УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2
DOI https://doi.org/10.32782/2310-0478-2024-2-44-49

С. Г. Хаблак
доктор біологічних наук,
доцент,
Інститут харчової біотехнології та геноміки
Національної академії наук України
(м. Київ, Україна)
E-mail: sergeyhab211981@gmail.com

В. М. Спичак
аспірант,
Інститут харчової біотехнології та геноміки
Національної академії наук України
(м. Київ, Україна)
E-mail: 0672319956@ukr.net

ЗАРАЖЕННЯ ВОВЧКОМ (*OROBANCHE CUMANA* WALLR.) РІЗНИХ ГІБРИДІВ СОНЯШНИКУ З НЕОДНАКОВОЮ СТІЙКІСТЮ ДО ПАРАЗИТУ

Проведено вивчення процесу зараження Orobanche cumana різних гібридів соняшнику з неоднаковою стійкістю до паразиту для оцінки клітинних механізмів резистентності. При зараженні вовчком реакція резистентності гібридів соняшнику не відбувалася на ранніх стадіях життєвого циклу паразита: перед прикріпленням, після проростання та прикріплення до коренів (до утворення гаусторія) і після формування гаусторія. Отримані результати свідчать про те, що усі гібриди соняшнику уражувалися патогеном. Проте ступінь зараження вовчком соняшнику була різною і залежала від неоднакової резистентності гібридів. Гібридів соняшнику, що мали повний імунітет до Orobanche cumana, не було виявлено. Усі досліджувані гібриди соняшнику мали різну постгаусторіальну стійкість до паразиту, коли частина гаусторіїв вовчка гинула після виникнення гіперчутливої реакції, а частина їх встановлювала ефективні судинні зв'язки з господарем і далі розвивалася у бруньки, які перетворювалися пізніше у квітконосні стебла, що виносили суцвіття на поверхню ґрунту. Вивчення процесу зараження вовчком різних гібридів соняшнику з неоднаковою стійкістю до паразиту на ранніх етапах інфікування свідчить про можливість використання даного підходу у селекції соняшнику для вивчення резистентності рослин до патогена і спостерігання ранніх стадій взаємодії між паразитичною рослиною та її господарем від індукції проростання насіння до стадії горбика та оцінювання гібридів і селекційного матеріалу. Процес інфікування клітин і виникнення зворотних імунних відповідей у рослин при заражені патогенами має схожі риси і однотипний перебіг захисних реакцій. Етапи зараження вовчком соняшника відбуваються у часі дуже точно і скориговано. Як правило, проникнення вовчка при прегаусторіальний резистентності зупиняється в корі кореня соняшника на 7–10 день і пов'язано з потемнінням проростків паразита і їх поступовим відмиранням. При постгаусторіальний стійкості рух патогена гальмується в ендодермі або після досягнення центрального циліндра на 15–20 день та викликає некроз горбиків, що не дає встановити ефективні судинні зв'язки з господарем.
Ключові слова: *Orobanche cumana, раса, соняшник, паразит, гібрид, коренева система, зараження, соняшник, клітина, клітинна стінка, резистентність.*

S. H. Khablak
Doctor of Biological Sciences,
Associate Professor,
Institute of Food Biotechnology and Genomics, National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv, Ukraine)
E-mail: sergeyhab211981@gmail.com
V. M. Spychak
Postgraduate student,
Institute of Food Biotechnology and Genomics, National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv, Ukraine)
E-mail: 0672319956@ukr.net

INFECTION OF DIFFERENT SUNFLOWER HYBRIDS WITH DIFFERENT RESISTANCE TO THE PARASITE BY BROOMRAPE (OROBANCHE CUMANA WALLR.)

The process of infection of different sunflower hybrids with different resistance to the parasite by Orobanche cumana was studied to evaluate the cellular mechanisms of resistance. When infected with broomrape, the resistance reaction of sunflower

hybrids did not occur at the early stages of the parasite life cycle: before attachment, after germination and attachment to roots (before the formation of haustoria) and after the formation of haustoria. The results obtained indicate that all sunflower hybrids were affected by the pathogen. However, the degree of infection with sunflower broomrape was different and depended on the unequal resistance of the hybrids. There were no sunflower hybrids with complete immunity to Orobanche cumana. All sunflower hybrids under study had different post-gaustorial resistance to the parasite, when some of the broomrape haustoria died after a hypersensitive reaction, and some of them established effective vascular connections with the host and further developed into buds, which later turned into flower-bearing stems that brought inflorescences to the soil surface. The study of broomrape infection of different sunflower hybrids with different resistance to the parasite in the early stages of infection indicates the possibility of using this approach in sunflower breeding to study plant resistance to the pathogen and observe the early stages of interaction between the parasitic plant and its host from the induction of seed germination to the tubercle stage and evaluate hybrids and breeding material. The process of infection of cells and the emergence of reverse immune responses in plants when infected with pathogens has similar features and a similar course of defense reactions. The stages of sunflower broomrape infection are very precise and adjusted in time. As a rule, the penetration of broomrape with pre-gaustorial resistance stops in the sunflower root cortex for 7–10 days and is associated with darkening of the parasite seedlings and their gradual death. With post-gaustorial resistance, the pathogen's movement is inhibited in the endodermis or after reaching the central cylinder on day 15–20 and causes necrosis of the tubercles, which prevents the establishment of effective vascular connections with the host.

Key words: *Orobanche cumana, race, sunflower, parasite, hybrid, root system, infection, sunflower, cell, cell wall, resistance.*

Постановка проблеми. Останніми роками в Україні спостерігається ураження вовчком гібридів соняшнику, що мають стійкість до рас E, F і G. З північного Степу України ураження вовчком активно переміщується до центральних, північних і західних регіонів країни. Це обумовлено появою на цих територіях нових осередків і рас паразиту. Нині проблема шкідливості вовчка має світове значення [1].

Згідно з поточною статистикою досліджень найкращим способом зменшити шкоду від вовчка є створення стійких гібридів соняшнику. Для цього необхідно проводити молекулярні і клітинні дослідження взаємодії між соняшником і патогеном для встановлення клітинних механізмів стійкості культури до паразита.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Щоб зрозуміти основу механізмів резистентності соняшнику до вовчка, потрібно з'ясувати структуру системи вродженого імунітету рослин. Рослини розвинули складну систему захисту від різноманітних шкідників і патогенів. Коли патогени долають механічні бар'єри для інфекції, рослинні рецептори ініціюють сигнальні шляхи, керуючи експресією генів захисної реакції. Імунна система рослин покладається на свою здатність розпізнавати ворожі молекули, здійснювати передачу сигналів і зворотньо реагувати за допомогою шляхів, що включають багато генів та їх продуктів. Патогени активно намагаються уникнути багатокомпонентну імунну систему рослин [3].

Дослідження молекулярних основ резистентності рослин до патогенів дозволяє виявити набір клітинних рецепторів, які здійснюють пряме виявлення патогенних молекул. Рецептори розпізнавання патернів (PRR) у клітинній мембрані виявляють пов'язані з патогенами молекулярні патерни (PAMP), а асоційовані зі стінкою кінази (WAK) визначають молекулярні патерни, пов'язані з пошкодженням (DAMP), які є результатом пошкодження клітин під час інфекції [12].

Рецепторні R білки з нуклеотидзв'язуючими доменами та багатими на лейцин повторами (NLRs) виявляють ефектори, які патогени використовують для полегшення інфекції. PRR, WAK і NLR ініціюють один із багатьох сигнальних каскадів PTI імунітету, які ще не повністю з'ясовані. Мітоген-активовані протеїнкінази (MAPK), G-білки, убіквітин, кальцій, гормони, фактори транскрипції (TF) і епігенетичні модифікації регулюють експресію генів, пов'язаних з патогенезом (PR) [10]. Це призводить до різних реакцій, які запобігають подальшому зараженню: виробництво активних форм кисню (ROS), модифікації клітинної стінки, закриття продихів або виробництво різних білків і сполук проти патогенів (наприклад, хітиназ, протеази, інгібітори, дефензини та фітоалексини), реакції гіперчутливості (HR) [3].

Щоб подолати бар'єр клітинної стінки рослин, патогени виробляють ферменти CWDE для розкладання полісахаридів клітинної стінки рослин, що призводить до вивільнення олігосахаридів клітинної стінки, таких як целодекстрини та целобіоза з целюлози, олігогалактуронових кислот із пектину, олігосахаридів ксилоглюкану, 33-α-L-арабінофуранозил-ксилотетраози (XA3XX) з арабіноінксілану та D-целобіозил-(1,3)-β-D-глюкози (MLG43) зі змішаних глюканів [13].

Олігосахариди, отримані з клітинної стінки, функціонують як еліситори, які розпізнаються рецептором розпізнавання образів (PRR), включаючи WAK, CERK1 і CEBiP, щоб викликати PTI імунну відповідь. Целодекстрини, отримані з целюлози, індукують підвищення вільного цитозольного кальцію, генерацію ROS і активацію генів PR. Олігогалактуронові кислоти, отримані з пектину, сприймаються WAK1 для активації каскаду MAPK, який, у свою чергу, підвищує вільний цитозольний кальцій і сприяє утворенню ROS (Yang et al., 2021).

У рослин трисахарид 3 1 -β-D-целобіозилглюкоза (MLG43) і тетрасахарид 31-β-D-целлотріозилглюкоза (MLG443) сприймаються комплексом OsCERK1-OsCEBiP, що призводить до вибуху АФК, активації MAPK та експресії імуночутливих генів. Ксилоглюканові олігосахариди здатні активувати MAPK-каскад, відкладення калози, експресію генів PR і посилювати біосинтез гормонів. XA3XX з арабіноінксилану здатний ініціювати приплив Ca 2+, вибух АФК, фосфорилювання MAPK і експресію пов'язаних з PTI генів [14].

Розпізнавання рослини-паразита хазяїном має ключове значення для стійкості.

Патогенно-асоційовані молекулярні мотиви (PAMP) патогена розпізнаються толл-подібними рецепторами (TLR) та іншими рецепторами розпізнавання образів (PRR) як у рослин, так і у тварин. Це дозволяє вродженій імунній системі PTI розпізнавати патогени, і таким чином захищати господаря від інфекції [11].

Кілька специфічних поверхневих рецепторних білків були ідентифіковані у стійких господарів. Одним із таких є рецептор CUSCUTA 1 (CuRe1) у Solanum lycopersicum, який, як виявилося, є важливим фактором, хоча й не єдиним, відповідальним за резистентність господаря до Cuscuta. Не маючи домену внутрішньоклітинної кінази, CuRe1 асоціюється принаймні з двома адапторними кіназами SOBIR1 для сприяння передачі сигналу [2].

У соняшнику також був ідентифікований передбачуваний специфічний цитозольний рецептор для O. cumana HaOr7, який також був охарактеризований як багата лейцином повторна рецепторoподібна кіназа. Ген HaOr7 кодує збагачену лейцином повторну (LRR) рецепторoподібну кіназу. Повний білок HAOR7 присутній у стійких лініях соняшнику та запобігає з'єднанню O. cumana з судинною системою коренів соняшнику, тоді як сприйнятливі лінії кодують усічений білок, у якому відсутні трансмембранний і кіназний домени [4]. Ген OrDeb2 надає Orobanche cumana стійкість після прикріплення гаусторія та знаходиться в геномному інтервалі 1,38 Мбіт, що містить кластер генів рецепторoподібних кіназ [5].

Перші гени стійкості соняшнику до вовчка були названі від Or1 до Or5 за стійкість до рас A-E відповідно. Однак, у наслідок селективного тиску моногенетичну резистентність було подолато новими більш вірулентними расами паразита, названими F, G і H. На сьогодня основні гени стійкості до вовчка розташовані на трьох хромосомах соняшнику: Chr 3 (Or5), Chr 7 (HaOr7) і Chr 4 (Or Deb2, Or SII, Or Anom1). Ген Or5 надає стійкість до раси E, ген HaOr7 визначає резистентність до раси F, а гени Or SII, Or Deb2, Or Anom1 обумовлюють постгаусторіальну стійкість до раси G [6].

Ген Or SII, що забезпечує постгаусторіальну стійкість до рас F і G, розташований у тісно пов'язаній позиції з геном Or Deb2 у хромосомі Chr 4. Область Chr 4 гена Or Anom1 містить локус стійкості до вовчка з різними дуже близькими генами або генними алелями, що походять від різних диких родичів, включаючи H. anomalus і H. debilis. Геномне розташування Or Anom1 та Or Deb2 у цьому локусі відповідає кластеру тісно пов'язаних генів резистентності, чи це один ген із декількома алелями. Інтрогресовані гени стійкості від різних диких родичів сільськогосподарських культур, що скупчуються в одній геномній області, також були описані в соняшнику для генів Pl, що забезпечують стійкість до пероноспорозу, спричиненого ооміцетними грибами [5].

Метою статті є вивчення процесу зараження вовчком різних гібридів соняшнику з неоднаковою стійкістю до паразиту для оцінки клітинних механізмів резистентності.

Методика дослідження. Об'єктом для досліджень у вегетаційних дослідах було насіння вовчка. Зразки насіння паразита були зібрані на окремих, найбільш заражених полях соняшнику в Лісостепу і Поліссі. Для дослідження процесу зараження і механізмів резистентності до вовчка використовували гібриди соняшнику селекції компанії Піонер: P63LL06, P64LC108 (XF 6003), P64LL125 (XF 13406), P63LE113 (XF 9026), P64HH106 (XF 13707), PR 64F66, P64LE25 (SX 9004), P64LE99 (XF 9002).

Оцінку на стійкість гібридів соняшнику до вовчка проводили у грунтовій культурі за модифікованою методикою та рулонним методом пророщування насіння [7]. Рулонний метод пророщування насіння вовчка полягав у можливості спільного пророщування проростків соняшнику з насінням вовчка в рулонах фільтрувального паперу.

Визначення фенологічних стадій *Orobanche cumana,* на яких відбувається зараження або виникає резистентність гібридів соняшнику до патогена, проводили, використовуючи метод ризотрона (прозорі ящики з оргскла), який дає змогу протягом кількох тижнів стежити за вовчком на коренях соняшнику та спостерігати ранні стадії, такі як сумісні/несумісні прикріплення, розвиток горбиків і некроз горбиків [8].

Проростки соняшнику, заражені *O. cumana*, вирощували в ризотронах, що складалися з прозорих ящиків з оргскла, що містили шар мінеральної вати та паперу, злитого поживним розчином. На відміну від вирощування в полі, використання ризотронів для культивування соняшнику, зараженого *O. cumana*, дозволяє спостерігати ранні стадії взаємодії між паразитичною рослиною та її господарем від індукції проростання насіння патогена до стадії горбика. Стійкість у зразків соняшнику можна охарактеризувати на етапу до прикріплення до хазяїна, на стадії прикріплення до утворення гаусторія (сумісні/несумісні) та на стадії горбиків після формування гаусторія (кількісне визначення кількості горбків і некроз горбків). Поява горбиків визначалося як період після утворення гаусторія і встановлення судинних зв'язків. Кількість горбиків на коренях соняшнику дозволяє на ранній стадії в постгаусторіальний період відрізнити сприйнятливі та стійкі генотипи соняшнику.

Спостереження за проникненням паразита до прикріплення до хазяїна та в прегаусторіальний період проводили від 4 до 10 днів після зараження. Вовчок рідко проникає в корінь господаря до 6 днів, тоді як більшість гаусторіїв досягають внутрішніх тканин кореня (внутрішня кора до судин) через 8 днів. Перші прикріплення та перші горбики були видимі через 8 днів та 15–20 днів після зараження відповідно. Розвиток бруньок з горбиків можна було спостерігати після одного місяця культивування. Варіабельність кількості горбиків спостерігалася через три тижні культивування в резотроні.

Коріння соняшнику досліджували в постгаусторіальний період на 14, 21, 28, і 35 день після зараження під стереоскопічним мікроскопом «МБС-10» для визначення загальної кількості та стадії розвитку прикріплень до коренів соняшнику та кількості некротичних прикріплень. Етапи визначення фенологічних стадій Orobanche cumana на яких відбувається зараження або виникає резистентність гібридів соняшнику базувалися на наступній класифікації із невеличкими змінами [9]. Використовувалися такі стадії розвитку: Т00: відсутність проростання насіння вовчка, Т0: відсутність прикріплення; Т1: прикріплення сформовано, але фактичний горбик ще не видно; Т2: горбик діаметром менше 1 мм; Т3: горбик діаметром більше 1 мм і без видимих стеблових бруньок; Т4: горбик із уже сформованими стебловими бруньками або ранніми стадіями росту стебла. Т00 – стадія до прикріплення до хазяїна, Т0, Т1 – прегаусторіальний етап, Т2, Т3, Т4 – постгаусторіальний період.

Основні результати дослідження. Стійкість гібридів соняшнику до вовчка може виникати на різних етапах життєвого циклу паразита: до прикріплення до хазяїна, під час проникнення в корінь або після встановлення судинних зв'язків. Визначення фенологічної стадії *Orobanche cumana*, на якій відбувається зараження або виникає резистентність гібридів соняшнику до патогена, має вирішальне значення для розуміння механізмів стійкості до паразиту. Ми перевірили у дослідженні чи можна цей підхід використовувати у селекції соняшнику для вивчення резистентності рослин до вовчка і спостерігати ранні стадії взаємодії між паразитичною рослиною та її господарем від індукції проростання насіння патогена до стадії горбика та оцінювати гібриди і селекційний матеріал.

Вивчення процесу зараження вовчком гібридів соняшнику з неоднаковою стійкістю до паразиту показали, що усі гібриди уражувалися паразитом. Гібридів соняшнику, що мали повний імунітет до *Orobanche cumana*, не було виявлено. Проте ступінь зараження вовчком соняшнику була різною і залежала від неоднакової резистентності гібридів (табл. 1).

Механізми стійкості можуть діяти на різних етапах розвитку соняшника та зупиняють патогена в корі кореня, в ентодермі або після досягнення центрального циліндра. Як правило, проникнення вовчка при прегаусторіальний резистентності зупиняється в корі кореня соняшника на 7–10 день і пов'язано з потемнінням проростків паразита і їх поступовим відмиранням. При постгаусторіальний стійкості рух патогена гальмується в ендодермі або після досягнення центрального циліндра на 15–20 день та викликає некроз горбиків, що не дає встановити ефективні судинні зв'язки з господарем.

У гібридів соняшнику в прегаусторіальний і постгаусторіальний періоди можуть виникати різні механізми стійкості від паразита вовчка: розвиток фізичних бар'єрів, таких як лігніфікація, суберізація, поперечне зшивання білків і накопичення калози, які перешкоджають проникненню паразитичних інвазійних структур, а також виробництво захисних білків і хімічних сполук, таких як фенольні речовини, що є токсичними для патогена. У гібридів реакція резистентності соняшнику не почалася на ранніх стадіях життєвого циклу вовчка: на етапу до прикріплення до хазяїна, на стадії прикріплення до утворення гаусторія та на стадії горбиків після формування гаусторія.

Усі досліджувані гібриди соняшнику мали різну постгаусторіальну стійкість до паразиту, коли частина гаусторіїв вовчка гинуло після виникнення гіперчутливої реакції, а частина їх встановлювало ефективні судинні зв'язки з господарем і далі розвивалися у потовщення, що виникало на корені рослини-господаря, яке вкривалося горбиками, котрі надавали йому вигляду зірочки. Згодом на протилежному кінці

Таблиця 1

Ступінь ураження гібридів соняшнику вовчком

Гібрид	Селекція	Стійкість до вовчка	Кількість протестованих рослин, шт	Уражених, рослин, %	Ступінь ураження вовчком	Кількість бульбочок вовчка на 1 уражену рослину (середнє значення)
P63LL06	Pioneer	A-E	20	100	сильне	12±0,8
P64LC108 (XF 6003)	Pioneer	A-G	18	70	слабке	3±0,3
P64LL125 (XF 13406)	Pioneer	A-E + система 2	20	91	середнє	5±0,4
P63LE113 (XF 9026)	Pioneer	A-E + система 2	15	92	середнє	6±0,5
P64HH106 (XF 13707)	Pioneer	A-G	20	78	слабке	2,0±0,4
PR 64F66	Pioneer	A-G	17	82	слабке	2,7±0,3
P64LE25 (SX 9004)	Pioneer	A-E + система 2	20	94	середнє	4±0,6
P64LE99 (XF 9002)	Pioneer	A-E + система 2	20	90	середнє	6±0,4
$НІР_{05}$						1,1

зірочки утворювалася брунька, що була вкрита численними лусочками, які перетворювалися пізніше на видозмінені листки. Надалі брунька розвивалася у квітконосне стебло, що виносить суцвіття на поверхню ґрунту. Перші прикріплення на коренях вовчка відбувалися на 7–10 день, а некроз горбиків спостерігався з 15–20 дня. Спочатку уражувалися тканини горбика на межі з корінням хазяїна, потім некроз поширювався на всі тканини паразита. Розвиток бруньок з горбиків можна було спостерігати після одного місяця культивування.

Висновки. Вивчення процесу зараження вовчком різних гібридів соняшнику з неоднаковою стійкістю до паразиту на ранніх етапах зараження свідчить про можливість використання даного підходу у селекції соняшнику для дослідження резистентності рослин до патогена і спостерігання ранніх стадій взаємодії між паразитичною рослиною та її господарем від індукції проростання насіння до стадії горбика та оцінювання гібридів і селекційного матеріалу.

Механізми постгаусторіальної резистентності соняшнику від вовчка притаманні гібридам, резистентним до 5 (E), 6 (F) і 7 (G) рас паразита. Для них характерно, як правило, проходження гіперчутливої реакції і некроз клітин-господаря у місці інфікування, що перешкоджає успішному проникненню та живленню паразита. Гібриди компанії Сингента, що стійкі до 6 раси (F) вовчка, мають зазвичай ген *HaOr 7.* Цей ген кодує рецептороподібну кіназу, що є цитозольним сигнальним R білком, який викликає зазвичай реакцію гіперчутливості (HR). Джерела стійкості соняшнику до рас паразита E, F і G ґрунтуються на вертикальних механізмах резистентності генів *Or5-7*, які контролюються одними домінантними генами, що кодують цитоплазматичні рецепторні R-білки, котрі приймають участь у виявленні різних патогенів, включаючи вовчок, бактерії, віруси, гриби, нематоди, комах. Це призвело до швидкого руйнування опору і згодом до постійної потреби в нових джерелах стійкості.

Література

1. Хаблак С.Г., Абдуллаєва Я.А., Рябовол Л.О., Рябовол Я.С. Сприйнятливість гібридів соняшнику до нових рас вовчка. Фактори експериментальної еволюції організмів. 2018. Т. 23. С. 154-159.

2. Albanova I.A., Zagorchev L.I., Teofanova D.R. et. al. Host Resistance to Parasitic Plants-Current Knowledge and Future Perspectives. Plants. 2023. Vol. 12(7). P. 1447. https://doi.org/10.3390/plants12071447.

3. Andersen E.J., Ali S., Byamukama E., Yen Y., Nepal M.P. Disease Resistance Mechanisms in Plants. Genes (Basel). 2018. Vol. 9(7). P. 339. doi: 10.3390/genes9070339.

4. Duriez P., Vautrin S., Auriac M.C., Bazerque J., Boniface M.C., Callot C., Carrère S., Cauet S., Chabaud M., Gentou F., Lopez-Sendon M., Paris C., Pegot-Espagnet P., Rousseaux J.C., Pérez-Vich B., Velasco L., Bergès H., Piquemal J., Muños S. A receptor-like kinase enhances sunflower resistance to Orobanche cumana. Nat Plants. 2019. Vol. 5(12). P. 1211-1215. doi: 10.1038/s41477-019-0556-z.

5. Fernández-Aparicio M., del Moral L., Muños S. et al. Genetic and physiological characterization of sunflower resistance provided by the wild-derived OrDeb2 gene against highly virulent races of Orobanche cumana Wallr. Theor Appl Genet. 2022. Vol. 135. P. 501–525. https://doi.org/10.1007/s00122-021-03979-9.

6. Fernández-Melero, B., del Moral, L., Todesco, M. et al. Development and characterization of a new sunflower source of resistance to race G of Orobanche cumana Wallr. derived from Helianthus anomalus. Theor Appl Genet. 2024. Vol. 137. P. 56. https://doi.org/10.1007/s00122-024-04558-4.

7. Kukin V. F. Method of evaluation of sunflower for resistance to infestation. Plant protection from pests and diseases. 1960. Vol. 7. P. 39.

8. Le Ru A., Ibarcq G., Boniface M.C. et al. Image analysis for the automatic phenotyping of Orobanche cumana tubercles on sunflower roots. Plant Methods. 2021. Vol. 17. P. 80. https://doi.org/10.1186/s13007-021-00779-6.

9. Martín-Sanz A., Malek J., Fernández-Martínez J.M., Pérez-Vich B., Velasco L. Increased virulence in sunflower broomrape (Orobanche cumana Wallr.) populations from Southern Spain is associated with greater genetic diversity. Front Plant Sci. 2016. Vol. 7. P. 589. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00589.

10. Maruta N., Burdett H., Lim B.Y.J., Hu X., Desa S., Manik M.K., Kobe B. Structural basis of NLR activation and innate immune signalling in plants. Immunogenetics. 2022. Vol. 74(1). P. 5-26. doi: 10.1007/s00251-021-01242-5.

11. Netea M.G., van der Graaf C., Van der Meer J.W., Kullberg B.J. Toll-like receptors and the host defense against microbial pathogens: bringing specificity to the innate-immune system. J Leukoc Biol. 2004. Vol. 75(5). P. 749-55. doi: 10.1189/jlb.1103543.

12. Sanabria N.M., Huang J.C., Dubery I.A. Self/nonself perception in plants in innate immunity and defense. Self Nonself. 2010. Vol. 1(1). P. 40-54. doi: 10.4161/self.1.1.10442.

13. Wan J., He M., Hou Q. et al. Cell wall associated immunity in plants. Stress Biology. 2021. Vol. 1. P. 3. https://doi.org/10.1007/s44154-021-00003-4.

14. Yang C., Liu R., Pang J., Ren B., Zhou H., Wang G., Wang E., Liu J. Poaceae-specific cell wall-derived oligosaccharides activate plant immunity via OsCERK1 during Magnaporthe oryzae infection in rice. Nat Commun. 2021. Vol. 12(1). P. 2178. doi: 10.1038/s41467-021-22456-x.

References

1. Khablak, S.H., Abdullaieva, Ya.A., Riabovol, L.O., Riabovol, Ya.S. (2018). Spryiniatlyvist hibrydiv soniashnyku do novykh ras vovchka. [Susceptibility of sunflower hybrids to new races of broomrape]. Faktory eksperymentalnoi evoliutsii orhanizmiv, 23, 154-159 [in Ukrainian].

2. Albanova, I.A., Zagorchev, L.I., Teofanova, D.R. et al. (2023). Host Resistance to Parasitic Plants-Current

Knowledge and Future Perspectives. Plants, 12(7), 1447. https://doi.org/10.3390/plants12071447.

3. Andersen, E.J., Ali, S., Byamukama, E., Yen, Y., Nepal, M.P. (2018). Disease Resistance Mechanisms in Plants. Genes (Basel), 9(7), 339. doi: 10.3390/genes9070339.

4. Duriez, P., Vautrin, S., Auriac, M.C., Bazerque, J., Boniface, M.C., Callot, C., Carrère, S., Cauet, S., Chabaud, M., Gentou, F., Lopez-Sendon, M., Paris, C., Pegot-Espagnet, P., Rousseaux, J.C., Pérez-Vich, B., Velasco, L., Bergès, H., Piquemal, J., Muños, S. (2019). A receptor-like kinase enhances sunflower resistance to Orobanche cumana. Nat Plants, 5(12), 1211-1215. doi: 10.1038/s41477-019-0556-z.

5. Fernández-Aparicio, M., del Moral, L., Muños, S. et al. (2022). Genetic and physiological characterization of sunflower resistance provided by the wild-derived OrDeb2 gene against highly virulent races of Orobanche cumana Wallr. Theor Appl Genet, 135, 501–525. https://doi.org/10.1007/s00122-021-03979-9 .

6. Fernández-Melero, B., del Moral, L., Todesco, M. et al. (2024). Development and characterization of a new sunflower source of resistance to race G of Orobanche cumana Wallr. derived from Helianthus anomalus. Theor Appl Genet, 137, 56. https://doi.org/10.1007/s00122-024-04558-4.

7. Kukin, V. F. (1960). Method of evaluation of sunflower for resistance to infestation. Plant protection from pests and diseases, 7, 39.

8. Le Ru, A., Ibarcq, G., Boniface, M.C. et al. (2021). Image analysis for the automatic phenotyping of Orobanche cumana tubercles on sunflower roots. Plant Methods, 17, 80. https://doi.org/10.1186/s13007-021-00779-6.

9. Martín-Sanz, A., Malek, J., Fernández-Martínez, J.M., Pérez-Vich, B., Velasco, L. (2016). Increased virulence in sunflower broomrape (Orobanche cumana Wallr.) populations from Southern Spain is associated with greater genetic diversity. Front Plant Sci, 7, 589. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00589.

10. Maruta, N., Burdett, H., Lim, B.Y.J., Hu, X., Desa, S., Manik, M.K., Kobe, B. (2022). Structural basis of NLR activation and innate immune signalling in plants. Immunogenetics, 74(1), 5-26. doi: 10.1007/s00251-021-01242-5.

11. Netea, M.G., van der Graaf, C., Van der Meer, J.W., Kullberg, B.J. (2004). Toll-like receptors and the host defense against microbial pathogens: bringing specificity to the innate-immune system. J Leukoc Biol, 75(5), 749-55. doi: 10.1189/jlb.1103543.

12. Sanabria, N.M., Huang, J.C., Dubery, I.A. (2010). Self/nonself perception in plants in innate immunity and defense. Self Nonself, 1(1), 40-54. doi: 10.4161/self.1.1.10442.

13. Wan, J., He, M., Hou, Q. et al. (2021). Cell wall associated immunity in plants. Stress Biology, 1, 3. https://doi.org/10.1007/s44154-021-00003-4.

14. Yang, C., Liu, R., Pang, J., Ren, B., Zhou, H., Wang, G., Wang, E., Liu, J. (2021). Poaceae-specific cell wall-derived oligosaccharides activate plant immunity via OsCERK1 during Magnaporthe oryzae infection in rice. Nat Commun, 12(1), 2178. doi: 10.1038/s41467-021-22456-x.