

Изменчивость расового состава заразихи подсолнечниковой (*Orobanche cumana* Wallr.) и новые стратегии защиты от паразита

С.Г. Хаблак¹ ✉, Я.А. Абдуллаева², Я.С. Рябовол³

¹ Агропромхолдинг «Кернел», Научно-исследовательский центр, Варва, Украина

² Агропромхолдинг «Кернел», Испытательная лаборатория, Варва, Украина

³ Уманский национальный университет садоводства, кафедра генетики, селекции растений и биотехнологии, Умань, Украина

Заразиха подсолнечниковая – паразитическое бесхлорофилльное растение, поражающее корневую систему растения-хозяина, поглощающее из нее воду, питательные вещества и выделяющее токсичные продукты обмена. Прорастание семян заразихи происходит благодаря стриголактонам, выделяемым в почву корнями подсолнечника, которые привлекают арбускулярные микоризные грибы (АМ-грибы). Стриголактоны являются веществами «голода» растений и относятся к новому классу фитогормонов, участвующих во многих физиологических процессах, в том числе в регулировании доступности питательных веществ корнями. У заразихи был идентифицирован специфичный рецептор KARRIKIN INSENSITIVE2 DIVERGENT (KAI2d), который участвует в дифференцированном распознавании корневых экссудатов подсолнечника. В геноме паразита установлено несколько генов *KAI2d*, кодирующих рецепторы KAI2d. В связи с открытием перечисленных веществ обсуждаются новые стратегии защиты подсолнечника от заразихи, которые находятся на стадии разработки. На основе стриголактонов создан синтетический препарат GR24 и его аналоги с целью внесения их в почву для стимулирования прорастания семян заразихи. Аминокислота метионин сильно ингибирует раннее развитие заразихи без фитотоксичного эффекта у подсолнечника. Семена заразихи хуже распознают корни подсолнечника, которые колонизированы АМ-грибами, бактериями *Rhizobium leguminosarum*, *Azospirillum brasilense*, из-за изменения состава корневых экссудатов в колонизированных растениях. Большой интерес среди синтезированных элиситоров представляет ацибензолар-S-метил. Он вызывает системную устойчивость к бактериальным, грибным и вирусным болезням, индуцирует синтез PR-белков, а также активизирует защитные реакции подсолнечника на внедрение заразихи и приводит к одревеснению эндодермы и торможению проникновения гаусторий семян заразихи через клеточную стенку клеток корня.

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

Variability of racial composition of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) and new strategies for protection from the parasite

S.G. Hablak¹ ✉, Y.A. Abdullaeva², I.S. Riabovol³

¹ Agropromholding "Kernel", Research Center, Varva, Ukraine

² Agropromholding "Kernel", Testing laboratory, Varva, Ukraine

³ Umanian National Horticulture University, Department of genetics, plant breeding and biotechnology, Uman, Ukraine

Sunflower broomrape is a parasitic chlorophyll plant that affects the root system of the host plant, absorbing water, nutrients and toxic products from it. Germination of broomrape seeds occurs due to strigolactones released into the soil by the roots of sunflower, which attracts arbuscular mycorrhizal fungi (AM-fungi). Strigolactones are substances of the "hunger" of plants and belong to a new class of phytohormones involved in many physiological processes, including the regulation of the availability of nutrients by the roots. 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. As a result of the discovery of substances involved in the germination of broomrape seeds, new strategies for protecting sunflower from this parasitic plant are being discussed, which are under development. On the basis of strigolactones, a synthetic preparation, GR24, and its analogues have been created with the aim of introducing them into the soil to stimulate germination of broomrape seeds. The amino acid methionine strongly inhibits the early development of broomrape without a phytotoxic effect in sunflower. Seeds of broomrape are less likely to recognize the roots of sunflower, which are colonized by AM fungi, bacteria *Rhizobium leguminosarum*, *Azospirillum brasilense* due to a change in the composition of root exudates in colonized plants. Of great interest among the synthesized elicitors is acibenzolar-S-methyl. It causes systemic resistance to bacterial, fungal and viral diseases, induces the synthesis of PR proteins, and also activates the protective reactions of sunflower to the introduction of broomrape and leads to lignifica-

tion of the endoderm and inhibition of haustoria of the broomrape seeds through the cell wall of the root cells.

Key words: *Orobanche cumana* Wallr.; race; sunflower; hybrid; root system; root allocation; strigolactones.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Хаблак С.Г., Абдуллаева Я.А., Рябовол Я.С. Изменчивость расового состава заразики подсолнечниковой (*Orobanche cumana* Wallr.) и новые стратегии защиты от паразита. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(3):379-385. DOI 10.18699/VJ18.374

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Hablak S.G., Abdullaeva Y.A., Riabovol I.S. Variability of racial composition of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) and new strategies for protection from the parasite. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(3):379-385. DOI 10.18699/VJ18.374 (in Russian)

Заразика подсолнечниковая (*Orobanche cumana* Wallr.) – паразитическое бесхлорофилльное растение, поражающее корневую систему растения-хозяина, поглощающее из нее воду, питательные вещества и выделяющее токсичные продукты обмена (Бурлов, 2010). В настоящее время известно уже более девяти рас заразики (А, В, С, D, E, F, G, H и I), которые обладают неодинаковой способностью поражать различные сорта и гибриды подсолнечника (Melero-Vara et al., 2000). Они идентифицируются в зависимости от их реакции на гибриды подсолнечника и растения-тестеры (линии подсолнечника – дифференциаторы рас заразики). Появление новых рас заставляет селекционеров создавать новые заразикустойчивые сорта и гибриды подсолнечника, которые по устойчивости превосходят уже существующие (Shindrova, 2006).

Однако в силу высокой способности заразики к мутациям очень быстро возникают новые расы этого паразита. Исследователи не успевают выводить сорта и гибриды, устойчивые против всех рас (Гончаров и др., 2012), в связи с чем чрезвычайно важным является определение расового состава заразики, распространенной в посевах подсолнечника. Ошибки в выборе и посеве неустойчивых гибридов подсолнечника – одна из основных причин распространения заразики. После идентификации наиболее вирулентной расы заразики ученые ищут ген устойчивости среди сортов-популяций, диких форм и культурного подсолнечника и на основе этого материала уже создают линии (Гучетль и др., 2012).

Подсолнечник обладает иммунной системой, включающей разные механизмы защиты в ответ на проникновение заразики. Различают две основные системы защиты: узнавание рецепторами растения патоген-ассоциированных молекулярных образцов и индуцированный эффектором иммунитет. У подсолнечника на основании базового защитного ответа, инициируемого на ранних стадиях взаимодействия патогена и растения, через узнавание рецепторами клетки внедряющегося патогена формируется общая, или неспецифическая, устойчивость. На начальном этапе прорастания семян заразики, 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 (Fernández-Martínez et al., 2008).

В то же время новые вирулентные расы заразики способны избегать узнавания растительными рецепторами и заражать подсолнечник. В ответ на эту угрозу новые устойчивые гибриды подсолнечника могут узнавать инфицирующие их патогены с помощью белков R (белки 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 смертью и формирует специфическую устойчивость подсолнечника к заразику (Thogogood, Hi, 2010).

Известен ряд механизмов, обуславливающих образование специфической устойчивости подсолнечника на этапе проникновения и заражения паразитом. К ним относятся: образование внутри сосудов-хозяев гелеобразных веществ, блокирующих передачу питательных веществ; формирование токсичных соединений, убивающих заразику; гибель внешних клеток корня (Fernández-Aparicio et al., 2008).

У подсолнечника имеется ряд генов, вызывающих устойчивость к разным расам заразики. Стойкость к расам растения-паразита обусловлена, как правило, доминантными генами: Or_1 вызывает стойкость к расе А; Or_2 – к расам А и 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) и т. д. (Задорожна, 2012).

Общая и специфическая устойчивость подсолнечника к заразику может быть качественной (контролируется единичными доминантными генами) и количественной (контролируется несколькими генами). Качественная стойкость гибридов подсолнечника 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 подсолнечника к заразику не является длительным: под селекционным давлением, оказываемым устойчивыми гибридами, происходит отбор мутаций у патогена. В результате появляются новые расы заразики, которые поражают устойчивые гибриды подсолнечника. Именно качественная устойчивость подсолнечника к заразику, которая контролируется единичными доминантными генами, на протяжении долгого времени была мишенью

для создания гибридов, устойчивых к этому паразиту (Velasco et al., 2007).

Селекция подсолнечника на устойчивость к заразице ведется постоянно на протяжении почти столетия, так как в ходе сопряженной эволюции с подсолнечником у этого растения-паразита периодически возникают новые вирулентные расы, преодолевающие иммунитет существующих сортов (Бейлин, 1968). Первыми сортами подсолнечника, устойчивыми к расе заразицы А, были: Круглик А-41, Саратовский 169, Фуксинка 3, Зеленка 10, Чернянка 35, Краснодарский 631 и др. (Пустовойт, 1966). Тем не менее в конце 1920-х гг. в ряде районов Украины, Северного Кавказа и Воронежской области почти все эти сорта в сильной степени стали поражаться заразицей (Плачек, 1921).

В середине 1930-х гг. были созданы сорта Ждановский 8281, Ждановский 8835 и др., которые оказались заразицоустойчивыми как к расе А, так и к более вирулентной расе В. Позднее, в до- и послевоенные годы, были получены похожие сорта подсолнечника – Зеленка 61, Передовик, ВНИИМК 8931, Армавирский 3497 (Пустовойт В.С., Пустовойт Г.В., 1963).

В начале 1960-х гг. появилась новая раса заразицы – С, так называемая молдавская популяция, что привело к эпифитотийной обстановке в стране. Все сорта отечественной селекции того времени оказались восприимчивыми к расе С (Бурлов, Костюк, 1976). Однако успешная десятилетняя селекция, направленная на выведение новых сортов подсолнечника, устойчивых к этой расе, позволила решить данную проблему (Антонова, 1978). В конце 1980-х гг. был проанализирован расовый состав популяций заразицы на посевных площадях подсолнечника в СССР и сделан вывод о преобладании повсеместно расы С (молдавский биотип) (Хатнянский, 1982).

Недавние исследования румынских и испанских ученых свидетельствуют о том, что в 2000–2007 гг. возникли новые, более вирулентные расы заразицы – Е (пятая), F (шестая), G (седьмая) и H (восьмая) (Melero-Vara et al., 2000). В настоящее время эти расы распространены в Испании, Румынии, Турции, Болгарии и ряде других стран (Кауа et al., 2004).

Примерно до конца 1990-х гг. проблем с заразицей на подсолнечнике в России и на Украине 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 заразицей (Антонова и др., 2011). В России и на Украине наблюдается поражение заразицей гибридов подсолнечника, обладающих устойчивостью к расе Е. Потеря резистентности гибридами подсолнечника, устойчивыми к пятой (Е) расе заразицы, – Згода, Од-249 и др. (Селекционно-генетический институт), Арена (Сингента), Рими, Титаник, NSH-2017 (Нови-Сад), PR-63H80 (Пионер) и др. – свидетельствует, вероятно, о возникновении и интенсивном накоплении новых, более вирулентных рас паразита (Бурлов, 2010).

В настоящее время ученые всего мира уделяют большое внимание изучению заразицы и выявлению генетических, селекционных, физиологических, биохимических и анатомических основ создания заразицоустойчивых гибридов и

сортов подсолнечника (Решетняк и др., 2012). Существует множество приемов и мер борьбы для защиты подсолнечника от заразицы, и в то же время до сих пор нет ни одного стопроцентно эффективного и приемлемого метода. К основным методам борьбы с этим растением-паразитом относятся: генетическая защита – использование устойчивых гибридов и сортов; химический контроль (технология Clear field), биологический контроль (грибы *Fusarium orobanches*, мушки *Phytomyza orobanchia*); технология возделывания (возврат подсолнечника на прежнее место не ранее чем через 6–8 лет; глубокая вспашка; контроль сорняков, поражаемых данным паразитом – дурнишник, полынь; провокационные посевы культур, стимулирующих прорастание семян заразицы, – соя, лен, сурепица, рапс и др.) (Решетняк и др., 2012).

Перспективны при защите подсолнечника от заразицы культуры-ловушки, вызывающие суицидальное прорастание семян паразита. Ученые установили, что корневые выделения некоторых культур, в частности кукурузы, сорго, стимулируют прорастание семян заразицы, но поскольку данные культуры не восприимчивы к заразице, ее проростки, не находя подходящих питающих растений, погибают. На этом явлении основано применение провокационных посевов в борьбе с заразицей (Бейлин, 1940).

Первая информация о зависимом симулировании прорастания семян паразитов из семейства Заразицовые (*Orobanchaceae*) корневыми выделениями других растений появилась еще в 1887 г. (Koch, 1887). Более поздние работы других ученых подтвердили данный факт (Шрейнер, 1904; Рихтер, 1924).

С появлением у заразицы подсолнечниковой разных рас проводились их сравнительные исследования с целью выявления различий. В частности, изучалось строение семян из различных популяций паразита (Пушкарева, 1930). Семена разных рас заразицы проращивали в присутствии корневых выделений растений подсолнечника и некоторых химических веществ (Ничипорович, 1929).

В начале прошлого века семена заразицы были способны прорасти в воде, смеси Кнопа и в слабом растворе лимонной кислоты, однако к 1970-м гг. они утратили эту способность. Семена расы В, в отличие от расы А, не прорастали ни в дистиллированной воде, ни в кислотах, ни в буферных смесях, а только в присутствии корневых выделений подсолнечника (Барцинский, 1932).

При попытке выделения и идентификации стимулятора прорастания семян заразицы расы В из корневых выделений подсолнечника ученым удалось установить некоторые его свойства. Обнаружено, что активность пероксидазы в цветonoсах заразицы расы В вдвое выше, чем у заразицы расы А (Украинский, 1938).

Впервые исследования по стимулированию прорастания семян заразицы корневыми выделениями других растений – салата, льна, сои и кукурузы – были проведены И.Г. Бейлиным (1940). Недавно осуществлена серия сравнительных исследований, протестирован целый ряд растений и доказана целесообразность использования кукурузы в качестве культуры для провокационного прорастания семян заразицы (Ma et al., 2012). Н.М. Араслановой с коллегами (2011) изучено влияние корневых выделений 22 гибридов кукурузы и ряда масличных культур на про-

растание семян восьми популяций *O. cumana*. Показано, что гибриды кукурузы различаются по способности их корневых выделений вызывать прорастание семян заразики из разных популяций. При этом действие гибридов избирательно, и необходимо проводить предварительное тестирование, чтобы определить, как влияют экссудаты их корней на способность к прорастанию семян заразики, собранных на каждом конкретном поле.

Исследования последних лет позволили установить, что прорастание семян заразики происходит благодаря выделяемым в почву корнями подсолнечника стриголактонам, которые привлекают арбускулярные микоризные грибы (АМ-грибы), поставляющие растению некоторые питательные вещества. В то же время семена растений-паразитов обладают способностью чувствовать стриголактоны, что служит для них главным стимулом к прорастанию, прикреплению к корням растения-хозяина и высасыванию полезных веществ. Паразитизм можно считать тоже видом симбиоза, при котором один сожитель получает от него пользу, а другой – вред (Yoneuama et al., 2011).

АМ-грибы наиболее распространены в почве и постоянно ассоциируют с корнями более чем 90 % растений. Микоризные эндогрибы проникают непосредственно в корень растения и образуют грибницу (мицелий), которая помогает корням укреплять иммунитет, бороться с возбудителями различных заболеваний, всасывать воду, фосфор и питательные вещества из почвы (Reinhardt, 2007). Предполагают, что возникновение симбиоза растений с АМ-грибами является ключевым шагом в эволюции растений, позволившим им покинуть океаны и колонизировать землю (Bonfante, Genre, 2008). Кроме того, считают, что повышение секреции стриголактонов при дефиците фосфора в растениях действует как сигнал в ризосфере для стимулирования развития АМ-грибов (Bouwmeester et al., 2007).

Стриголактоны – вещества «голода» растений, относятся к новому классу фитогормонов, которые выделяются корнями в почву и участвуют во многих физиологических процессах, таких как контроль развития побега, ответ на абиотические факторы, регулирование доступности питательных веществ. В последнее время на основе стриголактонов рассматриваются возможности создания новых антистрессовых препаратов, которые будут усиливать арбускулярную микоризу (Albrecht et al., 1999). Так, 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. Эти вещества были названы 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 обработанными растениями, не прорастали (Brewer et al., 2013).

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 установлено несколько генов *KAI2d*, что кодируют рецепторы KAI2d (Conn et al., 2015).

Гомологи гена *KAI2* найдены в зеленых водорослях харофитах (*Charophyte*) и наземных растениях – фискомитрелле (*Physcomitrella patens*) и маршанции изменчивой (*Marchantia polymorpha*) (Waters et al., 2015). Биоинформационные исследования показали, что ген *KAI2* претерпел обширное размножение и изменения 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* – путем дальнейшего дублирования и появления новых функций в заразице (Conn et al., 2015).

В связи с открытием веществ, участвующих в прорастании семян заразики, стали обсуждаться новые стратегии защиты подсолнечника от этого растения. Рассматривается возможность ведения направленной селекции у подсолнечника по уменьшению выделения корнями в почву стриголактонов. С той же целью предлагается опрыскивать гибриды подсолнечника котилимидами – веществами, которые уменьшают синтез стриголактонов, что подавляет прорастание семян паразита (Gomez-Roldan et al., 2008).

На основе стриголактонов созданы синтетический препарат GR24 и его аналоги с целью внесения их в почву для стимулирования прорастания семян заразики. Однако применение этих препаратов ограничено высокой стоимостью и быстрым разложением в почве (Mwakaboko, Zwanenburg, 2011).

Другой стратегией, направленной на стимулирование суицидального прорастания семян заразики, может быть использование гиббереллинов. Они способствуют прорастанию семян некоторых аутотрофных видов растений и являются недорогой альтернативой природным биорегуляторам для борьбы с семенами паразита (Metzger, 1983).

Существуют и другие стимуляторы прорастания семян заразики, например грибковые метаболиты котилиенинов и фузикоцинов, растительные гормоны жасмонаты (Evidente et al., 2006). Кроме того, лекарственное растение хауттунья сердцевидная (*Houttuynia cordata* Thunb.) производит и эксудировать стимуляторы, которые стабильны в почве (Ma et al., 2005).

Интерес представляют также метаболиты гриба *Alternaria tenuis*, выделяющие тенауазоновую кислоту с ингибирующей активностью на семена заразики. Однако эффективность тенауазоновой кислоты доказана только в лабораторных условиях. Несмотря на потенциал таких метаболитов, полевые эксперименты с ними до сих пор сложны из-за трудностей по очистке в промышленном масштабе (Vurto et al., 2009).

Аминокислота метионин, которая производится в больших коммерческих масштабах как добавка для корма животных, сильно ингибирует раннее развитие заразики без фитотоксичного эффекта у подсолнечника. В этой связи метионин может быть использован в качестве гербицида от заразики, но для подтверждения его эффективности необходимы полевые испытания (Sands, Pilgeram, 2009).

Одной из альтернатив является также использование эндофитных бактерий, обитающих во внутренних тканях большинства растений (Hallmann, 2001). Эти бактерии 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 (East, 2013). Недавно было установлено, что эндофитная бактерия *Azospirillum brasilense* ингибирует прорастание семян заразихи и ее дальнейшее развитие на корнях подсолнечника (Hemissi et al., 2013).

Семена заразихи хуже распознают корни подсолнечника, которые колонизированы АМ-грибами, бактериями *Rhizobium leguminosarum* и *Azospirillum brasilense*, из-за изменения состава корневых экссудатов в колонизированных растениях (Louagn et al., 2012). Было продемонстрировано снижение содержания веществ, вызывающих прорастание семян заразихи, в корневых экссудатах микоризных растений (López-Ráez et al., 2011). Эти изменения способствуют тому, что семена заразихи не прорастают 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 (Lugtenberg, Kamilova, 2009). Среди группы растительно-стимулирующих ризобактерий широко представлен род *Pseudomonas*. Он содержит более сотни видов аэробных бактерий, принадлежащих к подклассу *Proteobacteria*. Многие из них защищают растения путем антагонизма почвенных патогенов через конкуренцию за питательные вещества, выделяя противомикробные соединения, которые эффективны против широкого спектра патогенов, в том числе паразита заразихи (Pieterse et al., 2014).

Важными эндогенными соединениями, характеризующимися широким спектром физиологического действия в растениях, в котором особое место занимают антистрессовый эффект в ответ на разнообразные неблагоприятные факторы среды и защита клетки от множества грибковых, бактериальных, вирусных заболеваний и цветкового паразита заразихи, считаются также салициловая и жасмоновая кислоты (Gonsior et al., 2004). Из числа 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 повреждение и повышают устойчивость к вредителям, патогенам или абиотическому стрессу. Подобный иммунный ответ, индуцируемый молекулярными структурами (паттернами), ассоциированными с патогеном, обозначается в англоязычной литературе как РТИ (pattern triggered immunity) (Bigeard et al., 2015).

Салициловая и жасмоновая кислоты 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 патоген-индуцируемых защитных белков (PR-белки) при реализации локального и системного иммунитета. Накопление 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) сигнальная функция для индукции генов, контролирующей защиту в окружающих тканях (Ranf et al., 2011).

Большой интерес среди синтезированных элиситоров представляет 2,6-дихлоризоникотиновая кислота и ее метиловый эфир, обозначенные как INA. Подобно салициловой кислоте, они вызывают системную устойчивость (SAR) к бактериальным, грибным и вирусным болезням, индуцируют синтез PR-белков, а также активизируют защитные реакции подсолнечника на внедрение заразихи и приводят к одревеснению эндодермы и, как следствие, торможению проникновения гаусторий семян заразихи через клеточную стенку клеток корня (Kusumoto et al., 2007).

Сходным с INA эффектом обладают и пиразолкарбоксихлориды. Преимуществом 3-хлор-1-метил-1-Н-пиразол-5-карбоксихлоридов (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 (benzothiadiazole). Это эффективный индуктор устойчивости ко многим патогенным микроорганизмам, включая вирусы, бактерии, грибы и заразиху. На рынке средств защиты растений он известен под общим названием ацибензолар-S-метил (acibenzolar-S-methyl) и под торговыми марками Actigard, Bion 50WG, Blockade, Boost (Кириченко, 2017). 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 перспективно с позиции увеличения устойчивости растений к заразице.

В настоящее время проблема вредоносности заразихи актуальна во всем мире. Исследования ареала распространения паразита, определение его расового состава и разработка мер по ограничению вредного воздействия заразихи – необходимые мероприятия для стабилизации и повышения урожайности подсолнечника.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Albrecht H., Yoder J.I., Phillips D.A. Flavonoids promote haustoria formation in the root parasite *Triphysaria versicolor*. *Plant Physiol.* 1999;119:585-591.
- Antonova T.S. The development of broomrape haustoria in roots of immune and susceptible sunflower varieties. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal.* 1978;7:1025-1029. (in Russian)
- Antonova T.S., Araslanova N.M., Ramazanova S.A., Guchetl' S.Z., Chelyustnikova T.A. Virulence of the broomrape affecting sunflower in the Volgograd and Rostov regions. *Maslichnye kul'tury. Nauchno-tekhicheskiy byulleten Vserossiyskogo NII maslichnykh kultur = Oilseeds. Scientific and Technical Bulletin of the All-Russian Research Institute of Oilseeds.* 2011;1:127-130. (in Russian)
- Araslanova N.M., Antonova T.S., Ramazanova S.A., Guchetl' S.Z., Chelyustnikova T.A. *Orobancha cumana* Wallr. seed germination under the influence of root excretions from nonhost species. *Maslichnye kul'tury. Nauchno-tekhicheskiy byulleten Vserossiyskogo NII maslichnykh kultur = Oilseeds. Scientific and Technical Bulletin of the All-Russian Research Institute of Oilseeds.* 2011;1:130-134. (in Russian)
- Bartsinsky R.M. On the physiology of the germination of seeds of the "evil" Don broomrape race. *Maslichnye kul'tury = Oilseeds.* 1932;2:42-47. (in Russian)
- Beilin I.G. On the relationship between *O. cumana* and sunflower. *Rastenie i sreda = Plant and Environment.* 1940;1:175-192. (in Russian)
- Beilin I.G. *Tsvetkovye poluparazity i parazity [Flower semiparasites and parasites].* Moscow: Nauka Publ., 1968. (in Russian)
- Bigeard J., Colcombet J., Hirt H. Signaling mechanisms in Pattern-Triggered Immunity (PTI). *Mol. Plant.* 2015;8(4):521-539.
- Bonfante P., Genre A. Plants and arbuscular mycorrhizal fungi: an evolutionary-developmental perspective. *Trends Plant.* 2008;13:492-498.
- Bouwmeester H.J., Roux C., Lopez-Raez J.A., Bécard G. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends Plant Sci.* 2007;12:224-230.
- Brewer P.B., Koltai H., Beveridge C.A. Diverse roles of strigolactones in plant development. *Mol. Plant.* 2013;6:18-28.
- Burlov V.V., Burlov V.V. Efficiency of org genes in providing sustainability of sunflower to new broomrape races (*Orobancha cumana* Wallr.). *Selektsiya i nasinnitstvo = Selection and Seed Production.* 2010;98:28-37. (in Ukrainian)
- Burlov V.V., Kostyuk S.V. Inheritance of resistance to the local race of broomrape (*Orobancha cumana* Wallr.) in sunflower. *Genetika = Genetics (Moscow).* 1976;12(2):44-51. (in Russian)
- Conn C.E., Bythell-Douglas R., Neumann D., Yoshida S., Whittington B., Westwood J.H., Shirasu K., Bond C.S., Dyer K.A., Nelson D.C. Convergent evolution of strigolactone perception enabled host detection in parasitic plants. *Science.* 2015;349:540-543.
- East R. Soil science comes to life. *Nature.* 2013;501:8-19.
- Evidente A., Andolfi A., Fiore M., Boari A., Vurro M. Stimulation of *Orobancha ramosa* seed germination by fusicocin derivatives: a structure-activity relationship study. *Phytochemistry.* 2006;67:19-26.
- Fernández-Aparicio M., Pérez-de-Luque A., Prats E., Rubiales D. Variability of interactions between barrel medic (*Medicago truncatula*) genotypes and *Orobancha* species. *Ann. Appl. Biol.* 2008;153:117-126.
- Fernández-Martínez J.M., Domínguez J., Pérez-Vich B. Update on breeding for resistance to sunflower broomrape. *Helia.* 2008;31:73-84.
- Gomez-Roldan V., Feras S., Brewer P.B., Puech-Pagès V., Dun E.A., Pillot J.P., Letisse F., Matusova R., Danoun S., Portais J.-C., Bouwmeester H., Bécard G., Beveridge C.A., Rameau C., Rochange S.F. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature.* 2008;455:189-194.
- Goncharov S.V., Antonova T.S., Araslanova N.M., Ryzhenko Ye.N. Breeding of sunflower hybrids resistant to new broomrape races. *Maslichnye kul'tury. Nauchno-tekhicheskiy byulleten Vserossiyskogo NII maslichnykh kultur = Oilseeds. Scientific and Technical Bulletin of the All-Russian Research Institute of Oilseeds.* 2012;1:9-12. (in Russian)
- Gonsior G., Buschmann H., Szinicz G., Spring O., Sauerborn J. Induced resistance – an innovative approach to manage branched broomrape (*Orobancha ramosa*) in hemp and tobacco. *Weed Sci.* 2004;52:1050-1053.
- Guchetl' S.Z., Chelyustnikova T.A., Araslanov N.M., Antonova T.S. Tagging of the *Or5* gene for resistance to the E race of broomrape *Orobancha cumana* Wallr. in the lines of sunflower bred at the All-Russian Research Institute of Oilseeds. *Maslichnye kul'tury. Nauchno-tekhicheskiy byulleten Vserossiyskogo NII maslichnykh kultur = Oilseeds. Scientific and Technical Bulletin of the All-Russian Research Institute of Oilseeds.* 2012;2:157-163. (in Russian)
- Hallmann J. Plant Interactions with Endophytic Bacteria. In: M.J. Jeger, N.J. Spence (Eds.). *Biotic Interactions in Plant-Pathogen Associations.* N. Y.: CABI Publ., 2001; 87-119.
- Hemissi I., Mabrouk Y., Abdi N., Bouraoui M., Saidi M., Sifi B. Growth promotion and protection against *Orobancha foetida* of chickpea (*Cicer arietinum*) by two *Rhizobium* strains under greenhouse conditions. *Afr. J. Biotechnol.* 2013;12:1371-1377.
- Kaya Y., Evci Y., Pekcan V., Gucer T. Determining new broomrape infested areas, resistant lines and hybrids in Trakya region of Turkey. *Helia.* 2004;27:211-218.
- Khatnyansky V.I. The inheritance of sunflower resistance to infestation with a new complex of broomrape races. *Byulleten nauchno-tekhicheskoy informatsii VNIIMK = Scientific and Technical Bulletin of the All-Russian Research Institute of Oilseeds.* 1982;2:3-5. (in Russian)
- Kirichenko A. Offer: biological methods for controlling plant viruses. *Bioprotection and Biopreparations are a Fair Promise.* 2017;42-46. (in Ukrainian)
- Koch L. Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Kulturpflanzen. Heidelberg, 1887.
- Kusumoto D., Goldwasser Y., Xie X., Yoneyama K., Takeuchi Y. Resistance of red clover (*Trifolium pratense*) to the root parasitic plant *Orobancha minor* is activated by salicylate but not by jasmonate. *Ann. Bot.* 2007;100:537-544.
- López-Ráez J.A., Charnikhova T., Fernandez I., Bouwmeester H., Pozo M.J. Arbuscular mycorrhizal symbiosis decreases strigolactone production in tomato. *J. Plant Physiol.* 2011;168:294-297.
- Louarn J., Carbonne F., Delavault P., Bécard G., Rochange S. Reduced germination of *Orobancha cumana* seeds in the presence of Arbuscular Mycorrhizal fungi or their exudates. *PLoS One.* 2012;7(11):1-10.
- Lugtenberg B., Kamilova F. Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu Rev. Microbiol.* 2009;63:541-556.
- Ma Y., Jia J.N., An Y., Wang Z., Mao J.C. Potential of some hybrid maize lines to induce germination of sunflower broomrape. *Crop Sci.* 2012;53:260-270.
- 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;15:49-56.
- 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;23:45-55.
- Metzger J. The promotion of germination of dormant weed seeds by substituted phthalimides and gibberellic acid. *Weed Sci.* 1983;31:285-289.
- Mwakaboko A.S., Zwanenburg B. Strigolactone analogs derived from ketones using a working model for germination stimulants as a blueprint. *Plant Cell Physiol.* 2011;52:699-715.
- Nichiporovich A.A. On the physiology of the Don broomrape. *Izvestiya po opytному delu Dona i Severnogo Kavkaza = Izvestiya on the Trial Case of the Don and the North Caucasus.* 1929;15:237-247. (in Russian)
- Pieterse C.M.J., Zamioudis C., Berendsen R.L., Weller D.M., Van Wees S.C.M., Bakker P. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Ann. Rev. Phytopathol.* 2014;52:347-375.
- Plachek E.M. Sunflower immunity to broomrape infestation. *Izvestiya Saratovskoy oblasti sel'skhozaystvennoy opytnoy stantsii =*

- Proceedings of the Saratov Regional Agricultural Academy. Experimental Station. 1921;3:65-82. (in Russian)
- Pushkareva K.V. Characterization of seeds of different biological forms of broomrape. Byulleten' Severno-Kavkazskoy kraevoy sel'skohozyaystvennoy opytnoy stantsii = Bulletin of the North Caucasus Agricultural Experiment Station. 1930;306:12-16. (in Russian)
- Pustovoi V.S. Izbrannye trudy: Seleksiya. Semenovodstvo i nekotorye voprosy agrotekhniki podsolnechnika. [Selected Works: Breeding. Seed industry and some issues of sunflower farming]. Moscow: Kolos Publ., 1966. (in Russian)
- Pustovoi V.S., Pustovoi G.V. Breeding of sunflower for resistance to broomrape. Zashchita rasteniy ot vreditel'nykh i bolezney = Protection of Plants from Pests and Diseases. 1963;4:15-17. (in Russian)
- Ranf S., Eschen-Lippold L., Pecher P., Lee J., Scheel D. Interplay between calcium signalling and early signalling elements during defence responses to microbe- or damage-associated molecular patterns. Plant J. 2011;68(1):100-113.
- Reinhardt D. Programming good relations: development of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. Curr. Opin. Plant Biol. 2007;10:98-105.
- Reshetnyak N.V., Kosogova T.M., Hansiy Yu.A., Legkhoduh A.A., Fursov V.N., Malykhin I.I. *Orobanche cumana* Wallr. in sunflower plantings and its control. Naukoviy visnik Lugans'kogo natsionalnogo agrarnogo universitetu = Scientific Herald of the Lugansk National Agrarian University. 2012;36:107-110. (in Ukrainian)
- Richter A.A. On the physiology of broomrape infesting sunflower. Uchenye Zapiski Saratovskogo gos. un-ta. [Scientific Notes of the Saratov State University]. 1924;2:33-42. (in Russian)
- Sands D.C., Pilgeram A.L. Methods for selecting hypervirulent biocontrol agents of weeds: why and how? Pest Manag. Sci. 2009;65: 581-587.
- Shindrova P. Broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in Bulgaria distribution and race composition. Helia. 2006;29:111-120.
- Shreiner Ya.F. Podsolnechnaya zarazikha (*Orobanche cumana* Wallr.) i sposoby bor'by s neyu [Sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) and methods to control it]. St. Petersburg, 1904. (in Russian)
- Thorogood C.J., Hi S.J. Compatibility interactions at the cellular level provide the basis for host specificity in the parasitic plant *Orobanche*. New Phytol. 2010;186:571-575.
- Ukrainskiy V.T. Sunflower infestation with broomrape and measures to combat it. Seleksiya i semenovodstvo = Breeding and Seed Industry. 1938;1:36-43. (in Russian)
- 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;126:67-71.
- Vurro M., Boari A., Evidente A., Andolfi A., Zermane N. Natural metabolites for parasitic weed management. Pest Manag. Sci. 2009;65: 566-571.
- Waters M.T., Scaffidi A., Moulin S.L., Sun Y.K., Flematti G.R., Smith S.M. A *Selaginella moellendorffii* ortholog of KARRIKIN INSENSITIVE2 functions in *Arabidopsis* development but cannot mediate responses to karrikins or strigolactones. Plant Cell. 2015; 27:1925-1944.
- Yoneyama K., Xie X., Kisugi T., Nomura T., Sekimoto H., Yokota T., Yoneyama K. Characterization of strigolactones exuded by Asteraceae plants. Plant Growth Regul. 2011;65:495-504.
- Zadorozhna O.A. Molecular marker-assisted identification of the *Or5* gene for broomrape resistance in sunflower. Agrarniy visnik Prichornomor'ya = Agrarian Bulletin of the Black Sea Region. 2012;61:23-27. (in Ukrainian)