

ОГЛЯД

УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

С. Г. ХАБЛАК¹, д. б. н.,
Я. А. АБДУЛЛАЕВА², д. б. н.,
Я. С. РЯБОВОЛ³, к. с.-г. н.,
Л. О. РЯБОВОЛ³, д. с.-г. н.

¹ Агропромхолдинг «Кернел», Научн.-исслед. центр, Варва, Украина,
e-mail: sergeyhab211981@gmail.com,

² Агропромхолдинг «Кернел», Испыт. лаб., Варва, Украина,
e-mail: asmina5oskar@gmail.com,

³ Уманский нац. ун-т садоводства, Умань, Украина,
e-mail: liudmila1511@ukr.net

НЕКОТОРЫЕ МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ К ЗАРАЗИХЕ (*OROBANCHE CUMANA* WALLR.) И НОВЫЕ СТРАТЕГИИ ЗАЩИТЫ ПОДСОЛНЕЧНИКА (*HELIANTHUS ANNUUS* L.) ОТ ЭТОГО РАСТЕНИЯ-ПАЗИТА (ОБЗОР)

Подсолнечник обладает иммунной системой, включающей многие механизмы защиты от заразики. Различают две из них, основные: узнавание рецепторами растения молекулярных паттернов, ассоциированных с патогеном, и индуцированный эффектором иммунитет. У подсолнечника известен ряд доминантных генов, обуславливающих устойчивость к разным расам заразики. Это гены: Or_1 (вызывает устойчивость к расе А); Or_2 (к расам А, В); Or_3 (к расам А, В и С); Or_4 (к расам А, В, С и D); Or_5 (к расам А, В, С, D и E). А всего их уже известно более 9 (А, В, С, D, E, F, G, H и I). Они обладают неодинаковой способностью поражать различные сорта и гибриды и идентифицируются в зависимости от их реакции на гибриды и растения-тестеры (линии-дифференциаторы рас заразики).

Изучен расовый состав заразики на подсолнечнике в условиях северной части Степи Украины. Установлено, что популяция, паразитирующая на полях, обладает высокой степенью вирулентности и преодолевает иммунитет лучших гибридов отечественной и зарубежной селекции, устойчивых к E, F и G расам паразита. Появление новых агрессивных рас (E, F и G) говорит о необходимости неотложного решения задачи по созданию селекционного материала, устойчивого к новым расам растения-паразита. Интенсивное накопление в посевах подсолнечника паразита рас E, F и G связано с нарушением севооборотов и насыщением полей гибридами данной культуры, устойчивыми в основном к 4 (D) и 5 (E) расам.

Рассмотрены новые стратегии защиты подсолнечника от заразиhi, в частности и направленной селекции на уменьшение выделения корнями в почву стриголактонов, так «желаемых» для заразиhi. Проанализировано значительное количество научных публикаций авторов различных стран с изложением подходов, отдельных находок и прогнозов относительно решения обсуждаемых здесь проблем защиты подсолнечника от заразиhi.

Ключевые слова: *Orobanche cumana Wallr.*, раса, подсолнечник, гибрид, корневая система, корневые выделения, стриголактоны.

Подсолнечник обладает иммунной системой, включающей разные механизмы защиты в ответ на проникновение заразиhi. Различают две из них, основные: узнавание рецепторами растения молекулярных паттернов, ассоциированных с патогеном, и индуцированный эффектором иммунитет. У подсолнечника за счет базового защитного ответа, инициируемого на ранних стадиях взаимодействия патогена и растения, через узнавание рецепторами клетки внедряющегося патогена формируется общая, т. е. неспецифическая устойчивость [1].

На начальном этапе прорастания семян заразиhi, прикрепления и проникновения гаустории в корень известно несколько механизмов, приводящих к возникновению общей устойчивости подсолнечника к паразиту. К ним относятся: снижение экссудации стриголактонов корнями хозяина, укрепление клеточной стенки через поперечное сшивание белков или осаждение на ней метаболитов (лигнин, суберин, каллоза), накопление токсичных фенольных соединений в точке заражения [2].

В то же время новые вирулентные расы заразиhi способны избегать узнавания растительными рецепторами и заражать подсолнечник. В ответ на эту угрозу новые устойчивые гибриды способны распознавать инфицирующие их патогены с помощью белков R (белков устойчивости или резистентности), взаимодействующих непосредственно или опосредованно с эффекторами патогенов, которые являются видо- или штаммоспецифичными. Такое взаимодействие индуцирует сильный защитный ответ растения, который часто связан с клеточной гибелью и формирует специфическую устойчивость подсолнечника к заразиhi [3].

На этапе, когда произошло проникновение и заражение паразитом, действует ряд механизмов, обуславливающих образование специфической устойчивости растения. К ним относятся: образование внутри сосудов-хозяев гелеобразных веществ, блокирующих передачу питательных веществ; формирование токсичных соединений, уничтожающих заразиhi; гибель внешних клеток корня [1].

Подсолнечник обладает рядом генов, вызывающих устойчивость к разным расам заразиhi. Она обуславливается обычно доминантными генами: Or₁ (вызывает устойчивость к расе A); Or₂ (– к расам A, B); Or₃ (– к

расам А, В и С); Or₄ (– к расам А, В, С и D); Or₅ (– к расам А, В, С, D и E) и так далее [4].

Общая и специфическая устойчивость к заразихе может быть качественной (обычно контролируется единичными доминантными генами) и количественной (контролируется несколькими генами). Качественная устойчивость гибридов к цветковому паразиту достаточно хорошо изучена. Она часто рассматривается как устойчивость «ген против гена» и обычно весьма специфична в отношении определенного гибрида или сорта растения и конкретной расы патогена. Этот тип устойчивости к заразихе не является «длительным» — под селекционным давлением, оказываемым устойчивыми гибридами, происходят мутации у патогена. В результате появляются новые расы заразихи, которые поражают устойчивые гибриды. Именно качественная устойчивость подсолнечника к заразихе, которая контролируется единичными доминантными генами, на протяжении длительного времени была мишенью при создании устойчивых к паразиту гибридов [5].

В последние годы в Украине, России наблюдается поражение заразихой гибридов, обладающих устойчивостью к расе E. Потери резистентности гибридами, устойчивыми к пятой (E) расе заразихи, — Згода, Од. 249 и другие (СГИ), Арена (Сингента), Рими, Титаник, NSH-2017 (Нови-Сад), PR-63H80 (Пионер) свидетельствуют о возможном возникновении и интенсивном накоплении новых, более вирулентных рас паразита [6].

Примерно до конца 90-х годов проблем с заразихой на подсолнечнике в Украине и России не возникало. Однако в последние годы из разных мест Ставропольского и Краснодарского краев, а также Ростовской области стали поступать сведения о сильной засоренности посевов подсолнечника заразихой [7–10].

В настоящее время у заразихи уже известны более 9 рас (А, В, С, D, E, F, G, H и I). Они обладают неодинаковой способностью поражать различные сорта и гибриды [11] и идентифицируются в зависимости от их реакции на гибриды и растения-тестеры (линии-дифференциаторы рас). Их появление побуждает селекционеров создавать новые заразихоустойчивые сорта и гибриды, которые превышают уже существующие по устойчивости к исследуемому паразиту [12].

Данные наших исследований показывают, что популяция заразихи в начале XXI века, паразитирующая на подсолнечнике северной части Степи Украины, имеет высокую степень вирулентности, которая преодолевает иммунитет лучших гибридов отечественной и иностранной селекции, устойчивых к E, F и G расам данного паразита. Появление новых, высокоагрессивных рас (E, F и G) свидетельствует об острой необходимости решения задачи по созданию селекционного материала, устойчивого к новым расам этого растения-паразита.

Как правило, такую высокую вирулентность заразихи из популяции в северной части Степи Украины можно объяснить нарушением севообо-

ротов и насыщением полей гибридами данной культуры, устойчивых в основном к 4 (D) и 5 (E) расам паразита.

Исследованиями последних лет установлено, что прорастание семян заразики происходит благодаря стриголактонам, выделяемым в почву корнями подсолнечника, они привлекают арбускулярные микоризные грибы (АМ-грибы), поставляющие растению некоторые питательные вещества. В то же время семена растений-паразитов также обладают способностью чувствовать стриголактоны, что является для них главным стимулом к прорастанию, прикреплению к корням растения-хозяина и высасыванию из него полезных веществ. Паразитизм можно считать тоже видом симбиоза, при котором один сожитель получает от него пользу, а другой — вред [12].

Стриголактоны являются веществами «голода» растений и относятся к новому классу фитогормонов, которые выделяются корнями в почве и участвуют во многих физиологических процессах, таких как контроль развития побега, ответ на абиотические факторы, регулирование доступности питательных веществ. В последнее время рассматриваются возможности создания на основе стриголактонов новых антистрессовых препаратов, которые будут усиливать абускулярную микоризу [13].

Недавно на модельном растении *Arabidopsis* прослежена цепочка синтеза стриголактонов и определены ключевые гены-регуляторы этого процесса. Воздействуя на них, можно снизить образование данных веществ у растений. Кроме того, методом химического скрининга отобраны пять химических соединений, угнетающих прорастание семян заразики. Вещества назвали котилимидами. По химической природе три из них относятся к фталимидам, два — к сукцинимидам. При обработке ими арабидопсиса в тканях снижался синтез стриголактонов, и семена заразики, посеянные в почву рядом с ними, не проросли [14].

С использованием информации, полученной на *Arabidopsis*, у заразики был идентифицирован специфичный рецептор KARRIKIN INSENSITIVE2 DIVERGENT (*KAI2d*), который участвует в дифференцированном распознавании корневых экссудатов подсолнечника. В геноме паразита выявлено несколько генов *KAI2d*, кодирующих рецепторы *KAI2d* [15].

Гомологи гена *KAI2* найдены в зеленых водорослях Харофитах (*Charophyte*), наземных растениях Фискомитрелле (*Physcomitrella patens*) и Маршаницы изменчивой (*Marchantia polymorpha*) [16]. Биоинформационные исследования показали, что ген *KAI2* претерпел обширное размножение и изменение лигандной специфичности в геномах паразитов. Гены *KAI2* в порядке Губоцветные (*Lamiales*) сгруппированы в три класса: консервативный (*KAI2c*), промежуточный (*KAI2i*) и дивергентный (*KAI2d*). Гены *KAI2c* и *KAI2i* возникли через дублирование гена *KAI2* в порядке Губоцветные, а гены *KAI2d* возникли путем дальнейшего дублирования и появления новых функций в заразики [17].

В результате открытия веществ, участвующих в прорастании семян заразики, начали обсуждаться новые стратегии защиты подсолнечника от этого растения-паразита, которые находятся на стадии разработки. Рассматривается возможность ведения направленной селекции по уменьшению выделения корнями в почву стриголактонов. С той же целью предлагается опрыскивать гибриды веществами котилимидами, которые уменьшают синтез стриголоктонов, что приводит к подавлению прорастания семян паразита [18].

На основе стриголактонов созданы синтетический препарат GR24 и его аналоги с целью их внесения в почву для стимулирования прорастания семян заразики. Однако использование этих препаратов ограничивается высокой стоимостью и быстрым разложением в почве [19].

Другой стратегией, направленной на стимулирование суицидального прорастания семян заразики, может быть использование гиббереллинов. Они вызывают прорастание семян некоторых аутотрофных видов растений и составляют дешевую альтернативу природным биорегуляторам для борьбы с семенами паразита [20].

Существуют и другие стимуляторы прорастания семян заразики: грибковые метаболиты котиленинов и фузикоцинов, растительные гормоны жасмонаты. Кроме того, лекарственное растение Хауттуйния сердцевидная (*Houttuynia cordata* Thumb.) производит и экссудировать стимуляторы, которые являются стабильными в почве [21].

Интерес представляют также метаболиты гриба *Alternaria tenuis*, выделяющие тенуазоновую кислоту с ингибирующей активностью на семена заразики. Однако эффективность тенуазоновой кислоты доказана только в лабораторных условиях. До сих пор трудности по очистке в промышленном масштабе затрудняют полевые эксперименты с такими метаболитами, несмотря на их значительный потенциал [22].

Аминокислота метионин, которая производится в больших коммерческих масштабах в качестве кормовых добавок для животных, сильно ингибирует раннее развитие заразики без фитотоксичного эффекта у подсолнечника. В этой связи метионин можно использовать в качестве гербицида от заразики, но нужны полевые испытания для подтверждения его эффективности от паразита [23].

Одной из альтернатив являются также эндофитные бактерии, обитающие в тканях большинства растений [24]. Они часто играют важную роль во многих аспектах биологии своего хозяина, включая увеличение скорости его роста, повышение толерантности к стрессу, предоставление важнейших питательных веществ, подавление патогенов, усиление иммунной системы растения [25]. Недавно было установлено, что эндофитная бактерия *Azospirillum brasilense* ингибирует прорастание семян заразики и ее дальнейшее развитие на корнях подсолнечника [26].

Семена заразики хуже распознают корни подсолнечника, колонизированные АМ грибами, бактериями *Rhizobium leguminosarum*,

Azospirillum brasilense, из-за изменения состава у корневых экссудатов [27]. Было продемонстрировано снижение содержания веществ, вызывающих прорастание семян заразиhi, в корневых экссудатах микоризных растений [28]. Эти взаимодействия способствуют тому, что семена заразиhi не порастают и не заражают подсолнечник.

Исследования по структуре и функции микробиоты на корнях подсолнечника выявили широкий спектр бактерий и грибов из разных таксономических групп, многие из которых способствуют росту растений [29]. Среди группы растительно-стимулирующих ризобактерий широко представлен род *Pseudomonas*. Этот род содержит более сотни видов аэробных бактерий, которые принадлежат к подклассу *Proteobacteria*. Многие из них защищают растения путем антагонизма почвенных патогенов в конкуренции за питательные вещества, выделяя противомикробные соединения, которые эффективны против широкого спектра патогенов, в том числе паразита заразиhi [30].

Салициловая (СК) и жасмоновая (ЖК) кислоты также считаются важными эндогенными соединениями, характеризующимися широким спектром физиологического действия в растениях, в котором особое место занимает антистрессовый эффект в ответ на разнообразные неблагоприятные факторы среды и защита клетки от широкого спектра грибковых, бактериальных, вирусных заболеваний и цветкового паразита заразиhi [31].

Через ряд недостатков салициловой кислоты как биогенного элиситора, не позволивших перейти к ее коммерческому использованию, весьма перспективны абиогенные (синтезированные) элиситоры. Элиситоры — это вещества, выделяющиеся из клеточных стенок патогенных организмов (например, грибов, бактерий) или разрушающихся стенок растительных клеток. Элиситоры могут взаимодействовать со специальными белками-рецепторами, расположенными на мембране растительных клеток. Эти рецепторы способны распознавать молекулярную структуру элиситоров (паттерн) и запускать внутриклеточную защитную реакцию через сигнальный каскад. Такая реакция приводит к усиленному синтезу метаболитов, которые уменьшают повреждения и повышают устойчивость к вредителям, патогенам или абиотическому стрессу. Подобный иммунный ответ, индуцируемый молекулярными структурами (паттернами), ассоциированными с патогеном, обозначается в англоязычной литературе как PTI (pattern triggered immunity) [32].

СК и ЖК являются сигнальными молекулами, образующимися в растениях при контакте с патогенами, механизм защитного действия которых связан с индукцией генерации активных форм кислорода (АФК, реактивные формы кислорода, РФК, англ. *Reactive oxygen species, ROS*), включающих ионы кислорода, свободные радикалы и перекиси. АФК активируют экспрессию генов патогениндуцируемых защитных белков (PR-белки) при реализации локального и системного иммунитета. Нако-

пление перекиси водорода и других ROS определяет несколько функций в защитных механизмах растений: 1) запуск локальной гибели гиперчувствительных клеток; 2) усиление прямой антимикробной активности; 3) укрепление клеточной стенки растений за счет лигнификации через окисление фенольных соединений; 4) активирование индукции генов, контролирующей защиту в окружающих тканях [33].

Большой интерес среди синтезированных элиситоров представляют 2,6-дихлоризоникотиновая кислота и ее метиловый эфир, обозначенные как INA. Подобно СК они вызывают системную устойчивость (SAR) к бактериальным, грибным и вирусным болезням, индуцируют синтез PR-белков, а также активизируют защитные реакции подсолнечника на внедрение заразики и приводят к одревеснению эндодермы и, как следствие, торможению проникновения гаусторий семян заразики через клеточную стенку клеток корня [34].

Сходным с INA эффектом обладают и пиразолкарбоксикислоты. Преимуществом 3-хлор-1-метил-1-Н-пиразол-5-карбоксикислоты (СМРА) является хорошая растворимость в воде и полное отсутствие фитотоксичности. Большие надежды возлагают на S-метиловый эфир бензо(1,2,3)тиадиазол-7-карбоновой кислоты (бензотиадиазол — benzothiadiazole). Этот эффективный индуктор устойчивости ко многим патогенным микроорганизмам, включая вирусы, бактерии, грибы и заразику. На рынке средств защиты растений известен под общим названием ацибензолар-S-метил (acibenzolar-S-methyl) и торговыми марками «Actigard», «Bion 50WG», «Blockade», «Boost» [35]. Конечно, эффективность действия ацибензолар-S-метила, как и других индукторов системной устойчивости, содержащих липиды (ненасыщенные жирные кислоты), аминоксахара (хитин), пептиды (бактериальный белок харпин, белок холодового шока), зависит от многих факторов: дозы, вида и сорта растения, стадии развития, климатических условий и срока применения. Однако использование препарата в сочетании с методами селекции и генетической инженерии является перспективным в увеличении устойчивости растений к заразику.

В настоящее время проблема вредоносности заразики является мировой. Исследования ареала распространения паразита, определение его расового состава и разработка мер по ограничению вредоносности заразики являются крайне необходимыми для стабилизации и повышения урожайности подсолнечника.

СПИСОК БИБЛИОГРАФИЧЕСКИХ ССЫЛОК

1. Fernández-Martínez J. M., Domínguez J., Pérez-Vich B. Update on breeding for resistance to sunflower broomrape. *Helia*. 2008. Vol. 31. P. 73–84.
2. Thorogood C. J., Hi S. J. Compatibility interactions at the cellular level provide the basis for host specificity in the parasitic plant Orobanch. *New Phytologist*. 2010. Vol. 186. P. 571–575.

3. Fernández-Aparicio M., Pérez-de-Luque A., Prats E., Rubiales D. Variability of interactions between barrel medic (*Medicago truncatula*) genotypes and *Orobanche* species. *Ann. Appl. Biol.* 2008. Vol. 153. С. 117–126.
4. Задорожна О. А. Ідентифікація у соняшнику гена стійкості до вовчка Or_5 за допомогою молекулярних маркерів. *Аграрний вісник Причорномор'я*. 2012. № 61. С. 23–27.
5. Velasco L., Pérez-Vich B., Jan C. C., Fernández-Martínez J. M. Inheritance of resistance to broomrape (*Orobanche Cumana* Wallr.) race F in a sunflower line derived from wild sunflower species. *Plant Breed.* 2007. Vol. 126. P. 67–71.
6. Бурлов В. В., Бурлов В. В. Ефективність генів Or у забезпеченні стійкості соняшнику до нових рас вовчка (*Orobanche cumana* Wallr.). *Селекція і насінництво*. 2010. № 98. С. 28–37.
7. Кукин В. Ф. Метод оценки подсолнечника на устойчивость к заразихе. *Защита растений от вредителей и болезней*. 1960. № 7. С. 39.
8. Антонова Т. С., Стрельников Е. А., Арасланова Н. М., Рамазанова С. А. Адаптивные особенности в онтогенезе заразихи *Orobanche cumana* Wallr. на подсолнечнике. *Масличные культуры: научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур*. 2012. № 1. С. 110–116.
9. Антонова Т. С. Подсолнечник и заразиха в Краснодарском крае и в мире. *Материалы международной конференции, посвященной 90-летию ВНИИМК*. Краснодар, 2003. С. 49–54.
10. Антонова Т. С., Арасланова Н. М., Рамазанова С. А. и др. Вирулентность заразихи, поражающей подсолнечник, в Волгоградской и Ростовской областях. *Масличные культуры: научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур*. 2011. № 1. С. 127–130.
11. Melero-Vara J. M., Dominguez J., Fernandez-Martinez J. M. Update on sunflower broomrape situation in Spain: racial status and sunflower breeding for resistance. *Helia*. 2000. № 23. С. 45–55.
12. Shindrova P. Broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in Bulgaria distribution and race composition. *Helia*. 2006. № 29. С. 111–120.
13. Yoneyama K., Xie X., Kisugi T. et al. Characterization of strigolactones exuded by Asteraceae plants. *Plant Growth Regul.* 2011. Vol. 65. P. 495–504.
14. Albrecht H., Yoder J. I., Phillips D. A. Flavonoids promote haustoria formation in the root parasite *Triphysaria versicolor*. *Plant Physiol.* 1999. Vol. 119. P. 585–591.
15. Brewer P. B., Koltai H., Beveridge C. A. Diverse roles of strigolactones in plant development. *Mol. Plant.* 2013. Vol. 6. P. 18–28.
16. Conn C. E., Bythell-Douglas R., Neumann D. et al. Convergent evolution of strigolactone perception enabled host detection in parasitic plants. *Science*. 2015. Vol. 349. P. 540–543.
17. Waters M. T., Scaffidi A., Moulin S. L. et al. A *Selaginella moellendorffii* ortholog of KARRIKIN INSENSITIVE2 functions in *Arabidopsis* development but cannot mediate responses to karrikins or strigolactones. *Plant Cell*. 2015. Vol. 27. P. 1925–1944.
18. Gomez-Roldan V., Fermas S., Brewer P. B. et al. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*. 2008. Vol. 455. P. 189–194.

19. Mwakaboko A. S., Zwanenburg B. Strigolactone analogs derived from ketones using a working model for germination stimulants as a blueprint. *Plant Cell. Physiol.* 2011. Vol. 52. P. 699–715.
20. Metzger J. The promotion of germination of dormant weed seeds by substituted phthalimides and gibberellic acid. *Weed Sci.* 1983. Vol. 31. P. 285–289.
21. Ma Y., Shui J., Inanaga S., Cheng J. Stimulatory effects of *Houttuynia cordata* Thunb. on seed germination of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. *Allelopathy J.* 2005. Vol. 15. P. 49–56.
22. Vurro M., Boari A., Evidente A., Andolfi A., Zermane N. Natural metabolites for parasitic weed management. *Pest Manag. Sci.* 2009. Vol. 65. P. 566–571.
23. Sands D. C., Pilgeram A. L. Methods for selecting hypervirulent biocontrol agents of weeds: why and how? *Pest Manag. Sci.* 2009. Vol. 65. P. 581–587.
24. Hallmann J. *Plant Interactions with Endophytic Bacteria*. New York, NY: CABI Publishing, 2001. 356 p.
25. East R. Soil science comes to life. *Nature*. 2013. Vol. 501. P. 8–19.
26. Hemissi I., Mabrouk Y., Abdi N. et al. Growth promotion and protection against *Orobanche foetida* of chickpea (*Cicer arietinum*) by two *Rhizobium* strains under greenhouse conditions. *Afr. J. Biotechnol.* 2013. Vol. 12. P. 1371–1377.
27. Louarn J., Carbonne F., Delavault P. et al. Reduced germination of *Orobanche cumana* seeds in the presence of Arbuscular Mycorrhizal fungi or their exudates. *PLoS One*. 2012. Vol. 7(11). P. 1–10.
28. Lypez-Ráez J. A., Charnikhova T., Fernandez I. et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis decreases strigolactone production in tomato. *J. Plant Physiol.* 2011. Vol. 168. P. 294–297.
29. Lugtenberg B., Kamilova F. Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria. *Annu Rev Microbiol.* 2009. Vol. 63. P. 541–56.
30. Pieterse C. M. J., Zamioudis C., Berendsen R. L. et al. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Ann Rev Phytopathol.* 2014. Vol. 52. P. 47–75.
31. Gonsior G., Buschmann H., Szinicz G. et al. Induced resistance — an innovative approach to manage branched broomrape (*Orobanche ramosa*) in hemp and tobacco. *Weed Sci.* 2004. Vol. 52. P. 1050–1053.
32. Bigeard J., Colcombet J., Hirt H. Signaling Mechanisms in Pattern-Triggered Immunity (PTI). *Molecular Plant.* 2015. Vol. 8(4). P. 521–539.
33. Ranf S., Eschen-Lippold L., Pecher P. et al. Interplay between calcium signalling and early signalling elements during defence responses to microbe- or damage-associated molecular patterns. *Plant J.* 2011. Vol. 68(1). P. 100–113.
34. Kusumoto D., Goldwasser Y., Xie X. et al. Resistance of red clover (*Trifolium pratense*) to the root parasitic plant *Orobanche minor* is activated by salicylate but not by jasmonate. *Ann. Bot.* 2007. Vol. 100. P. 537–544.
35. Кириченко А. Біологічні методи боротьби з вірусами рослин. Пропозиція. Біозахист та біопрепарати — актуальна перспектива. 2017. С. 42–46.

Получена 30.05.2018

UDC 575: 581.144.2: 581.133.8: 582.683.2

Khablak S. G.¹, Abdullaieva Ya. A.², Riabovol Ya. S.³, Riabovol L. O.³¹Agropromholding «Kernel», Research Center, Varva, Ukraine,
e-mail: sergeyhab211981@gmail.com²Agropromholding «Kernel», Testing laboratory, Varva, Ukraine,
e-mail: asmina5oskar@gmail.com³Umanian National Horticulture University, Department of genetics, plant
breeding and biotechnology, Uman, Ukraine,
e-mail: liudmila1511@ukr.net

SOME MECHANISMS OF RESISTANCE TO BROOMRAPE (*OROBANCHE CUMANA* WALLR.) AND NEW PROTECTION STRATEGIES OF SUNFLOWER (*HELIANTHUS ANNUUS* L.) AGAINST THIS PLANT-PARASITE (REVIEW)

Sunflower has an immune system that includes various defense mechanisms in response to the infestation of broomrape. There are two main systems of protection: the recognition by the plant receptors of molecular patterns associated with the pathogen, and the effector-induced immunity. Sunflower has a number of genes that cause resistance to different races of broomrape. Resistance to the races of a parasitic plant is determined by the dominant genes: Or1 (causes resistance to race A), Or2 (resistance to races A, B), Or3 (resistance to races A, B and C), Or4 (- resistance to races A, B, C and D), Or5 (- resistance to races A, B, C, D and E). At present, more than 9 races (A, B, C, D, E, F, G, H and I) are already known in the broomrape. These races have different ability to attack different varieties and hybrids of sunflower. They are identified depending on their reaction to sunflower hybrids and test plants (sunflower lines are differentiates races of broomrape). The racial composition of the broomrape on sunflower crops under the conditions of the northern part of the Steppe of Ukraine was studied. It is established that the broomrape population that parasitizes on the fields of sunflower has a high degree of virulence that overcomes the immunity of the best hybrids of domestic and foreign breeding, resistant to the E, F and G races of this parasite. The emergence of new very aggressive broomrape races (E, F and G) indicates the important need to solve the problem of creating breeding material resistant to new races of this parasitic plant. Intensive with the accumulation of parasite races E, F and G in the sunflower crops is associated with the disruption of crop rotations and the saturation of fields with hybrids of this culture, resistant mainly to 4 (D) and 5 (E) races of the parasite. New strategies for protecting sunflower from broomrape are considered. Germination of broomrape seeds occurs due to strigolactones released into the soil by the roots of sunflower, which attracts arbuscular mycorrhizal fungi (AM-fungi), which supply the plant with some nutrients. Seeds of parasitic plants also

have the ability to sense strigolactones, which is for them the main stimulus to germination, attachment to the roots of the host plant and the absorption of useful substances. The specific receptor KARRIKIN INSENSITIVE2 DIVERGENT (KAI2d) was identified in the broomrape, which is involved in the differential recognition of root sunflower exudates. Several genes of KAI2d have been established in the parasite genome, which encode the KAI2d receptors. In the case of sunflower, the possibility of conducting targeted selection for reducing the allocation of roots to the soil of strigolactones is considered.

Key words: *Orobanchе cumana* Wallr., race, sunflower, hybrid, root system, root allocation, strigolactones.

УДК 575: 581.144.2: 581.133.8: 582.683.2

Хаблак С. Г.¹, Абдуллаєва Я. А.², Рябовол Я. С.³, Рябовол Л. О.³

¹Агропромхолдинг «Кернел», Науково-дослідний центр, Варва, Україна, e-mail: sergeyhab211981@gmail.com,

²Агропромхолдинг «Кернел», Випробувальна лаб., Варва, Україна, e-mail: asmina5oskar@gmail.com,

³Уманський нац. ун-т садівництва, Умань, Україна, e-mail: liudmila1511@ukr.net

ДЕЯКІ МЕХАНІЗМИ СТІЙКОСТІ ДО ВОВЧКА (*OROBANCHE CUMANA* WALLR.) І НОВІ СТРАТЕГІЇ ЗАХИСТУ СОНЯШНИКУ (*HELIANTHUS ANNUUS* L.) ВІД ЦІЄЇ РОСЛИНИ-ПАРАЗИТА (ОГЛЯД)

Соняшник має імунну систему, що включає різні механізми захисту від вовчка. Розрізняють дві основні з них: впізнавання рецепторами рослини молекулярних патернів, асоційованих з патогеном, та індукований ефектором імунітет. У соняшника відомий ряд генів, що викликають стійкість до різних рас рослини-паразита. Стійкість до її рас зумовлюється домінантними генами: Or1 (викликає стійкість до раси А), Or2 (до рас А, В), Or3 (до рас А, В і С), Or4 (до рас А, В, С і D), Or5 (до рас А, В, С, D і Е). На сьогодні вже відомо понад 9 рас вовчка (А, В, С, D, Е, F, G, H і I). Уражають вони різні сорти і гібриди по-різному та ідентифікуються залежно від їхньої реакції на гібриди соняшнику і рослини-тестери (лінії-диференціатори рас вовчка). Вивчено расовий склад вовчка на соняшнику в умовах північної частини Степу України. Виявлено, що популяція вовчка, яка паразитує на соняшникових полях, має високий ступінь вірулентності, який долає імунітет кращих гібридів вітчизняної та іноземної селекції, стійких до Е, F і G рас. Поява нових, надто агресивних рас (Е, F і G) свідчить про нагальну необхідність створення селекційного матеріалу, стійкого до нових рас цієї рослини-паразита. Інтенсивне накопичення у посівах соняшнику рас вовчка Е, F і G пов'язане з порушенням сівозмін і насиченням полів гібридами даної культури, стійкими в основному до 4 (D) і 5 (Е) рас.

Розглянуто нові стратегії захисту соняшнику від вовчка, зокрема і можливість ведення цілеспрямованої селекції щодо зменшення виділення корінням у ґрунт стриголактонів, так «бажаних» для рослини-паразита.

Ключові слова: *Orobanchе сumana* Wallr., раса, соняшник, гібрид, коренева система, кореневі виділення, стриголактони.