. Ретьман С. В., Базикіна Н. Г., Кислих Т. М., Шевчук О. В. Септоріоз соняшнику: поширення та розвиток в правобережному лісостепу України. *Wielokierunkowosc Jako Gwarancja Postępu Naukowego* : Міжнар. наук.-практ. конф. м. Варшава, 20 лют. 2020 р. Варшава, 2020. С. 78–80. DOI 10.36074/21.02.2020.v1.24.

58. Селекція і насінництво сільськогосподарських рослин: підручник. / Молоцький М. Я., Васильківський С. П., Князюк В. І., Власенко В. А. Київ : Вища освіта, 2006. 463 с.

59. Сиводед Є. В., Кирик М. М., Колесніченко О. В., Мельник В. І. Особливості біології гриба *Phomopsis helianthi* та патогенезу фомопсису соняшника. *Біоресурси і природокористування*. 2018. № 3–4. С. 41–48.

60. Статистична обробка і оформлення результатів експериментальних досліджень (із досвіду написання дисертаційних робіт) : навч. посіб. /

Кисельов О. В., Комарова І. Б., Мілько Д. О., Бакарджієв Р. О. Запоріжжя : Статус, 2017. 1181 с.

61. Сухомуд О. Г. Стійкість пшениці озимої до ураження септоріозом залежно від сорту. *Новітні агротехнології*. 2013. № 1. С. 11–17.

62. Троценко В. І. Соняшник: селекція, насінництво, технологія вирощування : монографія. Суми : Університетська книга, 2001. 184 с.

63. Шевченко І. А. Особливості весняно-польових робіт у Запорізькій області в умовах 2016 року. Науково-практичні рекомендації. Запоріжжя, 2016. 48 с.

64. Шемавн'юв В. І., Ковалевські Н. І., Мороз В. В. Насінництво польових культур : навч. посіб. Дніпропетровськ : ДДАУ, 2004. 232с.

65. Шугурова Н. О., Бережненко Ж. І. Структура популяції збудника несправжньої борошнистої роси соняшнику у регіоні центрального степу Ураїни. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур НААН*. Запоріжжя, 2005. № 10. С. 187–189.

66. Чехов А. В. Олійні культури в Україні. Київ : Основа, 2007. 416 с

67. Якісний стан ґрунтів Запорізької області та шляхи підвищення їх родючості / О. М. Маркін та ін.; Запоріжжя : Інформаційний збірник, 2011. 66 с.

68. Aabida, Ashraf S., Tariq A S. , Malik H. A., Nagoo S. A., Buhroo Z. I. Status of Septoria Leaf Spot (*Septoria lycopersici*. Speg.) of Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) in North and Central Kashmir Areas of J & K. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 2021. 10 (3). P. 543–548.

69. Aabida, Ashraf S., Malik H. A., Zargar R., Shaheena A. Nago, Z. I. Buhroo, Vaseema Yousuf, Masarat Bashir. *In vivo* and *in vitro* studies on morphological characterization of *Septoria lycopersici* causing leaf spot disease in tomato. *Plant Archives*. 2021. Vol. 29, No 1. P. 1440–1444. DOI: 10.51470/PLANTARCHIVES.2021.v21.no1.193

70. Abdullah S., Al-Mosawi K. Fungi associated with seeds of sunflower (*Helianthus annuus*) cultivars grown in Iraq. *Phytopathologia*. 2010. 57. P. 11–20.
71. Abou Al Fadil T., Naffaa W., Martinez Y., Dechamp-Guillaume G. Mode of penetration by *Phoma macdonaldii* in susceptible and tolerant sunflower genotypes. *Journal of Plant Protection*. 2011. Vol. 29, No 1. P. 131–138.
72. Acimovic M. Occurrence of sunflower diseases in Bulgaria, Romania, Hungary and Yugoslavia. *Helia*. 1981. 3. P. 33–36.
73. Acimovic M. Bolesti suncokreta. Novi Sad : Naucni institut za ratarstvo i povrtarstvo, 1998. 736 p.
74. Addrah M., Zhang Y., Zhang J., Liu L., Zhou H., Chen W., Zhao J. Fungicide Treatments to Control Seed-borne Fungi of Sunflower Seeds. *Pathogens*. 2020. 9 (1). P. 1–17. DOI: 10.3390/pathogens9010029
75. Aghajani M. A., Aghapour B., Michailides T. J. First report of Septoria leaf spot of pistachio in Iran. *Australasian Plant Disease Notes*. 2009. 4. P. 29–31. DOI: 10.1071/DN09012
76. Akar H., Kaya Y. The genetic characterization of wild sunflower species (*Helianthus* spp.) and interspecific hybrids based on broomrape resistance. International Agricultural, Biological and Life Science Conference. 1–3 September 2021. Edirne, 2021. P. 1010–1025.
77. Alcantara E., Morales-Garcia M., Diaz-Sanchez J. Effects of broomrape parasitism on sunflower plants: Growth, development, and mineral nutrition. *Journal of Plant Nutrition*. 2006. 29 (7). P. 1199–1206.
78. Allen S. J., Brown J. F. White blister, petiole greying and defoliation of sunflowers caused by *Albugo tragopogonis* Australas. *Plant Pathol*. 1980. 9. P. 8–9.
79. Allard R.W. Principles of Plant Breeding. Printed in the United States of America : John Wiley & Sons, 1999. 264 p.

80. Andersen E. J., Ali S., Byamukama E., Yen Y., Nepal M. P. Disease resistance mechanisms in plants. *Genes*. 2018. 9. P. 339–369.
81. An Yuan-Yan, Dayarathne Monika C., Zeng Xiang-Yu, Phillips J. L Alan, Hyde Kevin D., Wang Yong. Molecular and morphological assessment of *Septoria* species associated with ornamental plants in Yunnan Province, China. *J. Fungi*. 2021. 7 (6). P. 483. doi.org/10.3390/jof7060483
82. Angus W. J., Fenwick P. M., Berry S. T. A breeder's perspective on disease resistance breeding. Proceedings of the Conference, Scotland, 23–24 Febr. 2010. Scotland, 2010. P. 69–74.
83. Asim M., Siddig El., Azhary El. A Study on seed-borne fungi of sunflower (*Helianthus annuus* L.). Department of crop protection faculty of Agriculture University of Khartoum: a thesis. *Plant Pathology*. 2008. P. 75.
84. Ataga A. E., Epton H. A. S., Frost R. R. Interaction of virus-infected celery and *Septoria apiicola*. *Plant Pathol.* 1999. 48 (5). P. 620–626.
85. Avni T. C. A., Anupriya S., Rai P., Maan K. Effects of heating and storage on nutritional value of sunflower oil. *Journal of Undergraduate Research and Innovation*. 2016. Vol. 2, No 1. P. 196–202. DOI: 10.1002/fsn3.1783
86. Aydogdu M. Impact of seedling infection of *Septoria tritici* blotch on bread wheat. *Journal of Animal and Plant Sciences*. 2021. 31 (2). P. 500–508. DOI: 10.36899/JAPS.2021.2.0239
87. Bartholomew Saanu Adeleke, Olubukola Oluranti Babalola. Oilseed crop sunflower (*Helianthus annuus*) as a source of food: Nutritional and health benefits. *Food Science and Nutrition*. 2020. Vol. 8, No 9. P. 4666–4684.
88. Barret M., Guimbaud J., Darrasse A., Jacques M. Plant microbiota affects seed transmission of phytopathogenic microorganisms. *Molecular Plant Pathology*. 2016. 17 (6). P. 791–795. DOI: 10.1111/mpp.12382

89. Brand S. I., Heldwein A. B., Radons S. Z., Rosa da Silva J., Puhl A. J. Severity of Septoria leaf spot and sunflower yield due to leaf wetness duration. *Journal of Agricultural Science*. 2018. Vol. 10, No 10. P. 178–188. DOI: 10.5539/jas.v10n10p178
90. Brand S. I., Heldwein A. B., Radons S. Z., Maldaner I. C., Hinnah F. D., Guse F. I., Rosa da Silva J. Effect of *Alternaria* and *Septoria* spot on sunflower yield. *Int. J. Biometeorol.* 2020. 64 (12). P. 2153–2160. DOI: 10.1007/s00484-020-02006-8
91. Bassay Blum L. E. Reduction of incidence and severity of *Septoria lycopersici* leaf spot of tomato with bacteria and yeasts. *Ciencia Rural*. 2000. Vol. 30 (5). P. 761–765. doi.org/10.1590/S0103-84782000000500003
92. Bastam S. V., Ramezanpour S. S., Soltanloo H., Kia S., Kalate M., Pahlevani M.H. Inheritance of resistance to septoria tritici blotch (STB) in some Iranian genotypes of wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Genetics and Molecular Biology*. 2010. Vol. 2 (3). P. 034–042.
93. Basarigid K., Karina K., Jagadish K., Shadakshari Y., Geetha K. Evaluation of different culture media for *Alternaria helianthi* causing blight in sunflower. *International Journal of Plant Protection*. 2013. Vol. 6 , No 2. P. 457–461.
94. Basu P. K., Butler G. Assessment of brown spot (*Septoria glycines*) alone and in combination with bacterial blight (*Pseudomonas syringae* pv. *glycinea*) on soybeans in a short-season area. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 1988. 10. P. 78–82. doi.org/10.1080/07060668809501769
95. Baqer R. S., Fayyadh M. A. Control of *Septoria* leaf spot disease on celery by some plant extracts. *International Journal of Agricultural and Statistics Sciences*. 2022. Vol. 18. P. 2439–2444.
96. Beest D. E., Shaw M. W., Pietravalle S., Bosch van den F. A predictive model for early-warning of Septoria leaf blotch on winter wheat. *European Journal of Plant Pathology*. 2009. 124 (3). P. 413–425. DOI:10.1007/s10658-009-9428-0

97. Beil G. M., Atkins R. E. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum. *Iowa State Coll. J. Sci.* 1965. Vol. 39. 345–358.
98. Berraies S., Gharbi M. S., Rezgui S., Yahyaoui A. Estimating grain yield losses caused by septoria leaf blotch on durum wheat in Tunisia. *Chilean journal of agricultural research*. 2014. Vol. 74, No 4. P. 432–437. doi.org/10.4067/S0718-58392014000400009
99. Berglund D. R. Sunflower Production. for edit. Berglund D. R. North Dakota, 2007. 122 p.
100. Bentourtou F., Bentata F., Labhilili M., Ibijbijan J., Maafa I., Taibi K., Allam L. *In vitro* activity of antagonistic fungi towards *Septoria* spp. *Journal of Chemical and Pharmaceutical Research*. 2017. 9 (6). P. 169–176.
101. Berlanger I., Powelson M. L. Verticillium wilt. *The Plant Health Instructor*. 2000. P. 1–10. DOI: 10.1094/PHI-I-2000-0801-01.
102. Bertero A. B., Vazquez A. N. A new race of *Verticillium dahliae* Kleb. *Proceedings-of-the-International-Sunflower-Conference (USA)*. 1982. P. 177–178.
103. Bishaw Z., Struik C P., Van Gastel A. J. G. Farmer's seed sources and seed quality: 2. seed health. *International Journal of Plant Production*. 2013. 7 (4). P. 1735–6814.
104. Block C. C. Evaluation of wild *Helianthus annuus* for resistance to *Septoria* leaf blight. *Proc 27th sunflower research workshop*. Fargo, ND, 2005. 6 p.
105. Buric A., Fakic B., Oruc M., Horoz E. Calibration of the Light Microscope. 2021. P. 1–8.
106. Bouchetat F., Aissat A. Evaluation of the genetic determinism of an F₁ generation of barley resulting from a complete diallel cross between autochthones and introduced cultivars. *Heliyon*. 2019. 5. P. 02744. DOI: 10.1016/j.heliyon.2019.e02744

107. Castano F., Gulya T., Re J., Echeverria M., Rodríguez R. Reaction of some sunflower accessions to *Albugo tragopogonis* and *Sclerotinia sclerotiorum* infections. *Helia*. 2005. Vol. 23, No 43. P. 25–32.
108. Carson M. L. Effects of two foliar pathogens on seed yield of sunflower. *Plant Disease*. 1986. 71. P. 549–551. DOI: 10.1094/PD-71-0549.
109. Chartrain L., Joaquim P., Berry S. T., Arraiano L. S., Azanza F., Brown J. K. M. Genetics of resistance to septoria tritici blotch in the Portuguese wheat breeding line TE 9111. *Theor Appl Genet*. 2005. 110 (6). P. 1138–1144. doi: 10.1007/s00122-005-1945-4
110. Clark R. V. Evaluation of oats for resistance to *Septoria* leaf blotch and black stem. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 1980. 2. P. 213–216.
111. Cohen Y., Sackston W. E. Seed infection and latent infection of sunflowers by *Plasmopara halstedii*. *Canadian Journal of Botany*. 1974. 52 (1). P. 1–4. DOI: 10.1139/b74-027
112. Covarelli L., Tosi L. Presence of sunflower downy mildew in an integrated weed control field trial. *Journal of Phytopathology*. 2006. Vol. 154, No 5. P. 281–285. doi.org/10.1111/j.1439-0434.2006.01094.x
113. Crous P. W., Quaedvlieg W., Sarpkaya K., Can C., Erkilic A. Septoria-like pathogens causing leaf and fruit spot of pistachio. *IMA Fungus*. 2013. 4 (2). P. 187–199. DOI: 10.5598/ima fungus.2013.04.02.04
114. Cuk L. Infection of sunflower leaves by ascospores of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Helia*. 1979. Vol. 2. P. 63–64.
115. Cunfer B. M., Johnson J. W. Relationship of glume blotch symptoms on wheat heads to seed infection by *Septoria nodorum*. *Transactions of the British Mycological Society*. 1981. Vol. 76. P. 205–211.

116. Das S., Pattanayak S., Bhargavi B. Over view of Septoria diseases on different crops and its management. *International Journal of Agriculture Environment and Biotechnology*. 2020. 13 (3). P. 351–370. DOI: 10.30954/0974-1712.03.2020.13
117. Dicu G., Dumitrescu N., Radu M., State D., Fuia S., Diaconescu O. Improving sunflower for resistance for resistance to *Orobanche* and tribenuron methyl herbicides – sunflower hybrid PF100. *Helia*. 2009. 32 (51). P. 119–126. DOI: 10.2298/HEL0951119D
118. Dipali Majumder, Thangaswamy Rajesh, Suting E. G., Debbarma Ajit. Detection of seed borne pathogens in wheat: recent trends. *Australian Journal of Crop Science*. 2013. 7 (4). P. 500–507.
119. Donald P. A., Venette J. R. Relationship between *Phoma macdonaldii* and prematur death of Sunflower in Noth Dakota. *Plants Deasease*. 1987. 71. P. 466–468.
120. Duggar B. M. Fungous Diseases of Plants: With Chapters on Physiology, Culture Methods and Technique. University of Michigan Library, 2009. 534 p.
121. Joshi Bal K., Louws Frank J., Mahfuzur Rahman, Panthee Dilip R. Isolation and culture of *Septoria lycopersici* from *Septoria* leaf spot affected Tomato Leaves. Department of Horticultural Science, NCSU; NC. Department of Plant Pathology, NCSU; NC, USA, 2010. P. 1–2.
122. Elmer W. H. Seeds as vehicles for pathogen importatio. *Biological Invasions*. 2001. 3. P. 263–271.
123. Erreguerena I. A., Rojo R., Quiroz F. J., Clemente G. E., Escande A. R. Relationship between *Verticillium dahliae* inoculum and sunflower wilt in Argentina. *Canadian Journal of Plant Pathology Volume*. 2019. 41 (4). P. 1–9. DOI: 10.1080/07060661.2019.1620860
124. Eriksen L., Borum F., Jahoor A. Inheritance and localisation of resistance to *Mycosphaerella graminicola* causing septoria tritici blotch and plant height in the wheat

(*Triticum aestivum* L.) genome with DNA markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003. 107 (3). P. 515–527. doi: 10.1007/s00122-003-1276-2.

125. Eyal Z., Scharen A. L., Prescott J. M., Ginkel Van M. The septoria diseases of wheat: concepts and methods of disease management. Handbook. Mexico : CIMMYT, 1987. 52 p.

126. Fernandez-Martinez J. M., Dominguez J., Perez-Vich B., Velasco L. Update on breeding for resistance to sunflower broomrape. *Helia*. 2008. Vol. 31, No 48. P. 73–84. DOI: 10.2298/HEL0848073F

127. Flett B. *Alternaria* leaf blight and seed infection: A common disease causing major damage. *ARC–Grain Crops*. 2017. P. 47–49.

128. Franzen D. Fertilizing sunflower. *Directory NDSU*. 2016. P. 1–12.

129. Fried P. M., Meister E. Inheritance of leaf and head resistance of winter wheat to *Septoria nodorum* in a diallel cross. *Phytopathology*. 1987. 77. P. 1371–1375.

130. Fucikovsky L. A. Pigments of soybean leaves infected by *Septoria glycines* and *Pseudomonas glycinea*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 1972. 59. P. 506–508.

131. Gentzbittel L., Mouzeyar S., Badaoui S., Mestries E., Vear F., Tourvieille De Labrouhe D., Nicolas P. Cloning of molecular markers for disease resistance in sunflower *Helianthus annuus*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1998. 96 (3). P. 519–525. 10.1007/s001220050769

132. Gerard J. M. Verkley, Mieke Starink. A phylogenetic study of some *Septoria* species pathogenic to Asteraceae based on ITS ribosomal DNA sequences. *Mycological Progress*. 2004. 3 (4). P. 315–323. 10.1007/s11557-006-0101-0

133. Giolitti F. J., Bejerman N. E., de Breuil S., Lenardon S. L. Identification and characterization of a new strain of sunflower chlorotic mottle virus, a Potyvirus infecting asteraceae in Argentina. *Journal Phytopathol.* 2010. 158. P. 7–8. 536–541. DOI: 10.1111/j.1439-0434.2009.01656.x

134. Gillian M. Marshall. The incidence of certain seed-borne diseases in commercial seed samples. *Annals of Applied Biology*. 1960. Vol. 48. P. 27–33. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1960.tb03500.x>

135. Gindrat D., Frei P. La septoriose du tournesol decelee en Suisse romande. *Revue suisse d'agriculture*. 1997. 29 (3). P. 109–110.

136. Goko M. L., Murimwa J. C., Gasura E., Rugare T. J., Ngadze E. Identification and characterisation of seed-borne fungal pathogens associated with maize (*Zea mays* L.). *International Journal of Microbiology*. 2021. 30. P. 1–11. <https://doi.org/10.1155/2021/6702856>

137. Guan Y. Deng J. Ma Y. Li Y., Zhang Y. Seed-Associated fungal diversity and the molecular identification of *Fusarium* with potential threat to Ginseng (*Panax ginseng*) in China. *Plant disease*. 2020. 104 (2). P. 330–339. DOI: 10.1094/PDIS-09-19-1817-RE

138. Gusella G., Aiello D., Michailides T. J., Polizzi G. Update of pistachio leaf spot caused by *Septoria pistaciarum* in light of new taxonomic advances in Italy. *Fungal Biology*. 2021. Vol. 125, No 12. 962–970.

139. Gul Z., Ahmed M., Khan Z. U., Khan B. Iqbal M. Evaluation of tomato lines against *Septoria* leaf spot under field conditions and its effect on fruit yield. *Agricultural Sciences*. 2016. Vol.7, No 4. P. 181–186. DOI: 10.4236/as.2016.74018

140. Gulya T., Rashid K. Y., Masirevic M. S. Sunflower Diseases. *Sunflower Technology and Production*. 1997. P. 183–261. DOI:10.2134/agronmonogr35.c6

141. Gulya T. J., Wyk van P. S., Viljon A. Resistance to white rust (*Albugo tragopogonis*) and evidence of multiple genes. Proceedings of the 15th International sunflower conference, Toulouse, 12–15 June 2000. Toulouse, 2000. P. 26–30.

142. Gulya T. J., Shiel P. J., Freeman T., Jordan R. L., Isakeit T., Berger P. H. Host Range and characterization of sunflower mosaic virus. *Phytopathology*. 2002. 92 (7). P. 694–702. DOI: 10.1094/PHYTO.2002.92.7.694

143. Gulya T. New strain of *Verticillium dahliae* in north America. *Helia*. 2007. Vol. 30, No 47. P. 115–120.
144. Gulya T. J., Rooney-Latham S., Miller J. S., Kosta K., Murphy-Vierra C., Larson C., Vaccaro W., Kandel H., Nowatzki J.F. Sunflower diseases remain rare in California seed production fields compared to North Dakota. *Plant Health Progress*. 2012. Vol. 13. P. 1535–1025.
145. Gulya T., Kandel H., McMullen M., Knodel J., Berglund D., Mathew F., Arthur Lamey H., Nowatzki J., Markell S. Prevalence and incidence of sunflower downy mildew in North Dakota between 2001 and 2011. *Plant Health Progress*. 2013. 14 (1). P. 1–9. DOI: 10.1094/PHP-2013-0522-01-RS
146. Gulya T. J., Mathew F., Harveson R., Markell S. Block C. Diseases of Sunflower: *Handbook of Florists' Crops Diseases* / R. J. McGovern, W. H. Elmer. Lampang, Thailand, 2018. 43 p. DOI: 10.1007/978-3-319-39670-5_27
147. Hamid M., Jalaluddin M. A new report of *Septoria helianthi* leaf spot of sunflower from Sindh. *Pakistan Journal of Botany*. 2007. 39 (2). P. 659–660.
148. Harveson R. M. Rhizopus Heard Rot of sunflower in Nebraska. *NebGuide*. 2013. P. 1–3.
149. Harveson R. M., Mathew F. M., Gulya T., Thompson S.M. Sunflower stalk diseases initiated through leaf infections. *Plant Health Progress*. 2018. Vol. 19, No. 1. P. 82–91. doi.org/10.1094/PHP-12-17-0083-DG
150. Hoes J. A., Putt E. D., Enns H. Resistance to *Verticillium* wilt in collections of wild *Helianthus* in North America. *Plant Pathologist and Plant Breeders respectively*. 1973. 63. P. 1517–1520. DOI: 10.1094/Phyto-63-1517.
151. Hooker A. L. Inheritance of Reaction to *Septoria avenae* in Oats. *Agronomy Journal*. 1960. Vol. 52., No 3 P. 139–143. doi.org/10.2134/agronj1960.00021962005200030006x

152. Jordaan E., Waals E. van der J., McLaren N. W. Effect of irrigation on charcoal rot severity, yield loss and colonization of soybean and sunflower. *Crop Protection*. 2019. Vol. 122. P. 63–69. doi.org/10.1016/j.cropro.2019.04.026

153. Kandel H., Gulya T. National Sunflower crop survey. Proceeding of the 38th Sunflower Research Forum, Fargo, ND, January 12–13. 2016.

154. Karimi E. Safaie N. Shams–Bakhsh M. Mycelial compatibility groupings and pathogenic diversity of *Sclerotinia sclerotiorum* de Bary populations on canola in Goldstan Province of Iran. *Journal of Agricultural Science and Technology*. 2012. Vol. 14, No 2. P. 421–424.

155. Kgatle M. G., Flett B., Truter M., Ramusi M., Aveling T. Distribution of *Alternaria* leaf blight of sunflowers caused by *Alternaria alternata* in South Africa. *Journal of Agriculture and Rural Development in the Tropics and Subtropics*. 2019. Vol. 120, No 1. P. 71–77. DOI: <https://doi.org/10.17170/kobra-20190613558>

156. Kim Y. K., Brown-Guedira G. L., Cox T. S., Bockus W. W. Inheritance of resistance to *Stagonospora nodorum* leaf blotch in Kansas winter wheat cultivars. *Plant Dis*. 2004. 88 (55). P. 530–536. DOI: 10.1094/PDIS.2004.88.5.530

157. Kovacs G., Nagy G., Zambori-Nemeth E. Response of lemon balm (*Melissa officinalis* L.) accessions to Septoria leaf spot (*Septoria melissae* Desm.) in Hungary. *Journal of Plant Protection Research*. 2020. Vol. 60 (1). P. 51–57. DOI: <https://doi.org/10.24425/jppr.2020.132204>

158. Kovacs G., Zambori-Nemeth E., Nagy G. Susceptibility of lemon balm (*Melissa officinalis* L.) varieties to septoria leaf spot (*Septoria melissae* Desm.) in Hungary. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*. 2019. 18. P. 47–56. DOI: 10.24326/asphc.2019.1.5

159. Krsmanovic S., Petrovic K., Dedic B., Bagi F., Stojsin V., Jacimovic S., Cuk N. Odbrambeni odgovori biljaka suncokreta na napad gljivicnih patogena. *Biljni lekar*. 2020. Vol. 48. P. 510–521.

160. Krug J. Moist chambers for the development of fungi. *Elsevier Science & Technology*. 2004. P. 589–592.
161. Kumar S. P., Srinivasulu A., Babu K. R. Symptomology of major fungal diseases on tomato and its management. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2018. 7 (6). P. 1817–1821.
162. Larfeil C., Dechamp-Guillaume G., Barrault G. *Phoma macdonaldii* Boerema *Helianthus annuus* L. interaction. *Helia*. 2002. 36. P. 153–160. DOI: 10.2298/HEL0236153L
163. Leite R. M. V. B. C. Disease Management in Sunflowers. edited by: Arribas J. I. Sunflowers. *Nova Science*, 2014. 185 p.
164. Lenardon S. L., Giolitti F., Leon A., Bazzalo M. E., Grondona M. Effect of sunflower chlorotic mottle virus infection on sunflower yield parameters. *Helia*. 2001. 24 (35). P. 55–56.
165. Lenz G., Dressler da Costa I, Balardin R. S., Stefanelo M. S., Marques L.N., Arrue A. Escala diagramatica para avaliacao de severidade de mancha-de-septoria em girassol. idade de mancha-de-septoria em girassol. *Ciencia Rural*. 2009. 39 (8). P. 2527–2530. DOI: 10.1590/S0103-84782009000800040
166. Leslie J. F., Summerell B. A. The *Fusarium* Laboratory Manual. Blackwell, Ames, IA, 2006. 388 p. DOI:10.1002/9780470278376
167. Levitskaya K. M., Soroka A. I., Lyakh V. A. Evaluation of *Septoria* leaf spot (*Septoria helianthi*) alone and in combination with other foliar fungal spots on sunflower. *Helia*. 2022. 45 (77). P. 151–165. doi.org/10.1515/helia-2022-0003
168. Levitskaya K. M., Soroka A. I., Lyakh V. A. Assessment of parental lines, F₁ and F₂ sunflower hybrids to *Septoria* leaf spot infection and some inheritance patterns. *Helia*. 2023. 46. P. 61–75. doi.org/10.1515/helia-2023-0002
169. Lewes De Barrows M. Les maladies du tournesol au Portugal. *Helia*. 3. 1981. P. 37–38.

170. Li W., Zhang H., Zeng Y., Xiang L., Lei Z., Huang Q., Li T., Shen F., Cheng Q. A Salt Tolerance evaluation method for sunflower (*Helianthus annuus* L.) at the seed germination stage. *Scientific Reports*. 2020. 10 (1). 10626. DOI: 10.1038/s41598-020-67210-3
171. Liu L., LI X. The geographical distribution of sunflower diseases in China. *Plant Pathology*. 2007. 37 (4). P. 470–474. DOI: 10.1111/j.1365-3059.1988.tb02104.x
172. Loose L. H., Heldwein A. B., Maldaner I. C., Lucas D. D. P., Hinnah F. D., Bortoluzzi M. P. Severidade de ocorrência das manchas de alternária e septoriose em girassol semeado em diferentes épocas no Rio Grande do Sul. *Bragantia*. 2011. Vol. 71, No 2. P. 282–289. DOI: 10.1590/S0006-87052012005000012
173. Loria K. On-Farm variety improvement part II: selection and plant breeding. *Small Farm Quarterly*. 2019. P. 10–11.
174. Madhavi K. J., Sujatha M., Raja Ram Reddy D., Chander R. S. Biochemical characterization of resistance against *Alternaria helianthi* in cultivated and wild sunflowers. *Helia*. 2005. 28 (43). P. 13–24.
175. Madjidieh-Ghassemi Sh., Torabi M. Current status of sunflower rust (*Puccinia Helianthi*) in Iran. *Plant pathology*. 1994. P. 714–717.
176. Majumder D., Rajesh T., Suting E., Debbarma A. Detection of seed borne pathogens in wheat: recent trends. *Australian Journal of Crop Science*. 2013. 7 (4). P. 500–507.
177. Maldaner I. C., Heldwein A. B., Bortoluzzi M. P., Loose L. H., Lucas D. D. P., da Silva J. R.. Irrigation and fungicide application on disease occurrence and yield of early and late sown sunflower. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental Campina Grande*. 2015. 19 (7). P. 630–635. doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v19n7p630-635
178. Markevicius V, Treigiene A. Sphaeropsidales. Genus *Septoria*. *Mycota Lithuaniae*. 2003. 10 (3). P. 1–199.

179. Marques L. N., Lenz G., Costa I. F. D., Guedes J. V. C., Bigolin M., Oliveira A.C.B. Reacao de germoplasma de girasol a mancha de septoria causada por *Septoria helianthi*. *Arquivos do Instituto Biologico*. 2011. 78 (2). P. 311–315. DOI: 10.1590/1808-1657v78p3112011
180. Martin R. Sunflower production guide for Cambodian conditions: monograph. Canberra : Australian Centre for International Agricultural Research, 2015. 56 p.
181. Mathew F. M., Alananbeh K. M., Jordahl J. G., Meyer S. M., Castlebury L. A., Gulya T. J., Markell S. G. Phomopsis Stem Canker: A Reemerging threat to sunflower (*Helianthus annuus*) in the United States. *Phytopathology*. 2015. 105 (7). P. 990–997. doi: 10.1094/PHYTO-11-14-0336-FI. Epub 2015 Jun 29
182. Maud Lewes de Barros. Les maladies du tournesol au Portugal. *Helia*. 3. 1975. P. 37–43.
183. Maude R. B. Studies on *Septoria* on celery seed. *Annals of Applied Biology*. 1964 Vol. 54, No 3. P. 313–326. doi.org/10.1111/j.1744-7348.1964.tb01196.x
184. Mirleau-Thebaud V., Scheiner J., Dayde J. Influence of soil tillage and *Phoma macdonaldii* on sunflower (*Helianthus annuus* L.) yield and oil quality. *Phyton, International Journal of Experimental Botany*. 2011. 80. P. 203–210. doi.org/10.32604/phyton.2011.80.203
185. Monteiro F. P., Ogoshi C., Maindra L. C., Becker W. F. Culture medium based on tomato leaves for abundant production of conidia from *Septoria lycopersici*. *Asian Journal of Agricultural and Horticultural Research*. 2018. Vol. 3, No 1. P.1–6.
186. Mukhtar I. Sunflower disease and insect pests in Pakistan. *African Crop Science Journal*. 2009. Vol. 17, No 2. P. 109–118. DOI: 10.4314/acsj.v17i2.54204
187. Murthy U. K., Lyngdoh I. E., Gopalakrishna T., Shivanna M. B., Prasad D. T. Assessment of heritability of *Alternaria helianthi* resistance trait in

sunflower using molecular markers. *Helia*. 2005. 28 (43). P. 33–42. DOI: 10.2298/HEL0543033M

188. Nallathambi P., Umamaheswari C., Lal S. K., Manjunatha C., Berliner J. Mechanism of seed transmission and seed infection in major agricultural crops in India. *Seed-Borne Diseases of Agricultural Crops: Detection, Diagnosis & Management*. 2020. P. 749–791. DOI: 10.1007/978-981-32-9046-4_26

189. Nechet K. De L., Ramos N. P., Bueno J. R. F., Monreal M., Moriconi W., Hallfeld –Vieira B. de A. Severidade da septoriose em genótipos de girassol e relação com dados agroômicos. *Fitossanidade*. 2017. P. 55–58.

190. Nelson L. R., Marshall D. Breeding wheat for resistance to *Septoria nodorum* and *Septoria tritici*. *Adv. Agron.* 1990. 44. P. 257–277.

191. OECD “Section 9 - Sunflower (*Helianthus annuus* L.)”, in Safety Assessment of Transgenic Organisms, Vol. 1: OECD Consensus Documents. 2006. OECD Publishing, Paris. 380 p.

192. Pacureanu J. M., Raranciuc S., Sava E., Stanciu D., Nastase D., Virulence and aggressiveness of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) populations in Romania. *Helia*. 2014. 32 (51). P. 111–118. DOI: 10.2298/HEL0951111P

193. Parker S. K., Nutter F. W., Gleason M. L. Gleason directional spread of *Septoria* leaf spot in tomato rows. *Plant Disease*. 1997. 81 (31). P. 272–276. DOI: 10.1094/PDIS.1997.81.3.272

194. Parthasarathy S. Diseases of Sunflower. College of Agricultural Technology Theni.

195. Pierre S. St., Gustus C., Steffenson B., Dill-Mackay R., Smith K. P. Mapping net form net blotch and *Septoria speckled* leaf blotch resistance loci in Barley. *Phytopathology*. 2009. 100 (1). P. 80–84. DOI: 10.1094/PHYTO-100-1-0080

196. Pekcan V., Evci G., Yilmaz M. I., Nalcayli A. S. B., Erdal S. C., Cicek N., Ekmekci Y., Kaya Y. Drought effects on yield traits of some sunflower inbred lines.

Agriculture & Forestry. 2005. Vol. 61, No 4. P. 101–107. DOI: 10.17707/AgricultForest.61.4.10

197. Petrov M., Arsenijevic M. Septoria leaf speck, a new disease of sunflower, caused by *Septoria helianthina* sp. nov. *Journal of Phytopathology*. 1996. Vol. 144. P. 337–424.

198. Prasad S. L., Sujatha K., Chander Rao S. Seed transmission of *Alternaria helianthi*, incitant of leaf blight of sunflower. *Mycol Pl Pathol*. 2010. 40 (1). P. 63–66. DOI: 10.13140/2.1.2018.8800

199. Prathuangwong S., Charleepraom W., Sommartya T. Sunflower diseases in some growing areas of Thailand. *Kasetsart Journal (Natural Science)*. 1989. Vol. 23, No 3. P. 287–304.

200. Polevoy V., Lukashchuk L., Peskovski G. Sunflower cultivation in Ukraine: role of fertilizers in sunflower seed production. *e-ifc*. 2013. No 36. P. 3–7.

201. Poverene M., Cantamutto M. A., Carrera A., Ureta S., Alvarez D., Alonso Roldán V., Presotto A., Gutiérrez A., Luis S., Hernández A. Wild Sunflowers research in Argentina. *Helia*. 2014. 29 (44). P. 65–76. DOI: 10.2298/HEL0644065P

202. Qamar M. I., Ghazanfar M. U., Hamid M. I. Identification of charcoal rot infecting pathogen of sunflower from Pakistan and detection of resistance source. *Mycopath*. 2018. 16 (1). P. 15–22.

203. Rani T. S., Ravikumar R. L. Genetic Enhancement of Resistance to *Alternaria* Leaf Blight in Sunflower through Cyclic Gametophytic and Sporophytic Selections. *Crop Breeding & Genetic*. 2007. Vol. 47, No 2. P. 529–534. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.12.0518>

204. Risnoveanu L., Joița-Pacureanu M., Anton F. G., Popa M., Bran A., Sava E. Genetic resources for improving resistance to the main diseases in sunflower. *Romanian Agricultural Research*. 2019. 36. P. 99–105.

205. Roloff I., Scherm H. Photosynthesis of Blueberry Leaves as Affected by *Septoria* Leaf Spot and Abiotic Leaf Damage. *Plant Disease*. 2004. 88 (4). P. 397–401. DOI: 10.1094/PDIS.2004.88.4.397
206. Roustae A., Dechamp-Guillaume G., Gelie B., Savy C., Dargent R., Barrault G. Ultrastructural studies of the mode of penetration by *Phoma macdonaldii* in sunflower seedlings. *Phytopathology*. 2000. 90 (8). P. 915–200. DOI: 10.1094/PHYTO.2000.90.8.915
207. Rozynek B., Spring O. Pathotypes of sunflower downy mildew in southern part of Germany. *Helia*. 2000. 23. P. 27–34.
208. Rubiales D., Moral A., Martin A. Chromosome location of resistance to septoria leaf blotch and common bunt in wheat-barley addition lines. *Euphytic*. 2001. 122 (2). P. 369–372. DOI: 10.1023/A:1012952819255
209. Satelis J. F., Boiteux L. S., Reis A. Resistance to *Septoria lycopersici* in *Solanum* (section *Lycopersicon*) species and in progenies of *S. lycopersicum* × *S. peruvianum*. *Scientia Agricola*. 2010. Vol. 67, No 3. 2010. P. 334–341.
210. Sackston W. E. The sunflower crop and disease: progress, problem, and prospects. *Plant Disease*. 1981. Vol. 65. P. 643–648. DOI:10.1007/BF02702093
211. Sahbi F., Abdenour S., Nawel A., Sonia H. Monogenic Inheritance of resistance to *Septoria tritici* blotch in durum wheat ‘Agili’. *Int. J. Plant Breed*. 2011. 5. P. 17–20.
212. Shaw D. E. A *Septoria* disease of *Euphorbia peplus* L. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. Sydney : printed and published for the society by Australasian medical publishing co. LTD, 1951. P. 7—25.
213. Seiler G. J., Gulya T. J. Exploration for wild *Helianthus* species in North America: Challenges and opportunities in the search for global treasures. Proc. 16th Intl. Sunflower Conf, Fargo, Aug. 29–Sep. 2.2004. Fargo, 2004. P. 43–68.

214. Seiler G. J., Marek L. F. Germplasm resources for increasing the genetic diversity of global cultivated sunflower. *Helia*. 2014. 34 (55). P. 1–20. DOI: 10.2298/HEL1155001S
215. Seiler G. J., Qi L. L., Marek L. F. Utilization of Sunflower crop wild relatives for cultivated sunflower improvement. *Crop Science*. 2017. Vol. 57. P. 1083–1101. DOI: 10.2135/cropsci2016.10.0856
216. Serafin L., Belfield S. Sunflower production guidelines for the northern grains region. Northern NSW and Southern QLD. NSW : Orange, 2008. 6 p.
217. Siddique M. Mirza, Beg A., Yasmin A. First report of *Alternaria helianthi* in sunflower from Pakistan. *Helia*. 1982. 6. P. 33–34.
218. Singh V. Sunflower leaf diseases detection using image segmentation based on particle swarm optimization. *Artificial Intelligence in Agriculture*. Vol. 3. 2019. P. 62–68. doi.org/10.1016/j.aiia.2019.09.002
219. Shirin Seifbarghi, Mohammad Razavi, Heshmatolah Aminian, Rasoul Zare, Hassan-Reza Etebarian. Studies on the host range of *Septoria* species on cereals and some wild grasses in Iran. *Phytopathologia Mediterranea*. 2009. 48. P. 422–429. DOI: 10.14601/Phytopathol_Mediterr-2940
220. Shah D., Bergstrom G., Sorrells M.E. Relationship between wheat seed infection by *Stagonospora nodorum* and seed weight. *Seed Science and Technology*. 2002. 30. P. 339–346.
221. Sharman M., Thomas J. E., Persley D. M. First report of Tobacco streak virus in sunflower (*Helianthus annuus*), cotton (*Gossypium hirsutum*), chickpea (*Cicer arietinum*) and mungo bean (*Vigna radiata*) in Australia. *Australasian Plant Disease Notes*. 2008. 3. P. 27–29.
222. Sharfun-Nahar, Mushtaq M., Hashmi M. N. 2005. Seed-borne mycoflora of sunflower (*Helianthus annuus*). *Pakistan Journal of Botany*. 37 (2). P. 451–457.

223. Schneiter A. A., Miller J. F. The Sunflower production guide. North Dakota, 1981. 60 p.

224. Shirshikar S. P., Ghodke M. K., Jagtap P. K., Gir S. N. Development of new downy mildew resistant sunflower hybrid. *Helia*. 2013. Vol. 36, No 58. P. 41–46. <https://doi.org/10.2298/hel1358041s>

225. Shobharani T., Ramapura R. L. Reaction of interspecific lines to alternaria leaf and stem blight in sunflower. 2014. *Helia*. 26 (38). P. 115–120. DOI: 10.2298/HEL0338115S

226. Sobolev D. Oilseeds and Products Annual. GAIN Report: Oilseeds and Products Annual Report. Kyiv, 2020. 49 p.

227. Spring O. Spreading and global pathogenic diversity of sunflower downy mildew – Review. *Plant Protection Science*. 2019. 55 (3). P. 149–158. DOI: 10.17221/32/2019-PPS

228. Stajic M., Vukojevic J., Duletic Lausevic S., Lacok N. Development of reproductive structures of *Phomopsis helianthi* Munt.-Cvet. et al. and *Phoma macdonaldii* Boerema on sunflower seeds. *Helia*. 2001. 24. P. 83–94.

229. Sunflower production guideline. Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, 2010. 19 p.

230. Sunflower Production Guide. / Kandel H., Endres G., Buetow R. North Dakota, 2020. 176 p.

231. Tabib Ghaffary M., Olivier R., A. J. van der Lee T, Visser R. G. F., Kema G. H. J. Genetic analysis of resistance to septoria tritici blotch in the French winter wheat cultivars Balance and Apache. *Theor Appl Genet*. 2011. 123 (5). P. 741–754. doi: 10.1007/s00122-011-1623-7

232. Terzic S., Boniface M.-C., Marek L., Alvarez D., Baumann K., Gavrilova V., Joita-Pacureanu M., Sujatha M., Valkova D., Velasco L., Hulke B. S., Jovic S., Langlade N., Munos S., Rieseberg L., Seiler G., Vear F. Gene banks for wild

and cultivated sunflower genetic resources. *Oilseeds and fats, crops and lipids*. 2020. Vol. 27. P. 1–14. <https://doi.org/10.1051/ocl/2020004>

233. Thompson S. M., Tan Y. P., Young A. J., Neate S. M., Aitken E. A. B., Shivas R. G. Stem cankers on sunflower (*Helianthus annuus*) in Australia reveal a complex of pathogenic *Diaporthe* (*Phomopsis*) species. *Persoonia*. 2011. 27. P. 80–89. doi: 10.3767/003158511X617110

234. Tok F. M., Kurt Ş. The effect of hot water treatment on seed transmission of *Septoria petroselini*, the causal agent of septoria blight on parsley. *Mustafa Kemal University Journal of Agricultural Sciences*. 2019. 24 (3). P. 210–216.

235. Torriani S. F. F., Melichar J. P. E., Mills C., Pain N., Sierotzki H., Courbot M. Zymoseptoria tritici: a major threat to wheat production, integrated approaches to control. *Fungal Genetics and Biology*. 2015. 79 (8). P. 8–12. DOI: 10.1016/j.fgb.2015.04.010

236. Toubia-Rahme H., Steffenson B. J. Sources of resistance to septoria speckled leaf blotch caused by *Septoria passernii* in barley. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2004. 26 (3). P. 358–364. doi: <http://dx.doi.org/10.1080/07060660409507153>

237. Turkington T. K., Clear R. M., Burnett P. A., Patrick S. K., Orr D. D., Xi K. Fungal plant pathogens infecting barley and wheat seed from Alberta. *Plant Pathology*. 2002. 24. P. 302–308. DOI: 10.1080/07060660209507013

238. Uthayasooryan M., Pathmanathan S., Ravimannan N., Sathyaruban S. Formulation of alternative culture media for bacterial and fungal growth. *Der Pharmacia Lettre*. 2016. 8 (1). P. 431–436.

239. Van Wyk P. S., Viljoen A. Reasons for the unusual manifestations of *Albugo* on sunflower in South Africa. *Plant Pathology*. 1992. P. 662–665.

240. Vera F., Tourvieille de Labrouhe D. Heredity of resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in sunflowers. II. – Study of capitulum resistance to natural and artificial ascospore infections. *Agronomic*. 1988. 8 (6). P. 503–508. DOI: 10.1051/agro:19880604

241. Verkley G. J. M., Quaedvlieg W., Shin H. D., Crous P. W. A new approach to species delimitation in *Septoria*. *Studies in Mycology*. 2013. Vol. 75. P. 213–305. <https://doi.org/10.3114/sim0018>

242. Viljoen A., Van Wyk P. S. Recent shifts in pathogenesis of *Albugo tragopogonis* on sunflower in South Africa. *Plant pathology*. 1992. P. 672–676.

243. Virany F. Recent research on the downy mildew of sunflower in Hungary. *Helia*. 1984. 7. P. 35–38.

244. Votzi J., Bedlan G. First report of *Cercospora helianthicola* and *Septoria helianthina* on *Helianthus annuus* in Austria. *Austrian Journal of Mycology*. 2020. 28. P. 63–67.

245. Vukojevic J., Franic D., Mihajlovik M. The comparative investigation of *Phomopsis helianthi* isolates from different European Localities. *Plant pathology*. 1994. P. 734–738.

246. Vanev S. G., Sameva E. F., Bakalova G. G. Order Sphaeropsidales. *Fungi Bulgaricae*. 1997. 3. P. 1–335.

247. Wicki W., Winzeler M., Schmid J. E., Stamp P., Messmer M. Inheritance of resistance to leaf and glume blotch caused by *Septoria nodorum* Berk. in winter wheat. *Theor. Appl. Genet*. 1999. 99. P. 1265–1272.

248. Williams D. J., Nyvall R. F. Leaf infection and yield losses caused by brown spot and bacterial blight of soybean. *Phytopathology*. 1980. 70. P. 900–902. DOI: 10.1094/Phyto-70-900.

249. Xie-Jing L., Bao-Nan L. Studied on the biological traits of pathogenic fungi of brown spot in sunflower. 12th International Sunflower Conference. Yugoslavia, Novi Sad: Proceedings of ISC and Symposia, 1988. Novi Sad, 1988. P. 132–136.

250. Yan N. N., Addrah M. E., Zhang Y., Jia R., Kang L., Zhao J., Zhang J. Identification and comparison of biological characteristics and pathogenicity of different mating types of *V. dahliae* isolated from potato and sunflower. *Scientific Reports*. 2022. 12 (1) P. 12840. DOI: 10.1038/s41598-022-17196-x
251. Zazzerini A. Sunflower diseases in Italy. *Helia*. 1981. 3. P. 45–46. DOI: 10.2134/agronmonogr35.c6
252. Zhang Y., YuY., Jia R., Liu L., Zhao J. Occurrence of *Alternaria* leaf blight of sunflower caused by two closely related species *Alternaria solani* and *A. tomatophila* in Inner Mongolia. *Oil Crop Science*. 2021. Vol. 6, No 2. P. 74–80. doi.org/10.1016/j.ocsci.2021.04.006
253. Zheng X., Teshome Lopisso D., Bisola Eseola A., Koopmann B., Tiedemann von A. Potential for seed transmission of *Vercillium longisporum* in oilseed Rape (*Brassica napus*). *Plant Disease*. 2019. 103 (8). P. 1843–1849. DOI: 10.1094/PDIS-11-18-2024-RE

ДОДАТКИ

Додаток А

Шкала оцінки ступеня ураженості рослин соняшника збудником

Septoria helianthi

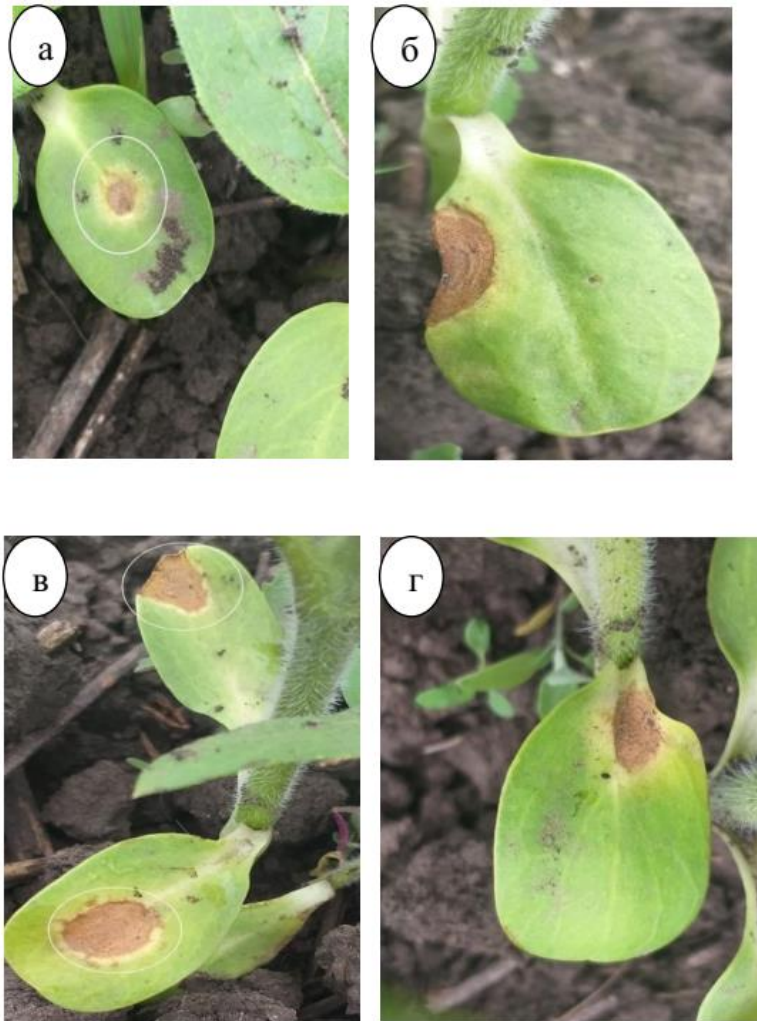
Градація за ступенем ураження рослин			Характеристика фенотипу	Рівень стійкості рослин
0% (–)	відсутнє	ураження відсутнє на усіх листках	всі рослини зразка не уражені	високо стійкі
25% (±)	незначне	уражене лише нижнє листя	більшість рослин зразка не уражені, на окремих з них уражені листки нижнього ярусу	стійкі
50% (+)	середнє	ураження листків нижньої та середньої частини рослини	більшість рослин зразка не уражені, на окремих з них уражені листки середнього ярусу або всієї рослини	відносно стійкі
100% (++)	сильне	ураження наявне на усіх листках	у більшості рослин уражені листки нижнього ярусу	відносно сприйнятливі
			у більшості рослин уражені листки середнього ярусу	сприйнятливі
			у більшості рослин зразка уражені листки всієї рослини.	високо сприйнятливі

Додаток Б. 1



Рис.1 Перші симптоми септоріозу на сім'ядольних листках соняшника

Додаток Б. 2



**Рис. 2 Локалізація симптомів септоріозу на сім'ядольних листках
соняшника**

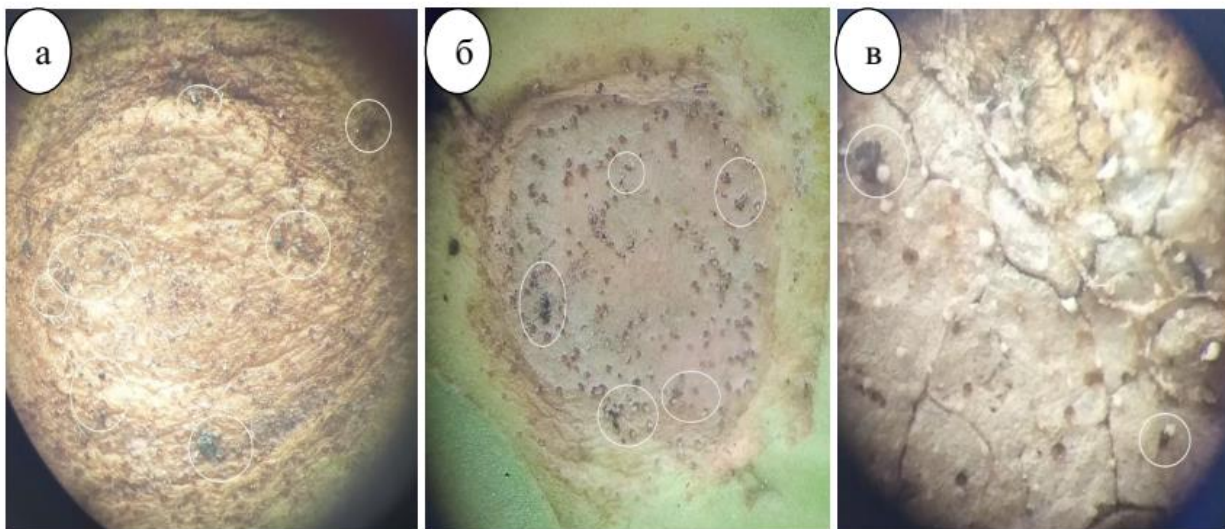
**(а, в – ураження в центрі листка; б – ураження з бічної сторони листка; в –
ураження з верхньої сторони листка; г – ураження листка біля черешка)**

Додаток Б. 3



Рис. 3 Місце зараження септоріозною інфекцією сім'ядольних листків соняшника (а – зараження на верхній стороні листка; б – зараження з бічної сторони листка)

Додаток Б. 4



**Рис. 4 Пікніди *S. helianthi* на уражених листках соняшника
(а, б – сім'ядольні листки; в – справжній листок)**

Додаток Б. 5

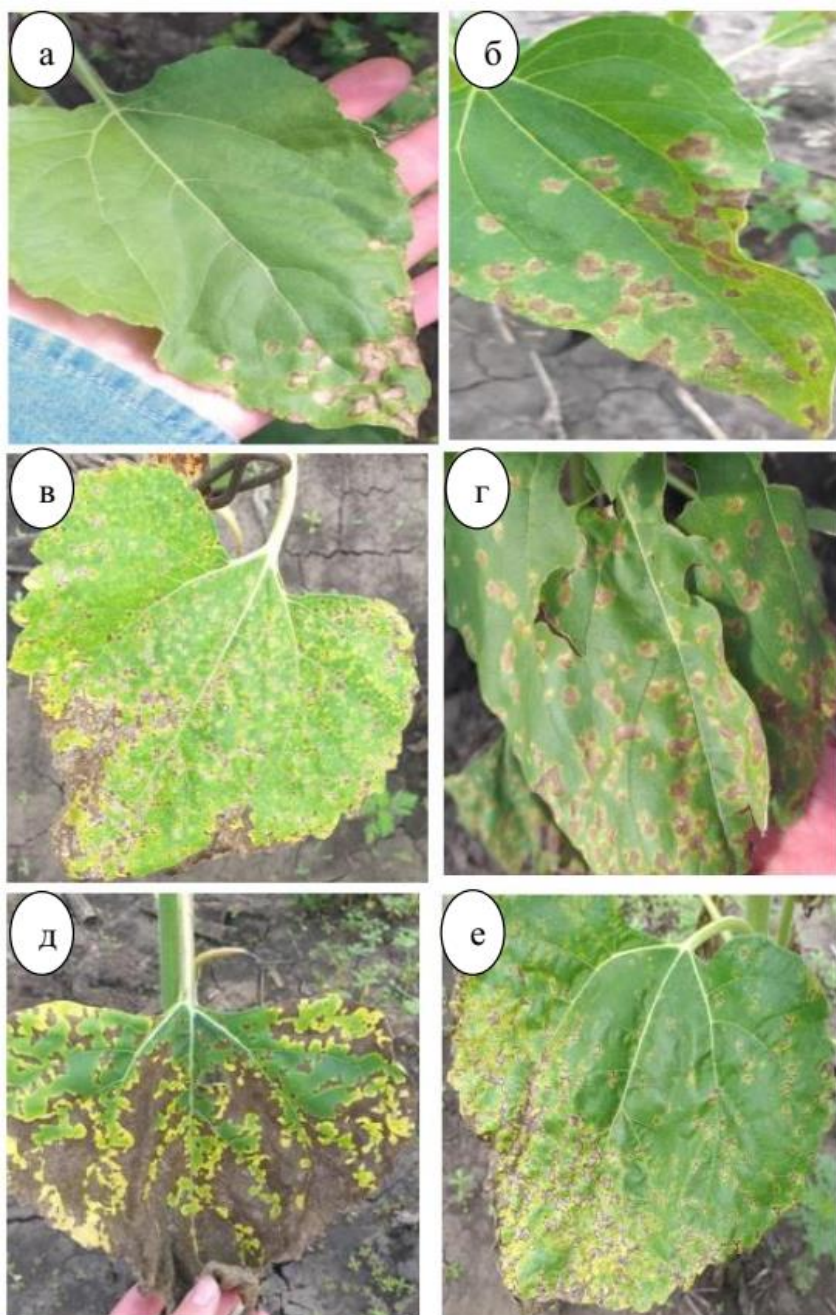


Рис. 5 Симптоми септоріозу на листках соняшника у різні роки досліджень (а, б – 2020 р.; в-е – 2021 р.)

Додаток Б. 6



**Рис. 6 Характерні для ураження септоріозом сірі (попелясті) плями на листку
соняшника**

Додаток Б. 7



Рис. 7 Некротизований листок соняшника, уражений септоріозом

Додаток Б. 8

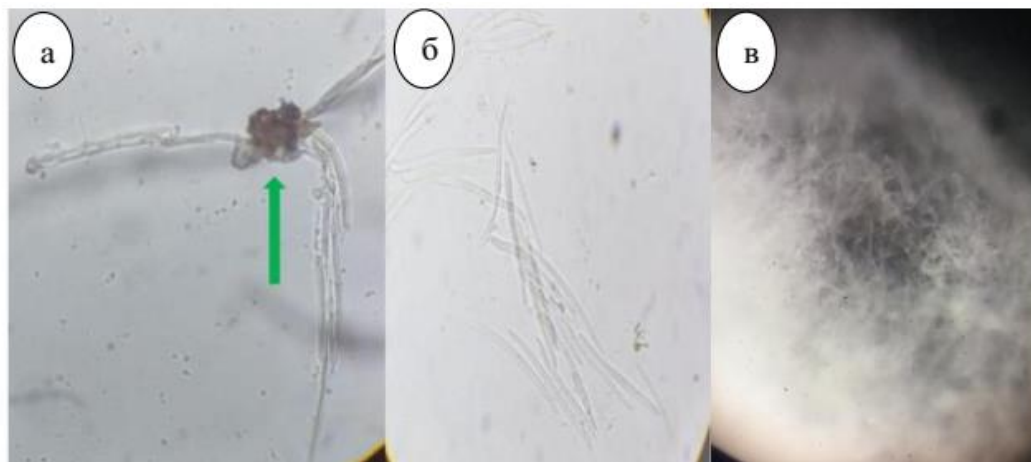


Рис. 8 Спори та міцелій чистої культури збудника *S. helianthi*
(а, б – пікноспори *S. helianthi*; в – міцелій збудника)
(стрілкою вказано пікніду гриба)

Додаток Б. 9

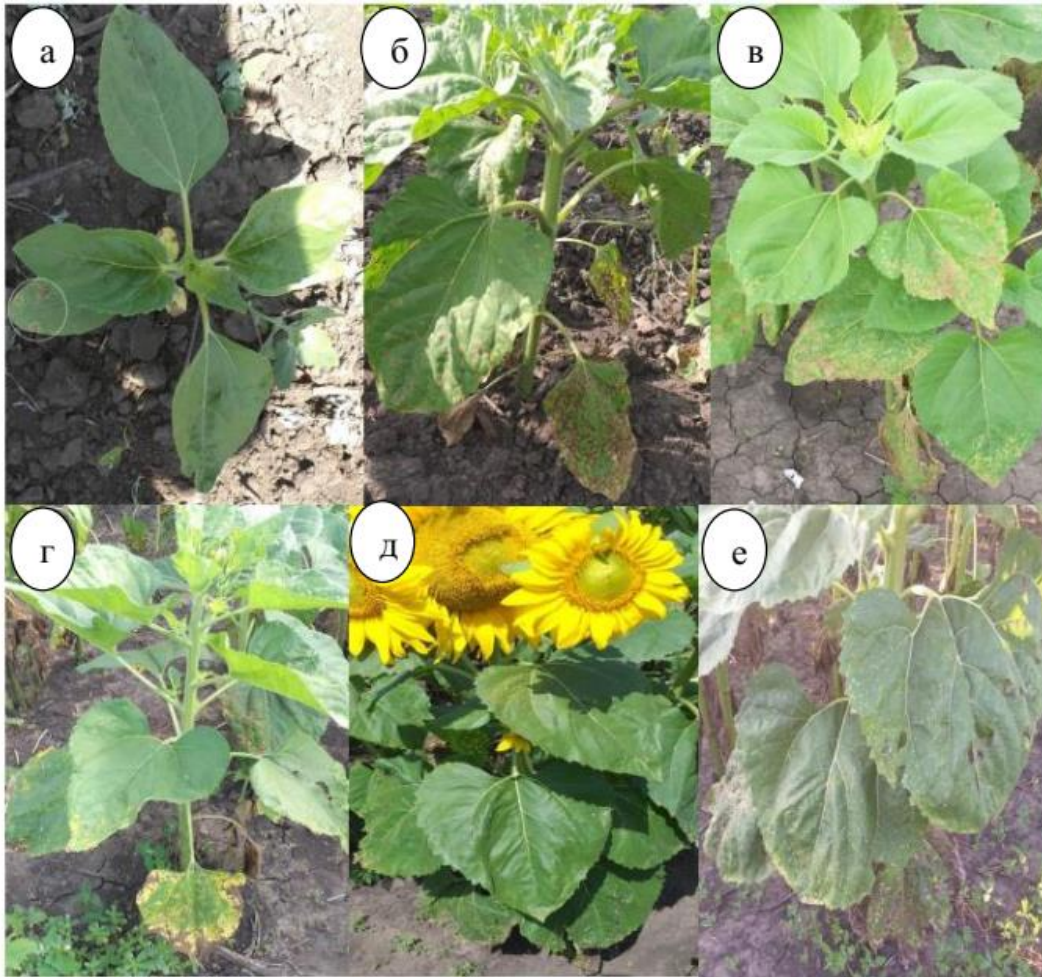
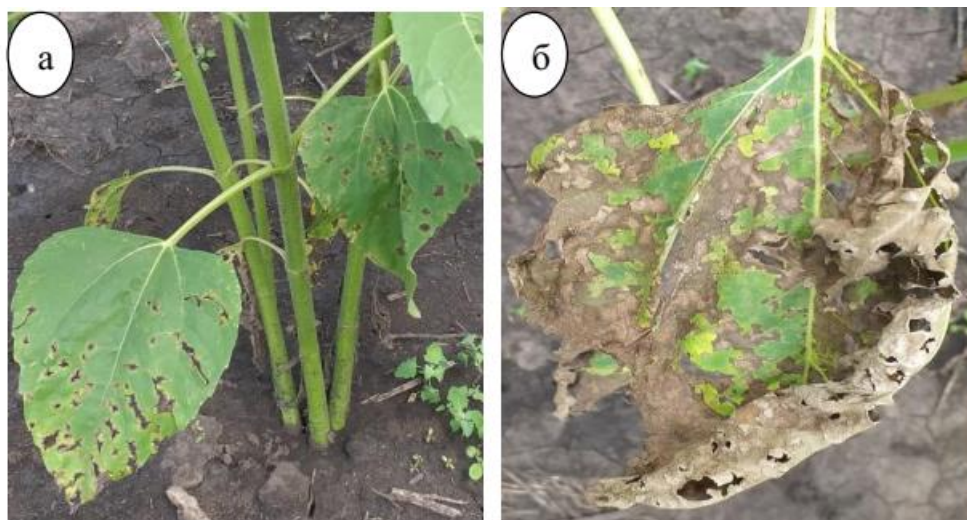


Рис. 9 Симптоми хвороби на рослинах соняшника у різний вегетаційний період (а – V-4 – 4 пари справжніх листків; б, в – R-1– квіткова брунька у стадії «зірочки»; г – R-3 – квіткова брунька подовжується більше ніж на 2 см над найближчим листком; д – R-5.5 – цвітіння; е – R-7 – задня сторона кошика блідо-жовтого кольору)
(Стадії розвитку соняшника визначені за Schneiter A.A. and Miller J.F., 1981)

Додаток Б. 10



**Рис. 10 Дірчасте листя соняшника в місцях ураження септоріозом
(а – V-8 – 8 справжніх листків; б – R-5.5 – цвітіння)**

Додаток Б. 11

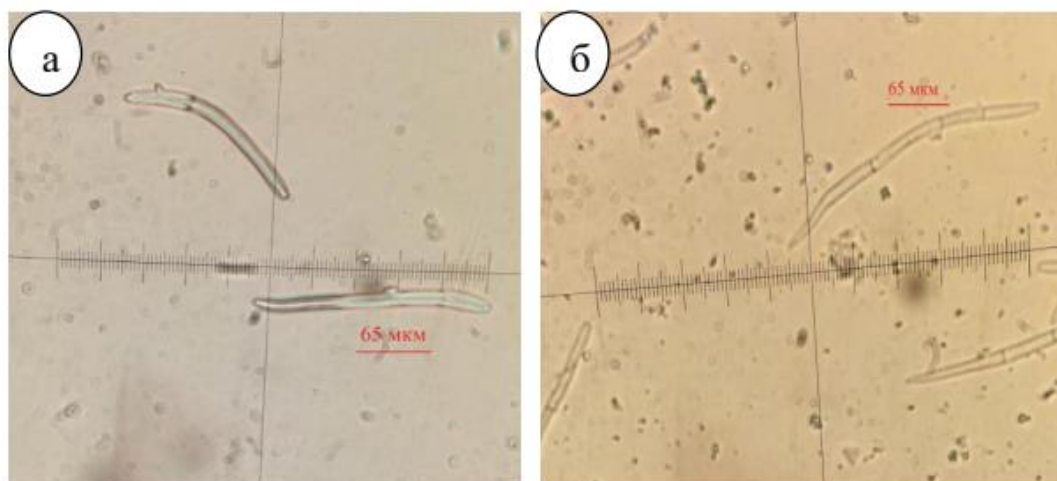


Рис. 11 Розмір пікноспор *S. helianthi* (а) та кількість перетинок (б)

Додаток Б. 12

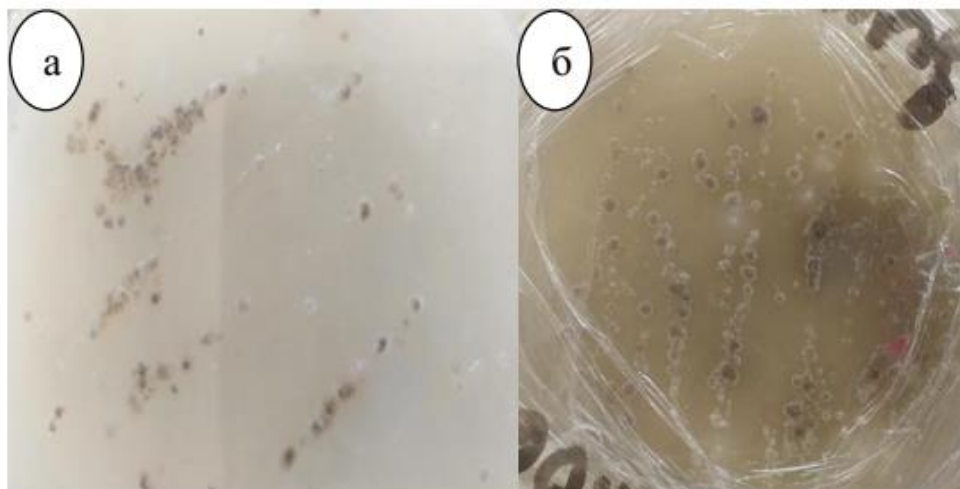


Рис.12 Культура збудника *S. helianthi* на картопляно-глюкозному агаризованому середовищі (а – 7 день посіву; б – 10 день посіву)

Додаток Б. 13

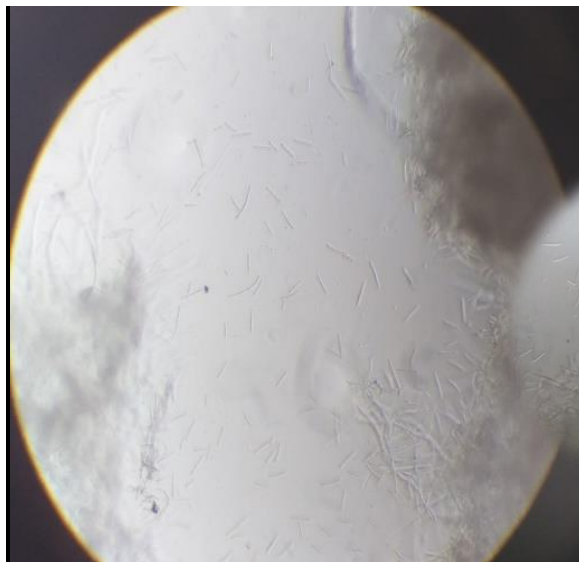


Рис. 13 Пікноспори *S. helianthi*, виділені з 10-денної культури гриба

Додаток Б. 14



Рис. 14 Культура збудника *S. helianthi* різного розміру на поживному середовищі

(а – колонія займає $\frac{1}{8}$ поверхні середовища; б – культура займає $\frac{1}{2}$ поверхні середовища; в – культура займає всю поверхню середовища)

Додаток Б. 15

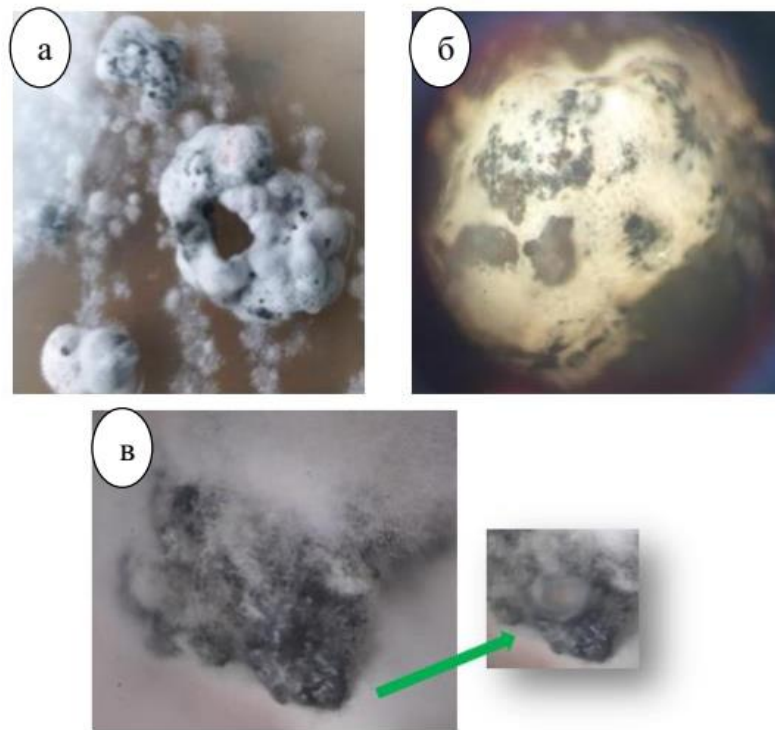


Рис. 15 Пікнідіальні конідіоми, утворені у чистій культурі *S. helianthi*
(а – культивування збудника *S. helianthi* за 23 °С; б, в – культивування за 24 – 25 °С)
(стрілкою вказано колонію спороношення)

Додаток Б. 16

Характеристика колоній збудника *S. helianthi* на картопляно-глюкозному агаризованому середовищі при культивуванні за різних температур

Температура культивування	Характеристика колоній	Наявність спор
15 °С та нижче	Колонії набували сіро-чорного кольору, скупчені чи розкидані по субстрату. На зворотньому боці чашки простежувався оливковий відтінок. Міцелій не спостерігався (рис. 3.8 а).	-
22 °С	У перші 10 днів, колонії були коричневого, сірого чи майже чорного кольору (рис. 3.8 б). На деяких колоніях формувались конідіями, які були вугільно-чорного кольору з нерівними краями, вільними від міцелію (рис. 3.8 б). Далі поступово формувався міцелій.	+ -

Продовження Додатку А. 16

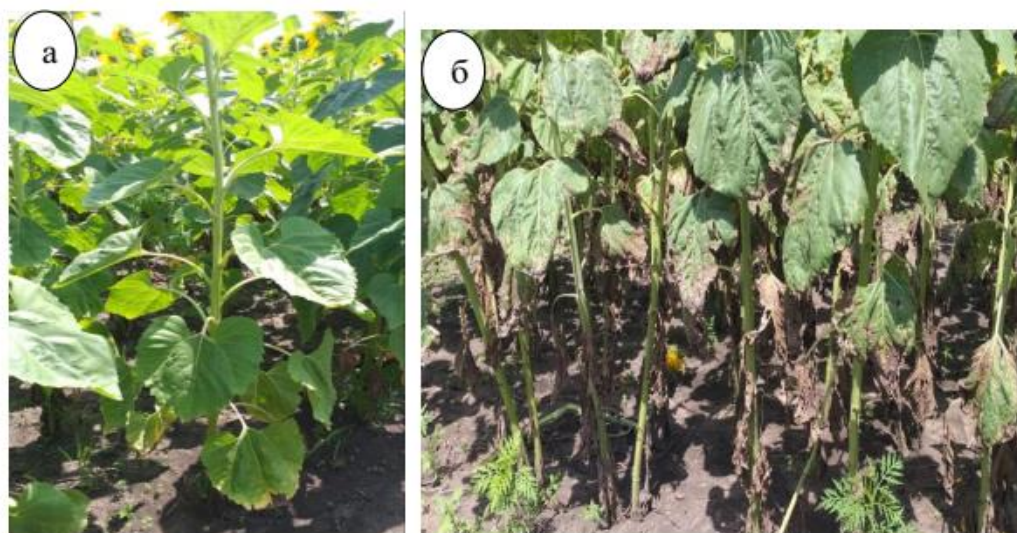
23 °C	Міцелій повністю був сірим, інколи білим, септованим, розташованим по краю чи в центрі колонії (рис. 3.8 в, г). Конідіоми на колоніях поступово вкривались опушеним білим міцелієм. Відмічалась наявність блідо рожевої маси у місцях утворення (рис. 3.6). Ріст міцелію продовжувався і був досить продуктивним.	-
24 – 25 °C	Міцелій набував білого кольору, був сильно опушений і вкривав всю колонію (рис. 3.8 д, е). В деяких місцях виднілись конідіоми, округлої форми, які частково чи повністю були опушені міцелієм (рис. 3.8 е).	-
За температури вище 27 °C	Колонії мали раніше сформований міцелій, зазвичай білого кольору. Подальший розвиток колонії не спостерігався.	-

Додаток Б. 17



Рис. 17 Горщики з висіяним матеріалом для подальшого зараження

Додаток В. 1



**Рис. 1 Ураження септоріозом ділянок соняшника контрастних за стійкістю до
хвороби зразків у 2021 році
(а – стійкий зразок; б – сприйнятливий зразок)**

Додаток В. 2

Оцінка ураження септоріозом гібридів F₂ соняшника (2021 р.)

Зразок	Ступінь ураження рослин F ₁	Кількість рослин, шт.	Ступінь зараження, %				Заражений рослини, %
			-	±	+	++	
ЗЛ22А × HAR7	-	144	74,3	13,9	8,3	3,5	25,7±3,6
ЗЛ22А × HAR7	+	106	33,0	23,6	8,5	34,9	67,0±4,6*
ЗЛ22А × HAR7	+	116	15,5	28,5	36,2	19,8	84,5±3,4*
ЗЛ58А × HAR7	-	131	39,7	26,7	19,8	13,8	60,3±4,3
ЗЛ58А × HAR7	-	60	51,7	13,3	25,0	10,0	48,3±6,5
ЗЛ58А × HAR7	-	93	12,9	19,3	31,2	36,6	87,1±3,5
ЗЛ58А × HAR7	-	114	12,3	11,4	40,4	35,9	87,7±3,08
ЗЛ58А×HAR7	+	103	11,7	13,6	25,2	49,5	88,3±3,2
ЗЛ58А × HAR7	+	133	14,3	28,6	42,1	15,0	85,7±3,04
ЗЛ58А × HAR7	+	59	40,7	15,3	23,7	20,3	59,3±6,4
ЗЛ58А × HAR7	+	82	28,0	22,0	29,3	20,7	72,0±5,0
ЗЛ58А × HAR7	+	121	-	12,4	28,9	58,7	100
ЗЛ58А × HAR7	+	6	-	-	16,7	83,3	100
ЗЛ58А × HAR7	+	10	20,0	-	40,0	40,0	80,0±12,6
ЗЛ70А × HAR7	-	85	42,4	38,8	16,5	2,4	57,6±5,4
ЗЛ70А × HAR7	-	90	47,8	35,6	15,5	1,1	52,2±5,3
ЗЛ70А × HAR7	+	97	29,9	35,0	32,0	3,1	70,1±4,6
ЗЛ70А × HAR7	+	100	59,0	32,0	9,0	-	41,0±5,0
ЗЛ78А × HAR7	-	74	37,8	28,4	23,0	10,8	62,2±5,6
ЗЛ78А × HAR7	-	103	46,6	27,2	17,5	8,7	53,4±5,0

Продовження додатку Б.2

ЗЛ78А × HAR7	±	89	46,1	13,5	21,3	19,1	53,9±5,3
ЗЛ78А × HAR7	±	114	18,4	24,6	35,1	21,9	81,6±3,6*
ЗЛ169А × HAR7	-	83	48,2	37,3	14,5	-	51,8±5,5
ЗЛ169А × HAR7	-	115	52,2	34,8	11,3	1,7	47,8±4,7
ЗЛ169А × HAR7	±	70	40,0	15,7	41,4	2,9	60,0±5,9
ЗЛ169А × HAR7	±	99	55,6	34,3	10,1	-	44,4±5,0
ЗЛ22А × 38 гіл2	-	96	76,0	19,8	4,2	-	24,0±4,4
ЗЛ22А × 38 гіл2	-	84	79,8	9,5	8,3	2,4	20,2±4,4
ЗЛ22А × 38 гіл2	+	97	33,0	54,6	12,4	-	67,0±4,8*
ЗЛ22А × 38 гіл2	+	94	9,6	41,4	24,5	24,5	90,4±3,0*
ЗЛ169А × 38 гіл2	-	80	46,2	41,3	12,5	-	53,8±5,6
ЗЛ169А × 38 гіл2	-	98	56,1	25,5	18,4	-	43,9±5,0
ЗЛ169А × 38 гіл2	-	106	41,5	28,3	19,8	10,4	58,5±4,8
ЗЛ169А × 38 гіл2	±	98	45,9	32,7	21,4	-	54,1±5,0
ЗЛ169А × 38 гіл2	±	87	34,5	40,2	25,3	-	65,5±5,1
ЗЛ169А × 38 гіл2	+	106	39,6	17,0	27,4	16,0	60,4±4,7

Примітка: * – відмінності за ураженістю рослин між гібридами + та гібридами – в межах комбінації схрещування суттєві при $p < 0,05$

Жирним шрифтом виділено значне перевищення частоти зараження у порівнянні з F_2 популяціями від неінфікованих F_1 рослин у межах однієї комбінації схрещування.

Додаток В. 3

Рівень олійності та якісний склад олії насіння соняшника гібридів F₂ на фоні ураженості септоріозом

Генотип F ₂	Ступінь ураження	Олійність, %	Пальмітинова	Стеаринова	Олеїнова	Лінолева	Ліноленова
ЗЛ58А × НАR7	-	44,53	5,99	2,65	22,36	68,05	0,95
	+	40,34	6,68	1,37	30,61	60,34	0,99
ЗЛ169А × 38 гіл2	-	41,31	6,73	1,95	23,88	67,19	0,25
	+	42,42	7,03	1,74	25,53	65,71	0,15
ЗЛ22А × 38 гіл2	-	40,11	6,72	1,55	30,92	60,51	0,30
	+	40,17	5,35	2,01	74,50	17,79	0,35
ЗЛ70А × НАR7	-	40,64	5,98	2,68	34,96	56,20	0,17
	+	46,17	6,59	2,16	25,12	65,71	0,42
ЗЛ58А × НАR7	±	40,39	5,75	2,75	19,79	71,51	0,20
	+	45,97	5,47	2,02	25,27	66,86	0,38
ЗЛ22А × НАR7	-	48,48	6,11	2,23	27,44	64,10	0,12
	+	40,00	6,94	2,56	31,42	59,06	0,02

Додаток Г. 1

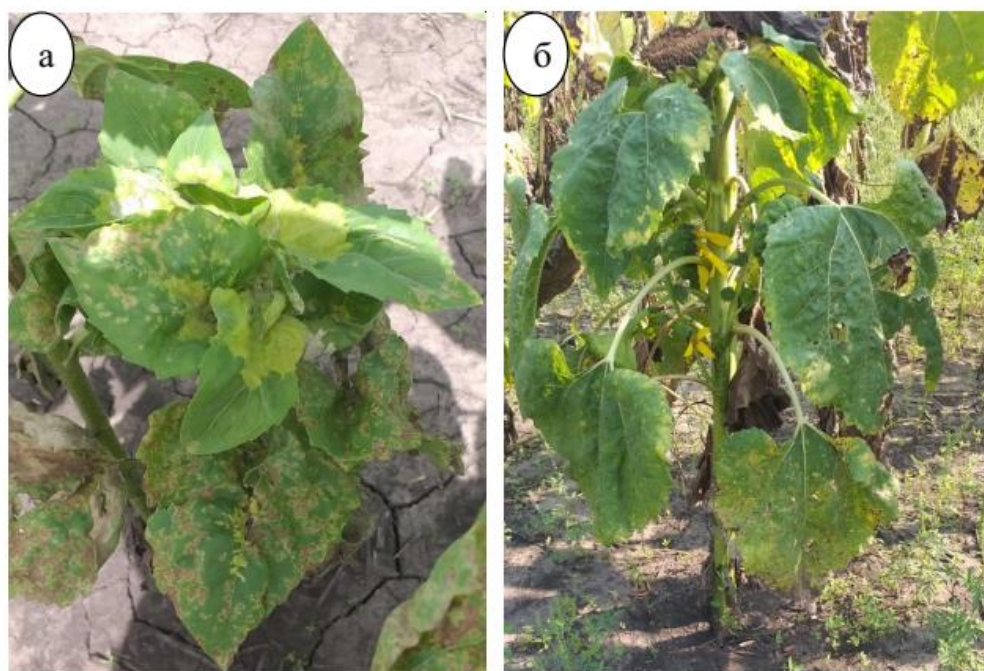


Рис. 1 Ураження пероноспорозом та септоріозом рослин соняшника на різних стадіях його розвитку (а – V-8 – 8 справжніх листків; б – R-7)

Додаток Г. 2

Оцінка ураження септоріозом окремо та в поєднанні з фомозом на рослинах соняшника (2020 р.)

Зразок	Кількість рослин F ₂ , шт.	Септоріоз					Фомоз					
		Заражені рослини	Ступінь ураження				Заражені рослини	з них з септоріозом	Ступінь ураження			
			-	±	+	++			-	±	+	++
1.1	163	38	125	11	21	6	163	36	-	16 (5)	111 (26)	36 (5)
1.2	33	10	23	8	2	-	29	8	4	10 (4)	15 (3)	4 (1)
1.3	184	46	138	20	25	1	180	46	4	32 (7)	127 (38)	21 (1)
1.4	21	8	13	6	2	-	19	6	2	8 (2)	9 (3)	2 (1)
2.1	167	23	144	16	7	-	166	23	1	26 (6)	73 (12)	67 (5)
4.1	145	23	122	9	14	-	142	21	3	46 (7)	72 (12)	24 (2)
4.2	160	22	138	17	5	-	160	22	-	39 (7)	103 (14)	18 (1)

Примітка: у дужках вказано кількість рослин, заражених *S. helianthi*. Зразки 1.1 – 1.4 відповідають F₂ (ЗЛ58А × НАР7); 2.1 – F₂ (ЗЛ78А × НАР7); 4.1 – 4.2 – F₂ (ЗЛ70А × НАР7).

Додаток Г. 3



**Рис. 3 Насіння зразків, заражене патогенами у польових умовах
(прояв інфекції у вологій камері, а - зразок 2; б - зразок 3)**

Додаток Г. 4



Рис. 4 Насіння соняшнику у вологій камері (а) та на поживному середовищі (б) (1-4 зразки)

Додаток Д

ЗАТВЕРДЖУЮ
Заступник директора
з наукової роботи
Інституту олійних культур НААН.
К.В. Ведмедева

АКТ

про впровадження завершених наукових розробок

1 вересня 2023 р

м. Запоріжжя

При оцінці селекційного матеріалу при виконанні завдання «16.00.00.13 П Встановлення селекційної цінності інбредних ліній, виділення генетичних джерел та створення високопродуктивних гібридів соняшнику з комплексною стійкістю до стресових факторів навколишнього середовища» протягом 2021-2023 років застосовували «Спосіб штучного інфікування соняшнику збудником септоріозу в умовах фітотрона» (МПК А01Н 1/04 (2006.01) А01G 18/50 (2018.01) № 2022 01998 – заяв. 13.06.2022 опубл. 22.03.2023. Бюл. № 12: на корисну модель № 152602 Україна). Це дозволило оцінити колекцію ліній на стійкість до *S. helianthi* та виділити стійкі лінії соняшнику для подальшого використання у селекції гібридів.

Використання способу штучного зараження рослин соняшника, дає можливість проводити зараження рослин за відсутності спор патогену у чистій культурі, забезпечує надійне інфікування збудником *S. helianthi*, можливість використання його незважаючи на сезонність, вірогідну та швидку оцінку стійкості зразків соняшника до септоріозу.

Завідувач лабораторії
міжлінійних гібридів соняшнику,
к.с.-г.наук



Кутішева Н.М.

Додаток Е

Список публікацій здобувача за темою дисертації

1. **Левицкая К.М.,** Лях В.А. Устойчивость линий подсолнечника разного происхождения к септориозу и ее наследование гибридами F₁. *Науково-технічний бюлетень інституту олійних культур НААН*. 2019. Вип. 27. С. 6–12. DOI: 10.36710/ioc-2019-27-01
2. **Левицька Х.М.,** Лях В.О. Оцінка інтенсивності ураження соняшника септоріозом методом штучного інфікування в умовах фітотрону. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур НААН*. 2021. Вип. 30. С. 15–23. DOI:10.36710/ioc-2021-30-02
3. **Левицька Х.М.,** Лях В.О. Особливості успадкування стійкості до збудника септоріозу соняшника гібридами F₁. *Карантин і захист рослин*. 2022. 1. С. 8–12. DOI: 10.36495/2312-0614.2022.1.8-12
4. **Levitskaya K.M.,** Soroka A.I., Lyakh V.A. Evaluation of *Septoria* leaf spot (*Septoria helianthi*) alone and in combination with other foliar fungal spots on sunflower. *Helia*. 2022. 45. P. 151–165. DOI: 10.1515/helia-2022-0003
5. **Levitskaya K.M.,** Soroka A.I., Lyakh V.A. Assessment of parental lines, F₁ and F₂ sunflower hybrids to *Septoria* leaf spot infection and some inheritance patterns. *Helia*. 2023. 46. P. 61–75. DOI: 10.1515/helia-2023-0002
6. **Левицька Х.М.,** Лях В.О. Особливості успадкування стійкості до септоріозу у поколіннях F₁ та F₂ соняшнику. *Науково-технічний бюлетень інституту олійних культур НААН України*. 2023. Вип. 34. С. 24–32. DOI: 10.36710/IOC-2023-34-03

Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

7. **Левицька Х.М.,** Лях В.О. Хвороби соняшнику та методи боротьби з ними. *Актуальні проблеми та перспективи розвитку природничих, медичних та*

фармацевтичних наук : збірник тез VII Регіональна наук. – практ. конф. студентів, аспірантів та молодих вчених. Запоріжжя, 2018. С. 160–162.

8. **Левицька Х.М.** Ураженість грибними хворобами зразків соняшнику різного походження в умовах Степу України. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. інтер.-конф. Запоріжжя, 2020. С. 37–38.

9. **Левицька Х.М.,** Лях В.О. Отримання чистої культури збудника септоріозу соняшника *Septoria helianthi*. *Сучасні проблеми біології, екології та хімії* : збірник тез VI Міжнародна наук.–практ. конф. Запоріжжя, 2020. С. 46–47.

10. **Левицька Х.М.,** Сорока А.І., Лях В.О. Отримання чистої культури збудників септоріозу та альтернативіозу соняшника. *Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві* : матеріали XIV Наук. конф. молодих вчених. Чернігів, 2020. С. 38–41.

11. **Левицька Х.М.** Оцінка селекційних ліній соняшника на стійкість до септоріозу в 2019–2020 роках. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. інтер.-конф. Запоріжжя, 2021. С. 43–44.

12. **Левицькая К.М.** Оценка интенсивности поражения линий подсолнечника септориозом в условиях фитотрона. *Наукові засади підвищення ефективності сільськогосподарського виробництва* : матеріали V Міжнародної наук. – практ. конф. присвячена – 205-річчю від дня заснування факультету. Харків, 2021. С. 137–139.

13. **Левицька Х.М.** Оцінка інтенсивності ураження септоріозом гібридів другого покоління соняшника. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. – практ. конф. Запоріжжя, 2022. С. 8–9.

14. **Левицька Х. М.,** Сорока А. І. Особливості розвитку збудника *Septoria helianthi* в умовах *in vitro*. *Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві* : матеріали XV наук. конф. молодих вчених. Чернігів, 2022. С. 130–132.

15. **Левицька Х.** Виявлення насіннєвої інфекції у селекційної лінії соняшника, високо сприйнятливої до септоріозу. *Олійні культури: сьогодення та перспективи* : збірник тез Міжнародна наук. інтер.-конф. Запоріжжя, 2023. С. 46–47.

16. **Левицька Х.** Ураження зразків соняшника септоріозом у комбінації з іншими плямистостями. *Молода наука–2023* : збірник тез XVI Університетська наук.-практ. конф. студентів, аспірантів, докторантів і молодих вчених. Запоріжжя, 2023. С. 245–246.

Патент

17. Сорока А. І. , Лях В. О., **Левицька Х. М.** Спосіб штучного інфікування соняшнику збудником септоріозу в умовах фітотрона. МПК А01Н 1/04 (2006.01) А01G 18/50 (2018.01) Володілець: Інститут олійних культур НААН. № 2022 01998 – заяв. 13.06.2022 опубл. 22.03.2023. Бюл. № 12: Патент на корисну модель № 152602 Україна.