

УДК: 633.854.78 : 631.527 : 575 : 632.9

Д.В. Курилич, К.М. Макляк*

Генетичний аналіз успадкування стійкості соняшнику до вовчка за використання діалельного методу

Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, Харків, Україна

*E-mail: emaklyak@gmail.com

UDC: 633.854.78 : 631.527 : 575 : 632.9

D.V. Kurylych, K.M. Makliak*

Genetic Analysis of The Inheritance of Sunflower Resistance to Broomrape by Diallel Method

Yuriev Plant Production Institute of NAAS of Ukraine, Kharkiv, Ukraine

*E-mail: emaklyak@gmail.com

Реферат: Викладено результати оцінки стійкості до вовчка (*Orobanche cumana* Wallr.) гібридів соняшнику, створених за неповною діалельною схемою схрещувань 8×8. Найбільш вірулентною расою в складі дослідженої популяції вовчка була раса F. Установлено вірогідне значення адитивних і домінантних компонентів в системі регуляції ознаки. Установлено, що домінантні алелі зумовлюють зменшення кількості бульбочок вовчка на рослині. Виділено кращі лінії за загальною та специфічною комбінаційною здатністю, та лінії – донори стійкості до вовчка.

Ключові слова: соняшник, лінія, F1 гібрид, *Orobanche cumana* Wallr., ступінь ураження, стійкість, генетичний аналіз.

Abstract: The results on resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) of sunflower hybrids created according to the incomplete 8×8 diallel crossing design are presented. Race F was the most virulent race in the studied broomrape population. There were significant additive and dominant components in the trait regulation. It was found that dominant alleles we responsible for fewer nodules per plant. The best lines in terms of general and specific combining abilities and lines - donors of resistance to broomrape were identified.

Key words: sunflower, line, F1 hybrid, *Orobanche cumana* Wallr., damage degree, resistance, genetic analysis.

У заходах боротьби з рослиною-паразитом соняшника вовчком (*Orobanche cumana* Wallr.) ключовим компонентом є генетичний захист. У багатьох країнах світу, де вирощують соняшник, виділено джерела стійкості до нових вірулентних рас вовчка та досліджено її генетичний контроль [1, 2]. З'ясовано, що механізми стійкості різняться залежно від походження джерела стійкості та від місця збору насіння вовчка. Дослідження генетики резистентності вітчизняного селекційного матеріалу соняшника до вірулентних рас вовчка, поширених в Україні, в літературі представлені недостатньо [3, 4], тому розробки в цьому напрямі набувають особливої значущості.

За обсягами виробництва товарного насіння та білкового корму, як побічного продукту

Genetic protection is a key component in the control measures against the plant - parasite of sunflower, broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). In many countries worldwide where sunflowers are grown, sources of resistance to new virulent broomrape races have been identified and their genetic control has been studied [1, 2]. It was found that the mechanisms of resistance differed depending on origins of sources of resistance and locations where broomrape seeds were collected. Studies of the genetics of resistance of domestic breeding sunflower materials to virulent broomrape races, which are widespread in Ukraine, are not sufficiently presented in the literature [3, 4]; therefore, developments in this direction are of particular importance.

переробки насіння олійних культур, соняшник є третьою олійною культурою у світі. За обсягами виробництва рослинної олії – четвертою [5]. Третина посівних площ під соняшником в Європі зосереджена на території України, і за період 2010-2021 рр. вони збільшилися в 1,5 раза. Це призвело до надмірного насичення сівозмін соняшником та поширенню шкідників, хвороб, бур'янів та рослини-паразита – вовчка [6, 7].

Вовчок соняшниковий паразитує на коренях, висмоктуючи з рослини поживні речовини та воду. Внаслідок цього утворюється щупле насіння, зменшується врожайність, збільшується ураженість збудниками хвороб [8]. За сильного розвитку вовчка в посівах, втрати врожаю соняшника можуть досягти 100 % [9].

Генетична стійкість до вовчка вважається найефективнішим та найдешевшим методом захисту соняшника. Відповідно, створення стійких гібридів є важливим пріоритетом гетерозисної селекції культури.

У сучасній науковій літературі резистентність соняшника до вовчка описано або як якісну, або як кількісну ознаку. Дослідження якісної ознаки передбачає два ступені прояву – «стійкий» та «нестійкий» (вертикальна стійкість). Згідно з таким розподілом, стійкість соняшнику до вовчка раси F контролюють рецесивні алелі, розташовані у двох локусах [10], один домінуючий ген [11] або два домінуючі гени [12]. Така інформація була отримана шляхом вивчення ураження вовчком рослин другого гібридного покоління F₂ з використанням традиційного аналізу за Менделем.

Також встановлено роль локусів кількісних ознак (QTL) у забезпеченні стійкості соняшника до вовчка (горизонтальна стійкість). Наприклад, Pérez-Vich B. et al. [13] визначили п'ять локусів кількісних ознак, які контролюють стійкість до раси E, і шість локусів, що контролюють стійкість до раси F. Imerovski I. et al. [14] картували в геномі соняшника від двох до 23-х QTL, пов'язаних зі стійкістю до вовчка. Роль окремих QTL у забезпеченні стійкості до вовчка помірна [15, 16, 17], проте за їх накопичення соняшник набуває стійкості до певних рас паразиту.

Складні системи генетичного контролю ознаки потребують розробки нових стратегій створення стійкого селекційного матеріалу, які передбачають поєднання якісних і кількісних механізмів стійкості [18]. Існують гібриди соняшнику, вертикальна стійкість яких до вовчка контролюється генами Or1...Or5 (стійкість до рас A–E) [19]. Таким гібридам притаманна додаткова горизонтальна система стійкості – «система 2».

In terms of the production of marketable seeds and protein fodder, as a by-product of the processing of oilseeds, sunflower is the third oilseed crop in the world. In terms of production of vegetable oil, it is the fourth one [5]. A third of the sunflower acreage in Europe is concentrated in Ukraine, and it increased by 1.5 times during the 2010-2021 period. This led to oversaturation of crop rotations with sunflowers and spread of pests, diseases, weeds, and the parasitic plant (broomrape) [6, 7].

Sunflower broomrape parasitizes on roots, sucking nutrients and water from the plant. This makes seeds weak, reduces the yield, and enhances pathogen-inflicted damage [8]. With a strong development of broomrape in fields, the sunflower yield loss can amount to 100% [9].

Genetic resistance to broomrape is considered the most effective and cheapest method of sunflower protection. Accordingly, the creation of resistant hybrids is a priority of heterosis breeding.

In the current scientific literature, the resistance of sunflower to broomrape is described either as a qualitative or as a quantitative trait. Investigations of a qualitative trait involves two degrees of expression: resistant or susceptible (vertical resistance). According to this distribution, the resistance of sunflower to race F is controlled by recessive alleles located in two loci [10], one dominant gene [11] or two dominant genes [12]. This information was gained by studying broomrape-induced damage to plants of the second hybrid generation (F₂) using the traditional Mendel analysis.

The role of quantitative trait loci (QTL) in the resistance of sunflower to broomrape (horizontal resistance) was also established. For example, Pérez-Vich B. et al. [13] identified five loci of quantitative traits that determine the resistance to race E and six loci that determine the resistance to race F. Imerovski I. et al. [14] mapped from two to 23 QTL associated with resistance to broomrape in the sunflower genome. The role of individual QTL in the resistance to broomrape is moderate [15, 16, 17], however, due to their accumulation, sunflower acquires resistance to certain races of the parasite.

Complex systems of genetic control of a trait require the development of new strategies to create resistant breeding materials, which involve a combination of qualitative and quantitative mechanisms of resistance [18]. There are sunflower hybrids, the vertical resistance of which is determined by the Or1...Or5 genes (resistance

Вони навіть за ураження вовчком раси G мають середній ступінь ураження, на відміну від звичайних «п'ятирасових» гібридів.

Для вивчення успадкування кількісних ознак рослин запропоновано чимало статистичних методів, найшвидшим з яких вважають метод діалельного аналізу [20], згідно з яким генетичну інформацію отримують шляхом вивчення рослин першого гібридного покоління F1. Діалельний аналіз дає змогу вивчити генетичні особливості ліній, отримати інформацію щодо дії та взаємодії алелів, які контролюють кількісні ознаки в рослин. Метод продемонстрував високу ефективність у визначенні генетичного контролю морфологічних, біологічних ознак і ознак продуктивності рослин. Цей метод також успішно застосовують для дослідження генетичного контролю стійкості сільськогосподарських рослин до листових хвороб [21, 22]. Отже є підстави для проведення досліджень успадкування стійкості до вовчка за допомогою методу діалельного аналізу.

Метою роботи було встановлення закономірності успадкування стійкості соняшнику до вірулентних рас вовчка в поколінні F1 та виділення ліній-донорів стійкості серед селекційного матеріалу Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України.

Методика

Дослідження проведено у 2023–2024 рр. на полях наукової сівозміни Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН і в умовах теплиці на експериментальній базі інституту.

У польових умовах висівали вісім ліній-батьківських компонентів гібридів. Вирощування ліній проводили за прийнятою в зоні вирощування агротехнологією. Попередник – ярі зернові колосові. Сівбу проводили в першій декаді травня. Міжряддя 0,7 м, відстань між рослинами 0,25 м.

Погодні умови впродовж вегетаційного періоду соняшнику (травень–вересень) істотно відрізнялись за роками досліджень. У 2023 році середньодобова температура впродовж періоду становила 19,8 °C і перевищила середньобагаторічний показник (18,5 °C) на 1,3 °C, або на 7%. Сума опадів становила 291,0 мм, що на 21,9 мм, або на 8%, вище за середньобагаторічну суму (269,1 мм). Загалом, ріст і розвиток соняшнику у 2023 році проходив в сприятливих погодних умовах.

to races A–E) [19]. Such hybrids have an additional horizontal resistance system - "system 2". They are moderately damaged, even if they are affected by broomrape race G, unlike traditional "five-race" hybrids.

A lot of statistical methods have been proposed to study the inheritance of quantitative traits of plants, diallel analysis is considered to be the fastest of them [20]. In diallel analysis, genetic information is obtained by investigating plants of the first hybrid generation F1. Diallel analysis allows studying the genetic peculiarities of lines, to obtain information on the action and interaction of alleles that determine quantitative traits in plants. The method was demonstrated to be highly efficient in studies of the genetic control of morphological, biological and performance traits in plants. This method is also successfully used to study the genetic control of resistance of agricultural plants to foliar diseases [21, 22]. Therefore, there are grounds for studying the inheritance of resistance to broomrape by diallel analysis.

The purpose of this study was to determine the inheritance patterns of resistance to virulent broomrape races in F1 sunflower generation and to select lines-donors of resistance among the breeding materials of the Yuriev Plant Production Institute of NAAS of Ukraine.

Methods

The study was conducted in the scientific crop rotation fields of the Yuriev Plant Production Institute of NAAS in 2023–2024 and in an experimental greenhouse of the Institute.

Eight lines – hybrids' parents were sown in the field. They were grown in accordance with the farming techniques adopted in the cultivation area. Spring spiced cereals were the forecrops. The lines were sown within the first 10 days of May. The inter-row width was 0.7 m; the distance between plants was 0.25 m.

The weather during the sunflower growing period (May–September) differed considerably from year to year. In 2023, the mean daily temperature during this period was 19.8°C, which was higher than the long-term average (18.5°C) by 1.3 °C, or by 7%. The precipitation amount was 291.0 mm, which was 21.9 mm, or 8%, more than the long-term average (269.1 mm). In general, the weather in 2023 was favorable for the growth and development of sunflower plants.

У 2024 році середньодобова температура впродовж періоду травень–вересень становила 21,7°C і перевищила середньобагаторічний показник на 3,2 °С, або на 17,3 %. Сума опадів була 97,0 мм, що на 172,1 мм, або на 36,0% менше від середньобагаторічної суми. Погодні умови 2024 року характеризувалися нерівномірним розподілом опадів, більша частина яких випала в першій половині вегетації соняшника. Другу половину вегетації супроводжували аномальні температури повітря та відсутність опадів.

Залучені до досліду лінії різнилися за стійкістю до вовчка, жирнокислотним складом олії, тривалістю вегетаційного періоду та іншими ознаками і показниками [23]. Чотири досліджені лінії – лінії-закріплювачі стерильності харківської селекції (Х 1006 Б, Х 81 Б, Х 83 Б і Х 808 Б). Чотири лінії – лінії-відновники фертильності пилку – зразки Національного центру генетичних ресурсів рослин України з номерами Національного каталогу ІУ 075134, ІУ 075135, ІУ 075136 і ІУ 075137. У 2023 році в польових умовах за використання цих ліній реалізовано схрещування за неповною діалельною схемою 8×8. За допомогою фізичної кастрації квіток на фертильній основі отримано насіння F1 28-ми гібридних комбінацій.

Для оцінки ураження ліній та гібридів вовчком, в умовах теплиці висівали насіння зразків соняшнику врожаю 2023 року (вісім ліній і 28 F1 гібридних комбінацій). Використовували насіння вовчка, зібране в 2021 році в Харківській області, на полях з істотним ураженням соняшника вовчком. Насіння досліджуваних зразків висівали в пластикові стакани об'ємом 0,5 л, заповнені інфікованою вовчком ґрунтовою сумішшю (2 г насіння вовчка на 5 кг ґрунту). Необхідні умови для розвитку вовчка: температура повітря +24...+28 °С; відносна вологість повітря 70...80%; 16-ти годинний фотоперіод; регулярний полив. Облік кількості бульбочок паразита проводили через 40 діб після сівби насіння соняшника.

Як стандарт сприйнятливості до вовчка використовували лінію Х 2111 Б, що не має генів стійкості до вовчка. Для визначення расового складу вовчка використовували загальновідомий у світовій селекційній практиці диференціатор стійкості до раси Е – лінію LC1003 В (номер Національного каталогу НЦГРУ UE0101210), і гібрид Ярило селекції Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, стійкий до раси F вовчка.

Ураження рослин вовчком визначали візуально, шляхом підрахунку кількості здорових бульбочок паразита на коренях досліджуваних

In 2024, the mean daily temperature during the May–September period was 21.7°C, which was higher than the long-term average by 3.2°C, or by 17.3%. The precipitation amount was 97.0 mm, which was 172.1 mm or 36.0% less than the long-term average. The weather in 2024 was characterized by uneven distribution of precipitation, most of which fell during the first half of the sunflower growing period. The second half of the growing period had abnormal air temperatures and no precipitation.

The tested lines differed in resistance to broomrape, fatty acid composition of oil, growing period length, and other characteristics [23]. Four lines are sterility fixers bred in Kharkiv (Kh 1006 B, Kh 81 B, Kh 83 B, and Kh 808 B) and the other four lines - pollen fertility restorers from the collection of the National Center for Plant Genetic Resources of Ukraine (NCPGRU) (National Catalog numbers IU 075134, IU 075135, IU 075136, and IU 075137). In 2023, these lines were crossed in the field according to the incomplete 8×8 diallel design. Due to physical emasculation of fertile flowers, F1 seeds of 28 hybrids were obtained.

To assess the broomrape-inflicted damage to the lines and hybrids, we planted sunflower seeds harvested in 2023 (eight lines and 28 F1 hybrids) in the greenhouse. Broomrape seeds collected in sunflower fields (located in the Kharkivska Oblast) significantly damaged by broomrape in 2021 were used in the experiment. Seeds of the studied sunflower accessions were sown in 0.5 L plastic pots filled with broomrape-contaminated soil (2 g of broomrape seeds per 5 kg of soil). Broomrape developed under the following conditions: the air temperature was +24...+28 °C; the relative air humidity was 70...80%; 16-hour photoperiod was set; the pots were watered regularly. The parasite nodules were counted 40 days after sowing sunflower seeds.

Line Kh 2111 B, which does not have genes for resistance to broomrape, was used as a reference for susceptibility to broomrape. To determine the race composition of broomrape, we used the well-known in the global breeding practice differentiator of resistance to race E, line LC1003 B (National Catalog number in the NCPGRU is UE0101210, and broomrape race F-resistant hybrid 'Yarylo' originated by the Yuriev Plant Production Institute of NAAS.

Broomrape infestation of plants was determined visually by counting healthy nodules

рослин. Повторність триразова. Визначали ступінь ураження, як середню кількість бульбочок вовчка на одній оцінюваній рослині.

Для аналізу жирнокислотного складу олії насіння було взято з рослин, ізольованих під пергаментними пакетами під час цвітіння. Жирнокислотний склад визначали методом газової хроматографії метилових ефірів жирних кислот на газовому хроматографі Селміхром 2 за модифікованою методикою Пейскера [24].

Експериментальні дані аналізували за допомогою методу дисперсійного аналізу [25]. Загальну і комбінаційну здатність визначали за алгоритмом, викладеним Griffing B.A. [26]. Аналіз генетичних властивостей ліній і обчислювання компонентів генетичної дисперсії проводили з використанням алгоритму Науман В.І. [27]. Оскільки частина рослин, що оцінювали, не мала ознак ураження вовчком (відсутні бульбочки паразита на коренях), для проведення статистичної обробки до значення ознаки «0,0 бульбочок вовчка на рослині» додавали 0,01, що не вплинуло на результати, але дало змогу отримати коректні дані.

Результати та обговорення

Упродовж 2023-2024 рр. вивчали ліній-батьківські компоненти за цінними господарськими ознаками (табл. 1). Продуктивність рослин досліджених ліній у середньому за два роки варіювала від 18,3 до 40,7 г; тривалість періоду «сходи-цвітіння» від 56 до 64 діб; висота рослин від 94,2 до 143,3 см; вміст олеїнової кислоти в олії від 20,70 до 89,11 %. Найвищу продуктивність рослини (40,7 г) зафіксовано у високоолеїнової ліній-закріплювача стерильності X 83 Б. Найбільш ранньостиглою та низькорослою була гілляста лінія-відновник фертильності пилку IU 075134: 56 діб; 94,2 см.

Ступінь ураження ліній вовчком варіював суттєво. Ліній-закріплювачі стерильності були нестійкими, ступінь їх ураження становив: 3,89 (X 81 Б); 2,20 (X 83 Б); 3,71 (X 808 Б); 3,92 (X 1006 Б) бульбочок вовчка на одну досліджену рослину. Ліній-відновники фертильності пилку продемонстрували відсутність ураження або низький ступінь ураження вовчком: 0,00 (IU 075134); 0,02 (IU 075135); 0,27 (IU 075136); 0,02 (IU 075137).

Згідно з результатами оцінки ураженості диференціаторів, ступінь ураження ліній X 2111 Б був високим (понад 15 бульбочок на рослину). Це свідчить про те, що умови проведення

of the parasite on the roots of the studied plants. It was repeated three times. The damage degree is expressed as the mean number of nodules per one assessed plant.

To analyze the fatty acid composition of oil, seeds were taken from plants isolated under parchment bags during anthesis. The fatty acid composition was determined by gas chromatography of fatty acid methyl esters on a gas chromatographer Selmichrom 2 by Peisker's modified method [24].

The experimental data were analyzed by ANOVA [25]. The general and specific combining abilities were determined by the algorithm outlined by Griffing B.A. [26]. Genetic features of the lines were analyzed and the genetic variance components were calculated using the algorithm of Hayman B.I. [27]. Since some evaluated plants had no signs of broomrape-inflicted damage (no nodules of the parasite on the roots), for statistical processing, 0.01 was added to the "0.0 broomrape nodules on the plant" sign, which did not affect the results, but made it possible to get the correct data.

Results and Discussion

In 2023-2024, we evaluated the parental lines for valuable economic traits (Table 1). The mean plant productivity in the investigated lines varied from 18.3 to 40.7 g across the two years; the "emergence-anthesis" period lasted 56 to 64 days; the plant height ranged within 94.2 - 143.3 cm; the oleic acid content in oil ranged from 20.70 to 89.11%. The best plant productivity (40.7 g) was recorded for the high-oleic line - sterility fixer Kh 83 B. The most early-ripening and shortest was the branched line pollen fertility restorer IU 075134: 56 days and 94.2 cm, respectively.

The broomrape-induced damage varied significantly in the lines. The sterility fixers were susceptible; their damage amounted to 3.89 (Kh 81 B), 2.20 (Kh 83 B), 3.71 (Kh 808 B), and 3.92 (Kh 1006 B) broomrape nodules per one examined plant. The pollen fertility restorers were not or little damaged by broomrape: 0.00 (IU 075134), 0.02 (IU 075135), 0.27 (IU 075136), 0.02 (IU 075137) nodules.

Based on the results of the assessment of damage related to the differentiators, the damage in line 'Kh X 2111 B' was severe (more than 15 nodules per plant), indicating that the experimental conditions were favourable for to

досліді були сприйнятливими для розвитку паразита. Лінія LC 1003 B – диференціатор стійкості до раси E – продемонструвала високий ступінь ураження вовчком, 8,6 бульбочки на рослину, а ступінь ураження гібрида Ярило, стійкого до раси F вовчка, була незначною (0,43). Отже найбільш вірулентна раса в складі дослідженої популяції вовчка визначена як раса F.

Таким чином, встановлено суттєву різницю між самоzapиленими лініями за стійкістю до раси F вовчка, що збігається з результатами, отриманими іншими науковцями [10–12, 28].

За результатами дисперсійного аналізу за ознакою «кількість бульбочок вовчка на рослині» 28-ми гібридів та восьми їх батьківських компонентів, наявні істотні відмінності між гібридними комбінаціями, та відсутні відмінності між повтореннями. Це дало змогу обчислити ефекти загальної (ЗКЗ) та специфічної (СКЗ) комбінаційної здатності ліній, які були значимими ($P < 0,01$). Значимими були як середні квадрати ЗКЗ (15,7), так і середні квадрати СКЗ (2,0). Специфічна комбінаційна здатність зумовлена неадитивними ефектами, тому значимість середнього квадрата СКЗ свідчить про доповнення адитивних ефектів генів (ЗКЗ) неадитивними. Середній квадрат ЗКЗ перевищив середній квадрат СКЗ у 7,85 рази, що доводить переважання адитивних ефектів батьківських ліній над неадитивними.

Найкращі за ЗКЗ лінії визначали як лінії з мінімальними значеннями ЗКЗ, отже такі, які в гібридних комбінаціях утворюють мінімальну кількість бульбочок. До таких ліній віднесено всі лінії-відновники фертильності пилку: IU075134 (ЗКЗ дорівнює $-1,32$); IU075135 ($-1,20$); IU075136 ($-0,99$); IU075137 ($-1,02$), значення ЗКЗ яких були вірогідно меншими від середньої (табл. 2). Лінії-закріплювачі стерильності визначено як лінії, гібриди з якими утворюють максимальну кількість бульбочок: X 81 B (ЗКЗ дорівнює 1,22); X 83 B (0,57); X 808 B (1,71); X 1006 B (1,02). З величин $НІР_{0,05}$ попарного порівняння ефектів ЗКЗ 0,40 видно, що лінія X 83 B формує більш стійкі гібриди, ніж інші лінії-закріплювачі стерильності. Різниця за ЗКЗ ліній-відновників фертильності була в межах $НІР_{0,05}$.

the parasite development. Line 'LC 1003 B', the differentiator of resistance to race E, were severely affected by broomrape (8.6 nodules per plant), broomrape race F-resistant hybrid 'Yarylo' was mildly affected (0.43 nodules). Therefore, race F was defined as the most virulent race in the studied broomrape population.

Thus, there were significant differences in the resistance to broomrape race F between the self-pollinated lines, which in agreement with results obtained by other scientists [10–12, 28].

ANOVA results on the number of nodules per plant in the 28 hybrids and eight their parents demonstrated significant differences between the hybrids and no differences between replications. This allowed us to calculate the effects of general (GCA) and specific (SCA) combining abilities of the lines, which were significant at $P < 0.01$. Both the mean square of the GCA (15.7) and the mean square of the SCA (2.0) were significant. The specific combining ability is due to non-additive effects; therefore, the significance of the mean square of the SCA indicates supplementation of the additive effects of genes (GCA) with non-additive ones. The mean square of the GCA exceeded the mean square of the SCA by 7.85 times, proving predominance of additive effects over non-additive ones in the parental lines.

The best lines in terms of the GCA were defined as lines with minimum values of the GCA, that is, those that form the minimum number of nodules in hybrid combinations. These lines included all pollen fertility restorers: IU075134 (GCA = 1.32), IU075135 (1.20), IU075136 (-0.99), and IU075137 (-1.02); the GCA values were significantly lower than the mean (Table 2). The sterility fixers were defined as lines whose hybrids had the maximum number of nodules: Kh 81 B (GCA = 1.22), Kh 83 B (0.57), Kh 808 B (1.71), and Kh 1006 B (1.02). From the LSD_{05} of the pairwise comparison of the GCA effects (0.40), we can see that line 'Kh X 83 B' gave more resistant hybrids than the other sterility fixers. The difference in the GCA between the fertility restorers was within the LSD_{05} limits.

Таблиця 1. Господарські ознаки самозапилених ліній-батьківських компонентів гібридів соняшнику, залучених до діалельної схеми схрещувань, 2023-2024 рр.
Table 1. Economic characteristics of the self-pollinated lines - sunflower hybrids' parents involved in diallel crossings, 2023-2024

Лінія / Line, гібрид / hybrid, зразок Національного каталогу / National Catalog accession	Гіллястість / Branchiness	Продуктивність рослини, г насіння / Plant productivity, g of seeds			Тривалість періоду «сходи- цвітіння», діб / «Emergence- anthesis» period, days			Висота рослини, см / Plant height, cm			Вміст олеїнової кислоти в олії, % ¹⁾ / Oleic acid content in oil, % ¹⁾	Ступінь ураження вовчком ¹⁾ / Broomrape damage ¹⁾
		2023	2024	середнє / Mean	2023	2024	середнє / Mean	2023	2024	середнє / Mean		
X 81 Б / Kh 81 В	Hi / No	15.6	21.0	18.3	62	61	62	108.2	92.3	100.3	37.00	3.89
X 83 Б / Kh 83 В	Hi / No	45.1	36.2	40.7	63	63	63	122.0	104.0	113.0	89.11	2.20
X 808 Б / Kh 808 В	Hi / No	34.2	40.4	37.3	65	63	64	120.5	107.1	113.8	24.17	3.71
X 1006 Б / Kh 1006 В	Hi / No	36.7	30.3	33.5	58	56	57	117.7	108.1	112.9	20.70	3.92
IU 075134 / IU 075134	Так / Yes	15.3	20.2	17.8	57	55	56	95.8	92.6	94.2	29.95	0.00
IU 075135 / IU 075135	Так / Yes	24.6	25.2	24.9	59	57	58	124.2	120.9	122.6	26.32	0.02
IU 075136 / IU 075136	Так / Yes	17.8	23.7	20.8	62	60	61	148.3	138.2	143.3	46.40	0.27
IU 075137 / IU 075137	Так / Yes	31.0	16.9	24.0	63	60	62	130.0	113.3	121.7	85.12	0.02
LC 1003 В / LC 1003 В							–					8,60
Ярило / Yarylo							–					0.43
X 2111 Б / Kh 2111 В							–					15.3
Примітка. ¹⁾ – насіння врожаю 2023 року Note: ¹⁾ – seeds harvested in 2023.												

Таким чином, доведено значимість як адитивних, так і неадитивних ефектів генів в успадкуванні стійкості соняшника до вовчка. Аналогічні результати адитивної та неадитивної дії генів були отримані для ознак стійкості соняшника до збудників хвороб, наприклад для фомозу (*Phoma macdonaldii*) [29]. Оцінки середніх квадратів ЗКЗ і СКЗ показали, що вплив адитивних ефектів у генетичному контролі стійкості до вовчка був суттєво більшим, ніж вплив неадитивних ефектів. Це бажане явище, оскільки сприяє прогресу в селекції на підвищення стійкості [30].

Thus, the significance of both additive and non-additive effects of genes in the inheritance of sunflower resistance to broomrape was proven. Analogous results on additive and non-additive effects of genes were obtained for the resistance of sunflower to pathogens, for example, for black stem disease (*Phoma macdonaldii*) [29]. The mean squares of the GCA and SCA showed that the additive effects in the genetic control of resistance to broomrape were significantly stronger than the non-additive ones. This is a desirable phenomenon, as it contributes to progress in breeding for increased resistance [30].

Таблиця 2. Загальна (ЗКЗ) і специфічна (СКЗ) здатність ліній-батьківських компонентів гібридів соняшнику діалельної схеми схрещувань за ознакою «кількість бульбочок вовчка на рослині»

Table 2. General (GCA) and specific (SCA) combining abilities of the lines - sunflower hybrids' parents in the diallel crossings for the "number of nodules per plant" trait

Лінія / Line	Ефекти ЗКЗ / GCA effects	Варіанси СКЗ / SCA variances	Ефекти СКЗ / SCA effects						
			X83Б / Kh 83 B	X808Б / Kh 808 B	X1006Б / Kh 1006 B	IU075134 / IU075134	IU075135 / IU075135	IU075136 / IU075136	IU075137 / IU075137
X 81 Б / Kh 81 B	1.22	2.97	2.52	0.94	2.52	-1.35	-1.58	-1.08	-1.71
X 83 Б / Kh 83 B	0.57	2.19	-	2.54	-0.40	-0.70	-0.93	-0.93	-1.06
X 808 Б / Kh 808 B	1.71	2.41	-	-	2.09	-1.79	-0.57	-1.07	0.41
X1006Б / Kh 1006 B	1.02	2.22	-	-	-	-1.15	-1.22	-1.10	-1.36
IU075134 / IU075134	-1.32	1.35	-	-	-	-	0.96	0.92	0.95
IU075135 / IU075135	-1.20	0.99	-	-	-	-	-	0.88	0.74
IU075136 / IU075136	-0.99	0.89	-	-	-	-	-	-	1.03
IU075137 / IU075137	-1.02	1.08	-	-	-	-	-	-	-

Примітка 1. $HP_{0.05}$ порівняння ефектів ЗКЗ із середньою (0,00) 0,25.
Примітка 2. $HP_{0.05}$ попарного порівняння ефектів ЗКЗ 0,40.
Примітка 3. $HP_{0.05}$ порівняння ефектів СКЗ із середньою (0,00) 1,14.
Примітка 4. $HP_{0.05}$ попарного порівняння ефектів СКЗ 1,28.
Note 1: $LSD_{0.05}$ of the pairwise comparison of the GCA effects with the mean of (0.00) 0.25.
Note 2: $LSD_{0.05}$ of the pairwise comparison of the GCA effects 0.40.
Note 3: $LSD_{0.05}$ of the pairwise comparison of the SCA effects with the mean of (0.00) 1.14.
Note 4: $LSD_{0.05}$ of the pairwise comparison of the SCA effects 1.28.

Варіанси СКЗ ліній-закріплювачів стерильності були високими (перевищили середню варіансу СКЗ 1,76). Таким чином, окремі гібридні комбінації з участю цих ліній виявилися більш стійкими, ніж це можна було очікувати на основі їх ЗКЗ. За значеннями ефектів СКЗ, для лінії X 81 Б це гібридні комбінації X 81 Б × IU075134; X 81 Б × IU075135 і X 81 Б × IU075137. Для лінії X 808 Б це гібридна комбінація X 808 Б × IU075134. Для лінії X 1006 Б це гібридні комбінації

The SCA variances of the sterility fixers were high (higher than the mean SCA of 1.76). Thus, some hybrid combinations derived from these lines appeared to be more resistant than might be expected on the basis of their GCAs. Based on the SCA effects, these were hybrids 'Kh 81 B × IU075134', 'Kh 81 B × IU075135', and 'Kh 81 B × IU075137' for line 'Kh 81 B'. For line 'Kh 808 B', 'Kh 808 B × IU075134' was such hybrid combination. For line 'Kh 1006 B', these were hybrids 'Kh 1006 B × IU075134',

X 1006 B × IU075134; X 1006 B × IU075135 і X 1006 B × IU075137.

Аналіз за Хейманом даних діалельних схрещувань 8×8 показав невідповідність експериментальних даних адитивно-домінантній моделі. Параметр Vr відображає варіансу сімей r-того ряду; Wr відображає коваріансу між сім'ями r-того ряду та їх нерекурентними батьками. Значення коефіцієнту регресії b Wr на Vr дорівнювало 0,585 і вірогідно відрізнялося від одиниці. Ймовірною причиною цього є успадкування за типом епістазу. Успадкування стійкості до вовчка раси F в окремих гібридних комбінаціях за типом епістазу встановлено також дослідженнями іспанських науковців [12, 31].

Для приведення даних у відповідність до адитивно-домінантної моделі ми почергово вилучили з вихідних даних дві лінії з максимальними значеннями різниці (Wr–Vr) – параметра, який має бути константним для всіх строк діалельної таблиці. Такими лініями виявилися лінії X 81 B і X 808 B.

Подальший аналіз даних діалельних схрещувань 6×6 показав відповідність експериментальних даних адитивно-домінантній моделі. Значення коефіцієнту регресії b дорівнювало 0,987 і вірогідно не відрізнялося від одиниці.

У таблиці 3 наведено значення компонент генетичної варіації за Хейманом за ознакою «кількість бульбочок вовчка на рослині» при повному наборі ліній та за вилучення з аналізу двох ліній (X 81 B і X 808 B). Як адитивна a, так і домінантна b компоненти генетичної варіації вірогідні на високому рівні (P<0,01). Отже, в системі регуляції стійкості до вовчка важливі обидва компоненти.

‘Kh 1006 B × IU075135’, and ‘Kh 1006 B × IU075137’.

Hayman's analysis of the 8×8 diallel crossing data showed the inconsistency of the experimental data with the additive-dominant model. The Vr parameter reflects the variance of families in the rth array; Wr reflects the covariance between families in the rth array and their non-recurrent parents. The regression coefficient (b) of Wr on Vr was 0.585, significantly differing from 1. This can be attributed to epistatic inheritance. Epistatic inheritance of the resistance to broomrape race F in some hybrid combinations was also revealed in studies by Spanish scientists [12, 31].

To bring the data into line with the additive-dominant model, we alternately excluded from the initial data two lines with the maximum values of the difference (Wr–Vr), the parameter, which must be constant in all rows of the diallel table. ‘Kh 81 B’ and ‘Kh 808 B’ turned out to be such lines.

Further analysis of the results on 6×6 diallel crosses showed that the experimental data were consistent with the additive-dominant model. The regression coefficient b was 0.987, not significantly differing from 1.

Table 3 shows the genetic variance components from Hayman's analysis of the "number of nodules per plant" trait for the complete set of lines and after exclusion of two lines from the analysis (Kh 81 B and Kh 808 B). Both the additive a and dominant b components of genetic variance were highly significant (P<0.01). Therefore, both components are important for the regulation of resistance to broomrape.

Таблиця 3. Компоненти генетичної варіації за Хейманом за ознакою «кількість бульбочок вовчка на рослині» при повному (8×8) і скороченому (6×6) наборах ліній

Table 3. Genetic variance components from Hayman's analysis of the "number of nodules per plant" trait in the full (8×8) and reduced (6×6) sets of the lines

Компонент генетичної варіації / Genetic variance component	Кількість ступенів свободи / Freedom degree number	Повний набір ліній (8×8) / Full set of the lines (8×8)				Скорочений набір ліній / (6×6) Reduced set of the lines (6×6)			
		середній квадрат / Mean square	F _{факт.} / F _{obs.}	F _{теор.} / F _{theor.}	p	середній квадрат / Mean square	F _{факт.} / F _{obs.}	F _{теор.} / F _{theor.}	p
a	7	47.1	75.40	2.14	<0.01	7.85	28.10	2.45	<0.01
b	28	6.1	9.72	1.64	<0.01	1.79	6.41	1.92	<0.01
b ₁	1	1.1	1.74	3.98	0.19	6.48	23.21	4.08	<0.01
b ₂	7	3.1	4.97	2.14	<0.01	1.55	5.54	2.45	<0.01
b ₃	20	7.4	11.77	1.72	<0.01	1.40	5.02	2.12	<0.01

За вилучення двох ліній (схема 6×6), на високому рівні ($P<0,01$) вірогідними виявилися частки ефектів домінування b_1 , b_2 і b_3 . Значимість компоненти b_1 вказує, що величина середньої батьківських компонентів відрізняється від середньої гібридів, отже середнє домінування не дорівнює 0. Значимість компоненти b_2 вказує на асиметрію розподілу генів, що визначають ефекти домінування, між лініями-батьківськими компонентами. У цьому випадку, компонента a оцінює не адитивну варіацію окремо, а загальну генетичну варіацію. За компонентою b_3 , в окремих гібридних комбінаціях присутнє специфічне домінування. За наявності епістатичних взаємодій (схема 8×8) компонента b_2 була невірогідною.

Величини та значимість генетичних параметрів ліній за Хейманом наведено в таблиці 4. В обох варіантах значимою була величина компоненти D, що тестує адитивні ефекти генів, і компонент H_1 і H_2 , які тестують домінантні ефекти генів.

У схемі 8×8 визначено істотне переважання домінантних ефектів, що суперечить висновкам за Грифінгом, які наведено вище. У схемі за вилученням двох ліній значення параметра D було дещо нижчим від значення параметра H_1 , отже в генетичному контролі стійкості до вовчка переважають адитивні ефекти генів. У такому разі генетична мінливість, яку ми спостерігаємо між лініями-батьківськими компонентами, має високу успадковувальність, а добір в наступних поколіннях буде високоєфективним.

В обох схемах, за вірогідним значенням параметра H_2 , гени стійкості розподілені нерівномірно між батьківськими лініями.

Компонента $(H_1/D)^{1/2}$ була більшою від одиниці (1,62) в схемі 8×8, що вказує на наддомінування (яке не було встановлено аналізом окремих гібридних комбінацій). Отже в даному випадку цей показник неінформативний. У схемі 6×6 ця компонента не відрізнялася від одиниці (0,98), що вказує на повне домінування.

Асиметричність розподілу домінантних і рецесивних алелів, яку було доведено значимістю компоненти b_2 , підтверджено значенням показника $H_2/4H_1 \neq 0,25$. У варіанті 6×6, за додатним значенням параметра F (2,01), який оцінює напрям асиметрії розподілу загальної кількості домінантних і рецесивних алелів у батьківських ліній, у вказаному наборі ліній переважають домінантні ефекти генів. У варіанті 8×8 параметр F був невірогідним.

After excluding two lines (6×6 design), the proportions of the dominance effects b_1 , b_2 , and b_3 turned out to be highly significant ($P<0.01$). The significance of the b_1 component indicates that the mean of the parents differs from the mean of the hybrids; hence, the average dominance is not zero. The significance of the b_2 component indicates an asymmetry of the distribution of genes that determine the dominance effects between the parental lines. In this case, the a component estimates not the additive variation separately but the total genetic variation. The b_3 component indicated a specific dominance in some hybrid combinations. Upon epistatic interactions (8×8 array), the b_2 component was insignificant.

The values and significance of Hayman's genetic parameters of the lines are summarized in Table 4. In both variants, the D component, which tests the additive effects of genes, was significant; so were the H_1 and H_2 components, which test the dominant effects of genes.

In the 8×8 array, there was a significant preponderance of the dominant effects, which contradicts the conclusions drawn according to Griffing, which are formulated above. In the reduced array (after excluding two lines), the D parameter was slightly lower than the H_1 parameter; therefore, the additive effects of genes prevailed in the genetic control of the resistance to broomrape. In this case, the genetic variability, which we observed between the parental lines, was highly heritable and selection in subsequent generations will be highly effective.

From the significant H_2 parameter in both arrays, resistance genes appear to be nonuniformly distributed the between parental lines.

The $(H_1/D)^{1/2}$ component was higher than 1 (1.62) in the 8×8 array, indicating overdominance (which was not shown by analysis of individual hybrid combinations). So, in this case, this parameter was uninformative. In the 6×6 array, this component did not differ from 1 (0.98), indicating complete dominance.

The asymmetry of the distribution of dominant and recessive alleles, which was proved by the significant b_2 component, was confirmed by the $H_2/4H_1$ parameter: $H_2/4H_1 \neq 0.25$. In the 6×6 array, from the positive F parameter (2.01), which estimates the direction of asymmetry of the distribution of the total number of dominant and recessive alleles in the parental lines, the dominant effects of genes were shown to prevail in the specified set of lines. In the 8×8 array, the F parameter was insignificant.

Таблиця 4. Генетичні параметри за Хейманом за ознакою «кількість бульбочок вовчка на рослині» при повному (8×8) і скороченому (6×6) наборах ліній

Table 4. Hayman's genetic parameters of the "number of nodules per plant" trait in the full (8×8) and reduced (6×6) sets of the lines

Генетичний параметр / Genetic parameter	Повний набір ліній / (8×8) Full set of the lines (8×8)		Скорочений набір ліній (6×6) / Reduced set of the lines (6×6)	
	величина / Value	p	величина / Value	p
D	3.31	<0.01	2.55	<0.01
H ₁	8.72	<0.01	2.44	<0.01
H ₂	7.77	<0.01	2.01	<0.01
(H ₁ /D) ^{1/2}	1.62	–	0.98	–
H ₂ /4 H ₁	16.9	–	1.23	–
F	–2.98	<0.17	2.01	<0.01
F ₁ (X 81 Б)	–18.32	<0.01	–	–
F ₂ (X 83 Б)	–13.51	<0.01	–2.69	<0.01
F ₃ (X 808 Б)	–10.58	<0.01	–	–
F ₄ (X 1006 Б)	–16.26	<0.01	–6.46	<0.01
F ₅ (IU075134)	10.11	<0.01	5.44	<0.01
F ₆ (IU075135)	8.78	<0.05	5.38	<0.01
F ₇ (IU075136)	8.90	<0.05	5.07	<0.01
F ₈ (IU075137)	7.08	<0.05	5.35	<0.01
r (W _r + V _r ; Y _r)	0.956	<0.01	0.993	<0.01
(F ₁ –P)	–0.24	–	–0.71	–

Але залучені до схрещувань лінії різнилися за співвідношенням домінантних і рецесивних алелів. Коефіцієнт кореляції між величиною (W_r+V_r) і середнім значенням ознаки у батьківських ліній дорівнює 0,993, отже він додатний і значимий. Це свідчить про те, що домінантні алелі зумовлюють зменшення кількості бульбочок вовчка на рослині. Тому в нашому випадку, додатне значення параметра F_i свідчить про відносно більшу кількість домінантних алелів стійкості в ліній-відновників фертильності IU075134, IU075135, IU075136 й IU075137, а від'ємне – про відносно більшу кількість рецесивних алелів в ліній-закріплювачів стерильності X 83 Б і X 1006 Б.

Від'ємне значення параметра (F₁–P) (різниці між значеннями ознаки у гібридів та у батьківських компонентів), у доповнення до коефіцієнта кореляції r, також свідчить про те, що домінантні алелі зумовлюють зменшення кількості бульбочок вовчка на рослині.

Розподіл ліній вдовж лінії регресії W_r на V_r відобразив генетичну різноманітність контролювання ознаки (рисунок). Точки батьківських ліній розташовані вдовж лінії регресії відповідно до кількості домінантних і рецесивних алелів. В нижній частині графіка в обох випадках розташовані лінії з максимальною кількістю домінантних алелів стійкості, якими виявилися всі лінії-відновники фертильності пилку. Лінії-закріплювачі

However, the lines used in crossings differed in the ratio of dominant and recessive alleles. The correlation coefficient between the (W_r+V_r) parameter and the mean value of the trait in the parental lines was 0.993, i.e. it was positive and significant, indicating that dominant alleles were responsible for fewer nodules per plant. Therefore, in our case, the positive F_i parameter indicates a relatively larger number of dominant alleles for resistance in the fertility restorers (IU075134, IU075135, IU075136, and IU075137), while the negative value indicates a relatively larger number of recessive alleles in two sterility fixers (Kh 83 B and Kh 1006 B).

The negative (F₁–P) parameter (difference between the trait values in the hybrids and parents), in addition to the correlation coefficient r, also indicates that dominant alleles are responsible for fewer nodules per plant.

The distribution of lines along the regression line of W_r on V_r reflected the genetic diversity of the trait control (Figure). The parental lines' points are located along the regression line according to the number of dominant and recessive alleles. In the lower part of the graph, in both cases, there are lines with the maximum number of dominant alleles for resistance, which turned out to be all lines - pollen fertility restorers. The sterility fixers are expectedly located in the upper part of the graph;

стерильності очікувано розмістилися в верхній частині графіка, отже їм притаманне переважання рецесивних алелів.

Значення вільного члена рівняння регресії a вірогідно не відрізнялося від 0, що доводить наявність повного домінування в успадкуванні ознаки. Цей результат збігається з висновками іспанських науковців [11, 12]. Такий характер успадкування відрізняється від характеру успадкування стійкості соняшнику до окремих збудників хвороб. Зокрема, стійкість соняшнику до збудника септоріозу (*Septoria helianthi*) контролюється рецесивними генами [32].

therefore, preponderance of recessive alleles is intrinsic to them.

The intercept term a of the regression equation did not differ significantly from 0, proving complete dominance in the inheritance of the trait. This result is in agreement with the conclusions of Spanish scientists [11, 12]. This inheritance pattern differs from the inheritance pattern of the resistance of sunflower to some pathogens. In particular, the resistance of sunflower to the causative agent of Septoria leaf spot (*Septoria helianthi*) is controlled by recessive genes [32].

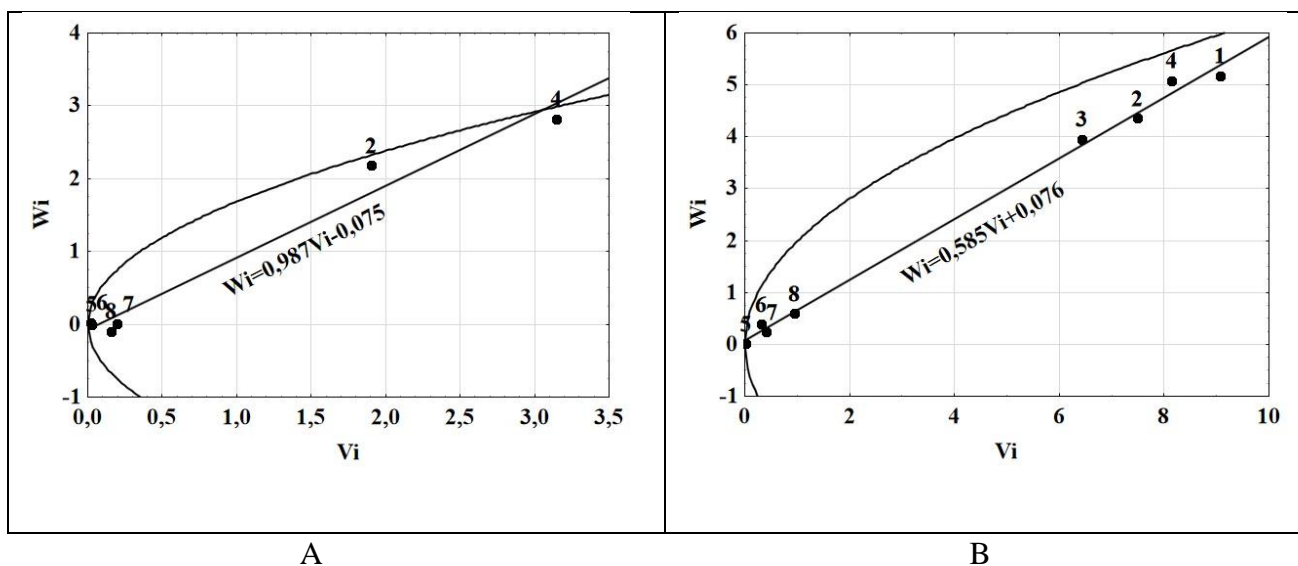


Рис. 2. Графік регресії W_r на V_r за ознакою «кількість бульбочок вовчка на рослині» (А – схема 8×8, Б – схема 6×6). 1 – Х 81 Б; 2 – Х 83 Б; 3 – Х 808 Б; 4 – Х 1006 Б; 5 – ІU 075134; 6 – ІU 075135; 7 – ІU 075136; 8 – ІU 075137.
Fig. 2. Graph of regression of W_r on V_r for to the "the number of nodules per plant" trait (A - 8×8 array, B - 6×6 array). 1 – Kh 81 B; 2 – Kh 83 B; 3 – Kh 808 B; 4 – Kh 1006 B; 5 – IU 075134; 6 – IU 075135; 7 – IU 075136; 8 – IU 075137.

Таким чином, викладений аналіз дав змогу запропонувати лінії ІU 075134; ІU 075135; ІU 075136 і ІU 075137 як донорів стійкості до вовчка. Донорські властивості цих ліній зумовлено високим рівнем прояву ознаки стійкості в гібридних комбінаціях, створених за їх участю, що відображено в низьких значеннях ЗКЗ за ознакою «кількість бульбочок вовчка на рослині» та максимальною кількістю домінуючих алелів стійкості. Лінії-закріплювачі стерильності Х 81 Б і Х 808 Б в даному генетичному оточенні проявили епістатичні ефекти генів, завдяки чому рекомендовано їх використання як тестерів в генетичних дослідженнях для розширення міжгенотипової мінливості.

Thus, the presented analysis made it possible to propose lines 'IU 075134', 'IU 075135', 'IU 075136', and 'IU 075137' as donors of resistance to broomrape. The donor capacities of these lines are determined by strong expression of the resistance trait in the hybrids derived from these lines, which is reflected in the low GCA values for the "number of nodules per plant" trait and the maximum number of dominant alleles for resistance. Sterility fixers 'Kh 81 B' and 'Kh 808 B' in this genetic environment showed epistatic effects of genes, due to which they are recommended as testers in genetic studies to expand intergenotypic variability.

Висновки.

За даними неповної діалельної схеми схрещувань 8×8 доведено суттєву різницю між самозапиленими лініями соняшнику за загальною та специфічною комбінаційною здатністю за ознакою «кількість бульбочок вовчка на рослину». Нестійкі лінії-закріплювачі стерильності Х 81 Б і Х 808 Б виявили епістатичні ефекти генів і рекомендовані як тестери в генетичних дослідженнях успадкування стійкості до вовчка. Після вилучення з вихідних даних цих двох ліній досягнуто відповідності експериментальних даних адитивно-домінантній моделі. В успадкуванні ознаки переважали адитивні ефекти генів, але й домінантні ефекти були суттєвими. Домінантні алелі зумовлюють зменшення кількості бульбочок вовчка на рослині. Виявлено генетичні особливості самозаплених ліній соняшнику за ознакою стійкості. Відносно більшу кількість домінантних алелів стійкості мали лінії-відновники фертильності IU075134, IU075135, IU075136 й IU075137, які запропоновані як донори стійкості до вовчка. Лінії-закріплювачі стерильності Х 81 Б і Х 808 Б рекомендовані для використання як тестери в генетичних дослідженнях.

Conclusions.

Based on the data on the incomplete 8x8 diallel crossing design, a significant difference in the general and specific combining abilities for the "number of nodules per plant" trait between the sunflower self-pollinated lines was proved. The susceptible lines - sterility fixers, 'Kh 81 B' and 'Kh 808 B' showed epistatic effects of genes and are recommended as testers in genetic studies of inheritance of resistance to broomrape. After excluding these two lines from the initial data, congruence of the experimental data to the additive-dominant model was achieved. In the trait inheritance, additive effects of genes were preponderant; nevertheless, but dominant effects were also significant. Dominant alleles are responsible for fewer nodules per plant. The genetic peculiarities of the self-pollinated sunflower lines are described for the resistance trait. The lines - fertility restorers (IU075134, IU075135, IU075136, and IU075137), which are proposed as donors of resistance to broomrape, had a relatively larger number of dominant alleles for resistance. Two lines - sterility fixers (Kh 81 B and Kh 808 B) are recommended as testers in genetic studies.

References

1. Imerovski I., Dimitrijevic A., Miladinovic D., Dedic B., Jocić S., Kocis Tubic N., Cvejic S. Mapping of a new gene for resistance to broomrape races higher than F. Euphytica. 2015. Vol. 209, No 2. P. 281–289. DOI:10.1007/s10681-015-1597
2. Velasco L. Pérez-Vich B., Yassein A., Jan C., Fernández-Martínez J.M. Inheritance of resistance to sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in an interspecific cross between *Helianthus annuus* and *Helianthus debilis* subsp. Tardiflorus. Plant Breeding. 2012. Vol. 131, No 1. P. 220–221. DOI:10.1111/j.1439-0523.2011.01915
3. Burlov V.V., Burlov V.V. Efficiency of or genes in ensuring resistance of sunflower to new races of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). Seleksiia i Nasinnystvo. 2010. Vol. 98. P. 28–37. DOI:10.30835/2413-7510.2010.70221 [in Ukrainian]
4. Solodenko A.Ye. Estimation of sunflower resistance to broomrape race C with using of molecular markers. The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology. 2011. Vol. 3, No 24. P. 61–66 [in Ukrainian]
5. Pilorgé E. Sunflower in the global vegetable oil system: situation, specificities, and perspectives. OCL. 2020. Vol. 27, No 34. P. 1–11. DOI:10.1051/ocl/2020028
6. Sydiakina O.V., Hamaiunova V.V. Current state and prospects for production of sunflower seeds. Taurida Scientific Herald. 2023. Vol. 131. P. 196–204. DOI: 10.32782/2226-0099.2023.131.25 [in Ukrainian]
7. Shevchenko S., Desyatnyk L., Shevchenko M., Kolesnykova K., Derevenets-Shevchenko K. Control of weeds and sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr) in sunflower crops by crop rotation and tillage. International Journal of Environmental Studies. 2024. Vol. 81(1). P. 382–392. DOI: 10.1080/00207233.2024.2320031

8. Cuccurullo A., Nicolia A., Cardi T. Resistance against broomrapes (*Orobanche* and *Phelipanche* spp.) in vegetables: a comprehensive view on classical and innovative breeding efforts. *Euphytica*. 2022. Vol.218, No 6. 82 pages. DOI:10.1007/s10681-022-03035-7
9. Molinero-Ruiz L., Delavault P., Pérez-Vich B., Pacureanu-Joita M., Bulos M., Altieri E., Domínguez J. History of the race structure of *Orobanche cumana* and the breeding of sunflower for resistance to this parasitic weed: A review. *Spanish Journal of Agricultural Research*. 2015. Vol. 13, No 4. e10R01, 19 pages. DOI:10.5424/sjar/2015134-8080
10. Akhtouch B., Muñoz-Ruz J., Melero-Vara J., Fernández-Martínez J., Domínguez J. Inheritance of resistance to race F of broomrape in sunflower lines of different origins. *Plant Breeding*. 2002.Vol.121, No. 3. P. 266–268. DOI:[10.1046/j.1439-0523.2002.00701.x](https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2002.00701.x)
11. Pérez-Vich B., Akhtouch B., Muñoz-Ruz J., Fernández-Martínez J.M., Jan C.C. Inheritance of resistance to a highly virulent race “F” of *Orobanche cumana* Wallr.in a sunflower line derived from interspecific amphiploids. *Helia*. 2002. Vol. 25. P. 137–144.DOI:10.2298/HEL0236137P
12. Velasco L., Perez-Vich B., Jan C.C., Fernandez-MartinezJ. M. Inheritance of resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) race F in a sunflower line derived from wild sunflower species. *Plant Breeding*. 2007. Vol. 126. P. 67–71.DOI:[10.1111/j.1439-0523.2006.01278.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01278.x)
13. Pérez-Vich B, Akhtouch B, Knapp S.J., Leon A.J., Velasco L., Fernández-Martínez J.M., Berry S.T. Quantitative trait loci for broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) resistance in sunflower. *Theor. Appl. Genet.* 2004. Vol. 109, No 1. P. 92–102. DOI: [10.1007/s00122-004-1599-7](https://doi.org/10.1007/s00122-004-1599-7)
14. Imerovski I., Dedić B., Cvejić S., Miladinović D., Jocić S., Owens G., Tubić N., Rieseberg L. BSA-seq mapping reveals major QTL for broomrape resistance in four sunflower lines. *Mol. Breeding*. 2019. Vol. 39. P. 39–41. DOI: [10.1007/s11032-019-0948-9](https://doi.org/10.1007/s11032-019-0948-9)
15. Akhtouch B., Del Moral L., Leon A., Velasco L., Fernández-Martínez J.M., Pérez-Vich B. Genetic study of recessive broomrape resistance in sunflower. *Euphytica*. 2016. Vol. 209.P. 419–428. DOI: 10.1007/s10681-016-1652-z
16. Baytar A. A., Celik I., Doganlar C., Frary A., Doganlar S. QTL mapping of broomrape (*Orobanche Cumana* Wallr.) resistance in sunflower (*Helianthus annuus* L.) using GBS-SNPS. *Turkish J. Field Crop*. 2021. Vol. 26. P. 157–162. DOI: 10.17557/tjfc.940409
17. Calderón-González Á., Pérez-Vich B., Pouilly N., Boniface M C., Louarn J., Velasco L., Muñoz S. Association mapping for broomrape resistance in sunflower. *Frontiers in Plant Science*. 2023. Vol. 13. P. 1–20. DOI: 10.3389/fpls.2022.1056231
18. Perez-Vich B., Velasco L., Rich P.J., Ejeta G. Marker-assisted and physiology-based breeding for resistance to root parasitic Orobanchaceae / Parasitic Orobanchaceae. Ed. by Springer: Berlin/Heidelberg, Germany. 2013. P. 369–391. DOI: [10.1007/978-3-642-38146-1_21](https://doi.org/10.1007/978-3-642-38146-1_21)
19. Khablak S.H., Sychak V.M. *Orobanche cumana* Wallr. in crops *Helianthus annuus*. *Bulletin of Sumy National Agrarian University. The Series: Agronomy and Biology*, 2023. Vol. 54, No. 4. P. 62–67. DOI:10.32782/agrobio.2023.4.9
20. Nair B, Ghorade R.B. Griffing and Hayman’s diallel analyses of variance for shoot fly resistance traits in sorghum. *Plant Arch*. 2016. Vol. 16, No 2. P. 705–714. URL: <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/pdf/10.5555/20173083004>
21. Simon Ph.W., Strandberg J.O. Diallel analysis of resistance in carrot to *Alternaria* leaf blight. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1998. Vol. 123, No 3. P. 412–415.
22. Zongo A., Konate A.K., Koita K., Sawadogo M., Sankara Ph., Ntare B.R., Desmae H. Diallel analysis of early leaf spot (*Cercospora arachidicola* Hori.) disease resistance in groundnut. *Agronomy*. 2019. Vol. 9. P. 1–12. DOI: 10.3390/agronomy9010015
23. Kurylych D.V. Donor properties of new self-pollinated lines of sunflower resistant to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). *Oilseed crops: present and prospects: Abstracts of the International Scientific Internet Conference (March 27, 2024)*. Zaporizhzhia, 2024. P. 39–40. [in Ukrainian]
24. Prokhorova M.I. *Methods of biochemical studies (lipid and energy metabolism)* / ed. by M.I. Prokhorova. Leningrad: Publishing House of Leningrad State University, 1982. 272 p. [in Russian]
25. Rozhkov A.O., Puzik V.K., Kalenska S.M. et. al. *Research work in agronomy: a study guide*. Vol. 2. *Statistical processing of agronomic research results*. Kharkiv: Maidan, 2016. 342 p. URL: <https://repo.btu.kharkov.ua/handle/123456789/33533> [in Ukrainian].
26. Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences*. 1956. Vol. 9, No 4. P. 463–493. DOI: 10.1071/BI9560463
27. Hayman B.I. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*. 1954. Vol. 39, No 6. P. 789–809.doi: [10.1093/genetics/39.6.789](https://doi.org/10.1093/genetics/39.6.789)

28. [Cvejić S.](#), [Dedić B.](#), [Jocić S.](#), [Miladinović D.](#), [Miklić V.](#) Broomrape resistance in newly developed sunflower inbred lines / Proceedings of the 18th International Sunflower Conference (27 February–1 March 2012). Mar del Plata, Argentina, 2012. P. 1037–1042.
29. Darvishzadeh R., Bernousi I., Poormohammad Kian S. i, Dechamp-Guillaume G., Sarrafi A. Use of GGEbiplot methodology and Griffing's diallel method for genetic analysis of partial resistance to phoma black stem disease in sunflower. *Acta Agriculturae Scandinavica. Section B – «Soil and Plant Science»*. 2009. Vol. 59, No 6. P. 485–490. DOI: 10.1080/09064710802282747
30. Fisher R. A., Immer F. R., Tedin O. The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance. *Genetics*. 1932. Vol.17. P. 107–124. DOI: [10.1093/genetics/17.2.107](https://doi.org/10.1093/genetics/17.2.107)
31. Rodríguez-Ojeda M.I., Fernández-Escobar J., Alonso L.C. Sunflower inbred line (KI-374) carrying two recessive genes for resistance against a highly virulent Spanish population of *Orobanche cernua* Loelf. / *O. cumana* Wallr. race "F" / Proc. 7th Int. Parasitic Weed Symposium (5-8 June 2001). Nantes, France, 2001. P. 208-211.
32. Levytska Kh., Lyakh V. Inheritance peculiarities of resistance to *Septoria* leaf spot on sunflower in F1 hybrids. *Karantin i Zahyst Roslyn*. 2022. Vol. 1, No 268. P. 8–12. DOI: 10.36495/2312-0614.2022.1.8-12 [in Ukrainian]

Надійшла до редакції 23.10.2024 р.
Received 23.10.2024