

УДК: 581.19:631.524.86

### **Активність пероксидази у батьківських ліній та гібридів соняшнику при інокуляції вовчком** Т.В.Чигрин, О.А.Задорожна

*Інститут рослинництва імені В.Я.Юр'єва НААН (Харків, Україна)  
olzador@ukr.net*

Визначено активність пероксидази (ПОД) (КФ 1.11.1.7) у ліній та гібридів соняшнику (*Helianthus annuus* L.), що відрізняються за стійкістю до вовчка (*Orobanche cumanana* Wallr.). Активність ПОД варіює в залежності від генотипу зразка. Між лініями та гібридами істотної закономірної різниці за цим показником не виявлено. За вихідною активністю ПОД складно прогнозувати стійкість до вовчка. При інокуляції у більшості випадків спостерігали збільшення активності ПОД.

**Ключові слова:** *Helianthus annuus* L., *Orobanche cumanana* Wallr., стійкість, пероксидаза, лінія, гібрид.

### **Активность пероксидазы у линий и гибридов подсолнечника при инокуляции заразой** Т.В.Чигрин, О.А.Задорожная

Определена активность пероксидазы (ПОД) (КФ 1.11.1.7) у линий и гибридов подсолнечника (*Helianthus annuus* L.), которые отличаются по устойчивости к заразе (*Orobanche cumanana* Wallr.). Активность ПОД варьирует в зависимости от генотипа образца. Между линиями и гибридами существенной закономерной разницы по этим показателям не выявлено. По исходной активности ПОД сложно прогнозировать устойчивость к заразе. При инокуляции в большинстве случаев наблюдали увеличение активности ПОД.

**Ключевые слова:** *Helianthus annuus* L., *Orobanche cumanana* Wallr., устойчивость, пероксидаза, линия, гибриды.

### **Peroxidase activity in sunflower lines and hybrids under broomrape inoculation** T.V.Chigrin, O.A.Zadorozhna

Peroxidase (POD) (EC 1.11.1.7) activity of sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines and hybrids has been determined. These lines and hybrids are different by resistance to *Orobanche cumanana* Wallr. POD activity is variable and depends on the genotype. There is no significant accurate difference between sunflower lines and hybrids by this index. It is difficult to predict resistance to *Orobanche cumanana* on the base of initial POD activity. Increase of POD activity under inoculation has been observed in most cases.

**Key words:** *Helianthus annuus* L., *Orobanche cumanana* Wallr., resistance, peroxidase, line, hybrid.

#### **Вступ**

Соняшник (*Helianthus annuus* L.) є основною олійною культурою в Україні та багатьох інших країнах світу. Одним з актуальних напрямків його сучасної селекції водночас з високою продуктивністю, відповідною якістю насіння, високою технологічністю при збиранні є селекція на стійкість до негативних біотичних та абіотичних чинників (Кириченко, 2005). Серед шкідливих паразитів соняшнику є вовчок (*Orobanche cumanana* Wallr.), який в країнах Середземномор'я та Східної Європи може призвести до 90% втрати врожаю насіння.

Відомо більше 8 фізіологічних рас вовчка. Найбільш поширеними є п'ять: А, В, С, D, Е. Постійно з'являються нові, більш агресивні раси. Не завжди є можливість ідентифікувати стійкість до певної раси вовчка за допомогою ліній-диференціаторів або за допомогою молекулярних маркерів. Тому для прогнозування стійкості до вовчка доцільно використовувати методи, якими можна оцінити стійкість без урахування раси паразиту.

З метою створення стійких форм до популяції рас цього паразита необхідно проводити оцінку вихідних форм, за якої застосовують різні методи. Традиційно досить ефективним є морфологічний метод оцінки (Кириченко и др., 1987). Відомі дані про гістологічні (Панченко, Антонова, 1974;

Labrousse et al., 2001; Echevarria-Zomeo et al., 2006), біохімічні (Авраменко, 1973; Antonova, Terborg, 1996; Echevarria-Zomeo et al., 2006), молекулярні (Задорожна, 2012) підходи в оцінці стійкості матеріалу. Але ці методи потребують тривалого часу, часто є витратними і специфічними для різних рас вовчка. Тому доцільно створити експрес-метод оцінки соняшнику на стійкість до вовчка, який дозволить швидко та ефективно диференціювати різні за стійкістю до вовчка генотипи соняшнику. Одним з таких методів є метод визначення активності окислювально-відновлювальних ферментів, зокрема пероксидази. Пероксидаза входить до складу окисно-відновлювальної системи, яка дозволяє нейтралізувати активні форми кисню, який у складі перекису водню токсично впливає на рослинні тканини. Пероксид водню здатен також виступати як первинний сигнал у стресових реакціях, зв'язуючись з рецепторами плазмалемі і вмикаючи сигнальні системи, внаслідок чого утворюються захисні сполуки.

Протягом еволюції рослина сформувала механізми стійкості до патогенів. Одним із специфічних генетично детермінованих захисних механізмів рослин є реакція надчутливості, що викликає каскад біохімічних реакцій. В основі лежить відмирання частини інфікованих клітин разом із клітинами патогену. Такий специфічний некроз тканин, як відомо, обумовлений головним чином окисленими фенолами – хінонами. Активність пероксидази, яка бере участь у окисленні фенолів до хінонів, є показником синтезу та перетворень фенолів, а отже і стійкості до патогену (Рубин, Ладыгіна, 1966).

Встановлено, що у відповідь на проникнення паразита у клітини рослини-хазяїна збільшується корковий шар клітин у місці контакту, відбувається закупорення судин, підвищується секреція токсичних сполук фенольної природи (фітоалексинів), що інгібують проростання вовчка. Кількість фенолів в рослині збільшується внаслідок впливу зовнішніх факторів, зокрема інфекції, та концентрується в місцях пошкодження, утворюючи захисний шар. При цьому підвищується активність ферментів, зокрема пероксидази (Labrousse et al., 2001).

Відомо також, що різниця в реакціях на інфекцію стійких та сприйнятливих видів рослин пов'язана зі специфічними особливостями окисних процесів. Особливість окисних систем у стійких форм полягає в тому, що інфекція викликає активацію окисних процесів, тоді як у сприйнятливих – пригнічення або відсутність активації. Значна частина загального посилення окисних процесів у стійких форм обумовлена активацією пероксидази. Активація пероксидази під дією інфекції є характерною біохімічною реакцією, за якою визначають стійкість рослини (Рубин, Ладыгіна, 1966; Saftic-Pankvic et al., 2006).

В умовах стресу, зокрема біотичного, змінюються відповідні метаболічні шляхи (Honiges et al., 2008). Так, наприклад, описано, що прості кумарини грають захисну роль проти паразита *O. cernua* Loefl. шляхом перешкоджання успішного проростання насіння паразита (Serghini et al., 2001). Встановлено, що стійкі генотипи соняшника демонструють більш активну метаболічну відповідь на дію вовчка, ніж сприйнятливі. Зокрема, на відміну від сприйнятливих форм соняшнику, у стійких форм, як відповідь на втручання вовчка, спостерігається відкладення у клітинних стінках, закупорка судин, дезорганізація клітин вовчка (Labrousse et al., 2001).

Описані шляхи створення хімічної відповіді, що проявляється в підвищенні секреції токсичних сполук фенольної природи (фітоалексинів). Відомо роль ендогенних фенолів в метаболізмі рослин соняшнику. Доведена навіть можливість збільшення виходу регенерантів з калусної культури соняшнику при впливі на механізм регуляції синтезу фенолів (Пушкаренко и др., 1989). Описана роль окремих ферментів соняшнику, зокрема поліфенолоксидази (ПФО) (КФ1.10.3.1), пероксидази (ПОД) (КФ1.11.1.7), каталази (КФ1.11.1.6), у відповіді на біотичні стреси (Мельничук та ін., 2003; Нао et al., 2012).

Дослідники вже давно визнавали роль пероксидази у захисних реакціях рослин. Відомо про збільшення активності пероксидази у пшениці (*T. dicoccum* (Schrank.) Schuebl., *T. durum* Desf.) за умови її ураження збудником стеблової іржі (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. Henn.) (Чигрин и др., 1973), у ячменю (*Hordeum sativum* Jessen.) за умови його ураження збудником борошністої роси (*Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* Marchal.) (Vanacker et al., 2000). Відомо також про більш високу активність пероксидази при ураженні *Botrytis cinerea* Pers. в тканинах стійкого сорту капусти, ніж у сорту, що уражується (Аксенова, Кожанова, 1976).

Дані про активність ПОД у соняшника дуже обмежені. Відомо, що у стійких генотипів соняшника, зокрема стійких до несправжньої борошністої роси (*Plasmopara halstedii* (Farl.) Berlese et de Toni), спостерігається вища активність ПОД (Saftic-Pankovic et al., 2006). Аналогічна тенденція спостерігалась і при ураженні рослин соняшнику *Alternaria helianthini* (Hansf.) Tub. et Nish. (Anjana et

al., 2008). Встановлена також більш висока активність пероксидази у стійких форм соняшнику, інокульованих вовчком, у порівнянні зі сприйнятливими (Авраменко, 1973). За одержаними даними, після інокуляції вовчком активність ПОД сприйнятливих зразків майже не відрізнялась від активності не інокульованих або навіть знижувалась. Зокрема відомо про реакцію пероксидази з фенольними сполуками, з яких в подальшому утворюється захисний шар лігніну (Antonova, Terborg, 1996). У зв'язку з цим при створенні нових сортів соняшнику та еволюції нових рас вовчка роль ПОД дуже важлива.

Вищевикладене свідчить про можливість прогнозувати за активністю ПОД стійкість соняшнику до різних біотичних стресів, зокрема інокуляції вовчком.

Метою нашої роботи було дослідити активність ПОД у ліній і гібридів соняшнику за інокуляції вовчком і в контрольних умовах та визначити можливість прогнозувати стійкість до вовчка за допомогою показників активності ПОД.

#### Матеріали і методи дослідження

Матеріалом для досліджень були лінії соняшнику селекції Інституту рослинництва ім. В.Я.Юр'єва НААН: стерильні материнські (♀) Сх503А, Сх908А, Сх1002А, Сх1006А, Сх1010А, Сх1012, Сх2111А, Сх2552А, Сх4021А, фертильні батьківські (♂) Х114В, Х526В, Х711В, Х720В, Х762В, Х908Б, РР64А71 та гібриди Сх503А/Х114В, Сх908А/Х762В, Сх1006А/Х711В, Сх1006А/Х720В, Сх1012А/Х526В, Сх2111А/Х711В. Лінії характеризувались різною стійкістю до вовчка за даними морфологічного аналізу (Кириченко і др., 1996; Кириченко та ін., 2010) та відрізнялись за наявністю генів стійкості до п'яти рас вовчка  $Or_5$  (Задорожна, 2012).

Активність пероксидази визначали у проростків терміну вегетації 14 та 28 діб. Цей термін був вибраний тому, що проростання насіння рослини-паразита, проникнення ростової трубки в корінець соняшника, формування первинного гаусторія та подальше проникнення його в зону центрального циліндру у сприйнятливих і стійких форм соняшника займає 8–9 діб від проростання насіння соняшника. В подальшому у сприйнятливих рослин соняшника клітини первинного гаусторія вовчка проникають в судини ксилеми соняшника, утворюється спільна провідна система хазяїна і паразита, починається енергійний ріст вовчка. На 12–14 день його округле тіло жовтого кольору можна бачити в світловий мікроскоп (Панченко, Антонова, 1974). Проростки для дослідів отримували шляхом пророщування насіння в умовах штучного клімату при освітленні 4000 лк, світловому періоді 16 годин на добу та температурі  $24 \pm 2^\circ\text{C}$ .

Досліджували проростки, одержані з насіння, висіяного разом з насінням вовчка (інокульовані), та проростки, одержані з насіння, висіяного без нього (контроль). Інокуляцію проводили із розрахунку 1 г насіння вовчка на 5 кг ґрунту. Активність ферменту визначали у 10 рослин з кожного генотипу.

В дослід добирали проростки зі стебловою частиною довжиною близько 15 см, що відповідало фазі розвитку на 14 день вегетації і співпадало із фазою інфікування рослин соняшнику вовчком. Брало наважку 500 мг матеріалу та розтирали у фарфоровій ступці з 1/15 М фосфатним буфером рН 5,4. Отриману ферментну витяжку центрифугували 10 хв при 5000 об/хв на центрифугі ЦУМ-1 (Завод фізичних приладів, Киргизька РСР) та аналізували активність пероксидази фотоколориметричним методом (Ермаков, 1987) на фотоелектроколориметрі КФК-2-УХЛ 4.2 (РРФСР) при довжині хвилі 420 нм. Реакційна суміш у кюветі містила 1,5 мл 1/15 М фосфатного буферу рН 5,4, 0,5 мл ферментної витяжки, 0,5 мл 0,06 М розчину гваяколу, 0,5 мл 0,3% розчину перекису водню. Вимірювання проводили проти контролю реактивів – в кювету замість перекису водню вносили 0,5 мл  $\text{H}_2\text{O}$ . Активність ПОД визначали в умовних одиницях на г сирій тканини (ум.од./г тк.) та обробляли методом дисперсійного аналізу. Оцінку відмінностей між двома вибілковими середніми проводили за допомогою критерію Стьюдента  $t$  (Вольф, 1966).

#### Результати та обговорення

За даними наших досліджень, активність пероксидази в залежності від генотипу варіювала. Варіювання за активністю ПОД може іноді пояснюватися тим, що різні ізоформи даного ферменту відрізняються за своєю активністю (Anjana et al., 2008). У більшості випадків за активністю ПОД паростків при збільшенні терміну вегетації достовірних відмін не спостерігали. У зразків, де відзначали зміну активності ПОД у проростків пізнього віку, не фіксували однозначної тенденції за зміною цього показника у різних ліній та гібридів. Подальше обговорення результатів ведеться по середньому показнику активності ПОД для проростків 14–28-денної вегетації.

За результатами досліджень встановлено, що без інокуляції активність ПОД у стерильних ліній в середньому склала 12,4 ум.од., у ліній-відновлювачів – 14,4 ум.од. (табл. 1, 2). У гібридів цей показник в середньому склав 14,7 ум.од. (табл. 3).

Таблиця 1.

Активність пероксидази у материнських ліній соняшнику у порівнянні зі стандартами стійкості або сприйнятливості до вовчка (ум.од./г сирої тк.)

| Назва материнської лінії, ♀ | Стійкість, визначена морфологічним методом | Наявність інформації про ген $Or_5$ | Активність ПОД зразків |               |
|-----------------------------|--|-------------------------------------|------------------------|---------------|
|                             |  |                                     | контрольних            | інокульованих |
| Cx503A                      | середня                                    | $or_5$                              | 10,1±1,3*              | 12,4±1,8      |
| Cx908A                      | низька                                     | $or_5$                              | 10,9±1,9*              | 11,9±0,9      |
| Cx1002A                     | висока                                     | $Or_5$                              | 13,6±1,6               | 17,1±2,0*     |
| Cx1006A                     | висока                                     | $Or_5 or_5$                         | 19,1±1,4               | 24,4±2,1***   |
| Cx1010                      | середня                                    | $or_5$                              | 9,4±1,0*               | 8,8±1,0       |
| Cx1012                      | середня                                    | $or_5$                              | 15,6±1,7               | 15,1±2,3*     |
| Cx2111A                     | середня                                    | $or_5$                              | 7,7±0,5*               | 7,6±0,8       |
| Cx2552A                     | середня                                    | $or_5$                              | 14,5±2,3               | 17,4±1,7*     |
| Cx4021A                     | середня                                    | -                                   | 11,0±1,4*              | 13,6±1,5*     |
| X908Б                       | стандарт сприйнятливості                   | $or_5$                              | 17,6±2,4               | 8,7±1,1**     |
| PR64A71                     | стандарт стійкості                         | $Or_5$                              | 12,8±2,9               | 29,7±5,5***   |

Примітки: \*Різниця за показником активності пероксидази між дослідною лінією і стандартом сприйнятливості достовірна при  $P < 0,05$ ; \*\*Різниця за показником активності пероксидази між інокульованим та неінокульованим зразком достовірна при  $P < 0,05$ ;  $Or_5$  – наявність домінантного алеля гена  $Or_5$ , що обумовлює стійкість до п'яти рас вовчка,  $or_5$  – наявність рецесивного алеля гена  $Or_5$ .

У дослідних ліній активність ПОД у більшості випадків була нижчою, ніж у стандарті сприйнятливості (табл. 1, 2). Показники активності ПОД вихідних форм відрізнялись від показників активності гібридів (табл. 3). У комбінації Cx503A/X114B спостерігали гетерозис за цим показником. У комбінаціях Cx908A/X762B та Cx1006A/X720B спостерігали негативний гетерозис. Для решти гібридів за показником активності ПОД спостерігали проміжне успадкування.

Нативна активність ПОД варіювала як у ліній з високою стійкістю, так і у ліній із середньою стійкістю до вовчка і не залежала від наявності домінантного алеля гена  $Or_5$ . Це може пояснюватись тим, що ген  $Or_5$  контролює стійкість до п'яти рас вовчка, а стійкість, визначена морфологічним методом, характеризувала відношення до місцевих рас вовчка, статус яких не визначений. Активність пероксидази у зразків – носіїв домінантного алеля  $Or_5$  частіше була вищою, ніж у ліній – носіїв рецесивного алеля, проте у деяких випадках і у носіїв рецесивного алеля показник ПОД був досить високим. Це може пояснюватись особливостями метаболізму даного генотипу та свідчити, що стійкість до вовчка залежить не тільки від активності пероксидази.

При інокуляції батьківських ліній у більшості випадків спостерігали тенденцію збільшення активності пероксидази, що обумовлюється очікуваною реакцією рослин соняшнику на інокулювання паразитом. Важливо відзначити, що при інокуляції у стандарті сприйнятливості активність ПОД достовірно зменшувалась, а у стандарті стійкості достовірно збільшувалась (табл. 1). У стандарті стійкості при інокуляції відмічали підвищення активності ПОД на 18%. Підвищення активності пероксидази може свідчити про зростання окиснення фенолів до хінонів, утворення та можливість більш пізнього утворення некрозів. Зниження активності ферменту при інокуляції на 9% у стандарті сприйнятливості можна пояснити нездатністю даного генотипу протистояти проникненню паразита. Активність ПОД у ліній та гібридів в середньому становила відповідно 14,3; 12,5; 17,0 ум.од. (табл. 1–3). У більшості випадків при інокуляції активність ПОД ліній в тій та іншій мірі перевищувала активність ПОД стандарту сприйнятливості (табл. 1, 2).

Таблиця 2.  
Активність пероксидази у батьківських ліній соняшнику у порівнянні зі стандартами стійкості або сприйнятливості до вовчка (ум.од./г тк.)

| Назва батьківської лінії, ♂ | Стійкість, визначена морфол. методом | Наявність інформації про ген $Or_5$ | Активність пероксидази зразків без інокуляції, ум.од./г тк. | Активність пероксидази інокульованих зразків, ум.од./г тк. |
|-----------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|---|--|
| X114B                       | середня                              | $or_5$                              | 9,2±1,0*  | 10,0±1,5   |
| X526B                       | висока                               | $Or_5Or_5$                          | 5,7±1,0*  | 7,5±9,3  |
| X711B                       | висока                               | $Or_5Or_5$                          | 28,3±3,6*   | 20,4±2,7**,**  |
| X720B                       | висока                               | $Or_5Or_5$                          | 20,5±2,4  | 13,3±1,8**,**  |
| X762B                       | висока                               | $or_5$                              | 8,3±1,1*  | 11,5±1,0   |
| X908B                       | стандарт сприйнятливості             | $or_5$                              | 17,6±2,4  | 8,7±1,1**  |
| PR64A71                     | стандарт стійкості                   | $Or_5$                              | 12,8±2,9  | 29,7±5,6**,**  |

Примітка: \*Різниця за показником активності пероксидази між дослідною лінією і стандартом сприйнятливості достовірна при  $P<0,05$ ; \*\*Різниця за показником активності пероксидази між інокульованим та неінокульованим зразком достовірна при  $P<0,05$ ;  $Or_5$  – наявність домінантного алеля гена  $Or_5$ , що обумовлює стійкість до п'яти рас вовчка,  $or_5$  – наявність рецесивного алеля гена  $Or_5$ .

У батьківських ліній X720B, X526B, X711B при інокуляції спостерігали зниження активності пероксидази. Можливо, це пояснюється необхідністю збереження оптимальної кількості фенолів як захисту від паразита. У гібридів Сх503А/Х114В, Сх908А/Х762В при інокуляції спостерігали гетерозис за показником активності ПОД. У решти гібридів – проміжне успадкування.

Таблиця 3  
Активність пероксидази у ліній та гібридів соняшнику (ум.од./г сирової тканини)

| Назва лінії, гібрида | Стійкість, визначена морфол. методом | Активність ПОД зразків |                 |
|----------------------|--------------------------------------|------------------------|-----------------|
|                      |                                      | контрольних            | інокульованих   |
| Сх503А♀              | середня                              | 10,1±1,3               | 12,4±1,8        |
| X114В♂               | середня                              | 9,2±1,0                | 10,0±1,5        |
| <b>Сх503А/Х114В</b>  |                                      | <b>20,1±1,2</b>        | <b>16,1±1,2</b> |
| Сх908А♀              | низька                               | 10,9±1,9               | 11,9±0,9        |
| X762В♂               | висока                               | 8,3±1,1                | 11,5±1,0        |
| <b>Сх908А/Х762В</b>  |                                      | <b>7±1,6</b>           | <b>19,6±3,8</b> |
| Сх1006А♀             | висока                               | 19,1±1,4               | 24,4±2,1*       |
| X711В♂               | висока                               | 28,3±3,6               | 20,4±2,7*       |
| <b>Сх1006А/Х711В</b> |                                      | <b>19,2±7,3</b>        | <b>24±4,5</b>   |
| Сх1006А♀             | висока                               | 19,1±1,4               | 24,4±2,1*       |
| X720В♂               | висока                               | 20,5±2,4               | 13,3±1,8*       |
| <b>Сх1006А/Х720В</b> |                                      | <b>8,1±0,9</b>         | <b>15,4±1,5</b> |
| Сх1012♀              | середня                              | 15,6±1,7               | 15,1±2,3        |
| X526В♂               | висока                               | 5,7±1,0                | 7,5±9,3         |
| <b>Сх1012А/Х526В</b> |                                      | <b>8,1±0,9</b>         | <b>15,4±1,5</b> |
| Сх2111А♀             | середня                              | 7,7±0,5                | 7,6±0,8         |
| X711В♂               | висока                               | 28,3±3,6               | 20,4±2,7*       |
| <b>Сх2111А/Х711В</b> |                                      | <b>13,9±2,4</b>        | <b>16,2±1,7</b> |

Примітка: \*Різниця за показником активності пероксидази між інокульованим та неінокульованим зразком достовірна при  $P<0,05$ .

У більшості комбінацій у  $F_1$  спостерігався позитивний гетерозис за активністю ПОД. В окремих комбінаціях – проміжний прояв активності ферменту у  $F_1$ .

Стойкі генотипи, як контрольні, так і дослідні, істотно не перевищували в цілому за показниками ПОД сприйнятливі, що свідчить про складність прогнозування потенційної стійкості до вовчка за показниками активності ПОД. Як зазначалось вище (Saftic-Pankovic et al., 2006), відомі дані про більшу вихідну активність ПОД стійких генотипів, зокрема до *P. halstedii*. Однак, за нашими даними, у ліній та гібридів соняшнику прояв зв'язку стійкості з активністю ПОД носить незакономірний характер.

### Висновки

Таким чином, проведені дослідження доводять залежність активності пероксидази від генотипу зразка. За вихідною активністю пероксидази рослин соняшнику складно прогнозувати стійкість до вовчка. При інокуляції зразків у більшості випадків спостерігається тенденція збільшення активності пероксидази. У ліній і гібридів соняшнику активність пероксидази істотно не відрізняється. Не виявлено закономірного зв'язку наявності гену *Or<sub>5</sub>* та активності ПОД.

### Список літератури

- Авраменко Р.С. Изучение качественных особенностей различных по устойчивости к заразихе сортов подсолнечника. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 1973. – 23с. /Avramenko R.S. Izucheniye kachestvennykh osobennostey razlichnykh po ustoychivosti k zarazikhe sortov podsolnechnika. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – Voronezh, 1973. – 23s./
- Аксенова В.А., Кожанова О.Н. О механизме активирования пероксидазы у устойчивых и восприимчивых растений при заражении // Физиология растений. – 1976. – Т.23, вып.2. – С. 391–396. /Aksenova V.A., Kozhanova O.N. O mekhanizme aktivirovaniya peroksidazy u ustoychivyykh i vospriimchivyykh rasteniy pri zarazhenii // Fiziologiya rasteniy. – 1976. – T.23, vyp.2. – S. 391–396./
- Вольф В.Г. Статистическая обработка опытных данных. – М: Колос, 1966. – 255с. /Vol'f V.G. Statisticheskaya obrabotka opytnykh dannyyh. – M: Kolos, 1966. – 255s./
- Ермаков А.И. Методы биохимического исследования растений. – 1987. – 430с. /Yermakov A.I. Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy. – 1987. – 430s./
- Задорожна О.А. Ідентифікація у соняшнику гену стійкості до вовчка *Or<sub>5</sub>* за допомогою молекулярних маркерів // Аграрний вісник Причорномор'я. – 2012. – Вип.61. – С. 158–163. /Zadorozhna O.A. Identifikatsiya u sonyashnyku genu stiykosti do vovchka *Or<sub>5</sub>* za dopomogoyu molekulyarnykh markeriv // Agrarnyy visnyk Prychornomor'ya. – 2012. – Vyp.61. – S. 158–163./
- Кириченко В.В., Макляк К.М., Коломацька В.П. та ін. Каталог гібридів соняшнику селекції Інституту рослинництва імені В.Я.Юр'єва. – Харків, 2010. – 44с. /Kyrychenko V.V., Maklyak K.M., Kolomats'ka V.P. ta in. Katalog gibrydiv sonyashnyku selektsii Instytutu roslinnytstva imeni V.Ya.Yur'yeva. – Kharkiv, 2010. – 44s./
- Кириченко В.В., Аладина З.К., Гуменюк А.Д. і др. Каталог рабочей коллекции самоопыленных линий подсолнечника Института растениеводства имени В.Я.Юр'єва. – Харьков, 1996. – 88с. /Kirichenko V.V., Alad'ina Z.K., Gumenyuk A.D. i dr. Katalog rabochey kolleksii samoopylenykh liniy podsolnechnika Institutu rasteniyevodstva imeni V.Ya.Yur'yeva. – Khar'kov, 1996. – 88s./
- Кириченко В.В. Селекция и семеноводство подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). – Харьков: Институт растениеводства имени В.Я.Юр'єва, 2005. – 385с. /Kirichenko V.V. Seleksiya i semenovodstvo podsolnechnika (*Helianthus annuus* L.). – Khar'kov: Institut rasteniyevodstva imeni V.Ya.Yur'yeva, 2005. – 385s./
- Кириченко В.В., Гуменюк А.Д., Долгова Е.М. і др. Селекция подсолнечника на устойчивость к заразихе и совершенствование метода ранней диагностики в условиях фитотрона // Селекция и семеноводство. – 1987. – Вып.63. – С. 44–46. /Kirichenko V.V., Gumenyuk A.D., Dolgova Ye.M. i dr. Seleksiya podsolnechnika na ustoychivost' k zarazikhe i sovershenstvovaniye metoda ranney diagnostiki v usloviyakh fitotrona // Seleksiya i semenovodstvo. – 1987. – Vyp.63. – S. 44–46./
- Мельничук М.Д., Дьячкова О.О., Смирнова С.О., Олексієнко І.П. Зміни активності пероксидази, каталази і поліфенолоксидази рослин перцю та тютюну, інфікованих вірусом тютюнової мозаїки // Физиология и биохимия культ. растений. – 2003. – Т.35, №1. – С. 43–47. /Mel'nychuk M.D., D'yachkova O.O., Smirnova S.O., Oleksiyyenko I.P. Zminy aktyvnosti peroksydazy, katalazy i polifenoloksydazy rosllyn pertsyu ta tyutyunu, infikovanykh virusom tyutyunovoi mozaiky // Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy. – 2003. – T.35, №1. – S. 43–47./
- Панченко А.Я., Антонова Т.С. Особенности защитной реакции устойчивых форм подсолнечника на внедрение заразихи // Сельскохозяйственная биология. – 1974. – Vol.9, №4. – С. 554–557. /Panchenko A.Ya., Antonova T.S. Osobennosti zashchitnoy reaktsii ustoychivyykh form podsolnechnika na vnedreniye zarazikhii // Sel'skokhozyaystvennaya biologiya. – 1974. – Vol.9, №4. – S. 554–557./
- Пушкаренко А.Я., Игнатова С.А., Лукьянюк С.Ф. Влияние эндогенных фенолов на индукцию каллусообразования и регенерацию in vitro у подсолнечника // НТБ ВСГИ. – 1989. – Т.71, №1. – С. 24–36. /Pushkarenko A.Ya., Ignatova S.A., Luk'yanyuk S.F. Vliyaniye endogennykh fenolov na induktsiyu kallusoobrazovaniya i regeneratsiyu in vitro u podsolnechnika // NTB VSGL. – 1989. – T.71, №1. – S. 24–36./
- Рубин Б.А., Ладыгина М.Е. Энзимология и биология дыхания растений. – М.: Высшая школа, 1966. –

288с. /Rubin B.A., Ladygina M.Ye. Enzimologiya i biologiya dykhaniya rasteniy. – M.: Vysshaya shkola, 1966. – 288s./

Чигрин В.В., Шутова Е.А., Саутич М.А. Изменение активности пероксидазы у устойчивых и восприимчивых сортов пшеницы при заражении стеблевой ржавчиной // Физиология растений. – 1973. – Т.20, вып.1. – С. 79–85. /Chigrin V.V., Shutova Ye.A., Sautich M.A. Izmeneniye aktivnosti peroksidazy u ustoychivyykh i vospriimchivyykh sortov pshenitsy pri zarazhenii steblevoy rzhavchinoy // Fiziologiya rasteniy. – 1973. – T.20, vyp.1. – S. 79–85./

Anjana G., Kini K.R., Shetty H.S., Prakash H.S. Changes in peroxidase activity in sunflower during infection by necrotrophic pathogen *Alternaria helianthini* // Archives of Phytopathology and Plant Protection. – 2008. – Vol.41, №8. – P. 586–596.

Antonova T.S., Terborg S.J. The role of peroxidase in the resistance of sunflower against *Orobanche cumana* in Russia // Weed Research. – 1996. – Vol.36, №2. – P. 113–121.

Echevarria-Zomeno S., Perez-de-Luque A., Jorin J., Maldonado M.A. Pre-haustorial resistance to broomrape (*Orobanche Cumana* Wallr.) in sunflower (*Helianthus annuus* L.): cytochemical studies // Journal of Experimental Botany. – 2006. – Vol.57. – P. 4189–4200.

Hao Z., Wang L., Huang F., Tao R. Expression of defense genes and antioxidant defense responses in rice resistance to neck blast at the preliminary heading stage and full heading stage // Plant Physiology and Biochemistry. – 2012. – Vol.57, №8. – P. 222–230.

Honiges A., Wegmann K., Ardelean A. *Orobanche* resistance in sunflower // Helia. – 2008. – Vol.31, №49. – P. 1–12.

Labrousse P., Arnaud M.C., Serieys H. et al. Several mechanisms are involved in resistance of *Helianthus* to *Orobanche cumana* Wallr. // Annals of Botany. – 2001. – Vol.88. – P. 859–868.

Saftic-Pankvic D., Veljovic-Jovanovic S., Pucarevic M. et al. Penolic compounds and peroxidases in sunflower near-isogenic lines after downy mildew infection // Helia. – 2006. – Vol.29, №45. – P. 33–42.

Serghini K., Perez de Luque A., Castejon-Munoz M. et al. Sunflower (*Helianthus annuus* L.) response to broomrape (*Orobanche cernua* Loeff.) parasitism: induced synthesis and excretion of 7-hydroxylated simple coumarins // Journal of Experimental Botany. – 2001. – Vol.52, №364. – P. 2227–2234.

Vanacker H., Carver T.L.W., Foyer C.H. Early H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> accumulation in mesophyll cells leads to induction of glutathione during the hyper-sensitive response in the barley-powdery mildew interaction // Plant Physiology. – 2000. – Vol.123. – P. 1289–1300.

**Представлено: С.І.Кондратенко / Presented by: S.I.Kondratenko**

**Рецензент: В.В.Жмурко / Reviewer: V.V.Zhmurko**

*Подано до редакції / Received: 15.03.2012*