

OROBANCHE CUMANA WALLR. У ПОСІВАХ HELIANTHUS ANNUUS**Хаблак Сергій Григорович**доктор біологічних наук, доцент
Інститут харчової біотехнології та геноміки
Національної академії наук України, м. Київ, Україна
ORCID: 0000-0003-4027-317X
sergeyhab211981@gmail.com**Спичак Валентин Миколайович**аспірант
Інститут харчової біотехнології та геноміки
Національної академії наук України, м. Київ, Україна
ORCID: 0009-0001-3734-5606
0672319956@ukr.net

Дослідження спрямовані на пошук та розробку ефективних технологій захисту соняшнику від агресивного квіткового паразита *Orobanche cumana* Wallr. Із північного Степу України ураження вовчком активно переміщуються до центральних, північних і західних регіонів країни. Метою досліджень було встановлення расового складу популяції вовчка соняшникового в Лісостепу і Поліссі. Об'єктом для досліджень у вегетаційному досліді було насіння вовчка. Зразки насіння паразита були зібрані на окремих, найбільш заражених полях соняшнику в Лісостепу і Поліссі. Для ідентифікації рас вовчка використовували гібриди соняшнику 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 ґрунтовій культурі за модифікованою методикою та рулонним методом пророщування насіння. Вивчено расовий склад вовчка на посівах соняшнику в умовах Лісостепу та Полісся України. Проведено диференціацію вирощуваних гібридів соняшнику за стійкістю до паразита. Гібрид соняшнику P63LL06, толерантний до раси E, сильно уражався вовчком. У середньому налічувалося 12 бульбочок паразита на одну рослину соняшнику. Слабкою мірою вовчком уражувалися гібриди соняшнику P64LC108 (XF 6003), P64HH106 (XF 13707), PR 64F66, резистентні до раси G. У середньому на одну рослину соняшнику припадало 2–3 бульбочки паразита. Середньою мірою вовчком інфікувалися гібриди P64LL125 (XF 13406), P63LE113 (XF 9026), P64LE25 (SX 9004), стійкі до раси E+система 2. У середньому нараховувалося 4–6 бульбочок паразита на одну рослину соняшнику. Гібридів соняшнику, що володіють повним імунітетом до вовчка, не було виявлено. Встановлено, що популяція вовчка, що паразитує на полях соняшнику, має високий ступінь вірулентності, що долає імунітет найкращих гібридів іноземної селекції, стійких до E, F і G рас цього паразита. Поява нових дуже агресивних рас вовчка (E, F, G і H) в умовах Лісостепу та Полісся свідчить про важливу необхідність розв'язання задачі зі створення селекційного матеріалу, стійкого до нових рас цієї рослини-паразита, вивчення клітинних і молекулярних механізмів стійкості соняшнику до патогена. На підставі проведених досліджень сформовані причини, що спричинили сильне поширення вовчка на полях у центральних, північних і західних регіонах країни. Розглянуто деякі деталі виникнення клітинних і молекулярних механізмів стійкості соняшнику до вовчка.

Ключові слова: *Orobanche cumana* Wallr, раса, соняшник, гібрид, коренева система, кореневі виділення.

DOI <https://doi.org/10.32782/agrobio.2023.4.9>

Вступ. Вовчок соняшниковий (*Orobanche cumana* Wallr.) – рослина, що паразитує на корінні соняшника, пригнічуючи розвиток і репродуктивний потенціал рослини, призводить до зменшення розмірів суцвіть (кошиків). Це, в свою чергу, призводить до утворення щуплого насіння з низьким вмістом ненасичених жирів, зменшення урожайності. До того ж, уражені рослини стають більш сприйнятливими до хвороб (Abdalla et al., 2020; Cuccurullo et al., 2022).

Проростання насіння є вузьким місцем у життєвому циклі вовчка. Для його проростання необхідний хімічний стимул. Цей стимул зазвичай походить від коренів господаря. Насіння вовчка проростає, як правило, за наявності корневих виділень соняшнику (Albanova et al., 2023; Cvejić et al., 2020).

Відомо, що життєвий цикл *Orobanche spp.* тісно прив'язаний до господаря. У природі насіння вовчка після

періоду кондиціонування сприймає перший хімічний сигнал від такого стимулятора проростання як стріголактони, що виділяються корінням господаря і деяких інших рослин. Після сприйняття хімічного сигналу в безпосередній близькості від коренів паразит утворює гаусторій, який прикріплюється до кори кореня і вростає в нього, встановлюючи зв'язок із судинною системою господаря. Після цього паразит залишається підземним і протягом певного часу повністю залежить від свого господаря. Саме в ці періоди онтогенезу паразит найбільш вразливий. Надалі паразит формує надземне стебло і генеративні органи, які можна знищити до дозрівання насіння тільки механічним шляхом (Calderón-González et al., 2023; Duca et al., 2020).

Паразитарна стратегія паразита зазвичай успішна завдяки координації ранніх стадій розвитку з хімічними

сигналами від господаря. Насіння вовчка відчуває рослину-господаря за допомогою розпізнавання вторинних метаболітів, що вивільняються її корінням, яке активує програму розвитку, що включає проростання, ріст корінця в напрямку кореня господаря, розвиток органа прикріплення і створення сполучної тканини, що з'єднує судинні тканини господаря і паразита (Bercovich et al., 2022; Duriez et al., 2019).

Проникнення апікальних клітин проростка вовчка в судини є пусковим моментом для їхнього ділення та формування багатоклітинного гаусторіального органа всередині корової паренхіми, утворення в ньому власної провідникової системи та розвитку так званої бульбочки зовні кореня. Апеки проростка паразита проникають безпосередньо в клітини корової паренхіми і досягають ксилеми та флоєми за рахунок здатності гаусторіальних клітин вовчка виділяти в зовнішнє середовище екстрацелюлярних ферментів, які сприяють лізису клітинних стінок кореня соняшнику (Chander et al., 2022; Fernández-Aparicio et al., 2022).

На сьогодні в світі відомо 9 фізіологічних рас (A-I) вовчка, які відрізняються здатністю уражувати різні генотипи соняшнику. На території України, зокрема на південному сході впродовж 1990-2018 рр, за даними науковців, були поширені 5 – 6 рас (A-F) (Khablak et al., 2018). Проте, і з кожним роком ураження активно переміщується до центральних регіонів країни (Полтавська, Черкаська, Вінницька, Хмельницька, Житомирська області) на ті гібриди, які раніше були стійкими й не уражувалися. Відповідно на даний час значна територія України є не дослідженою.

Метою наших досліджень було встановлення расового складу популяції паразита та стійкості до нього гібридів в умовах Лісостепу та Полісся України.

Матеріали і методи досліджень. За програмою досліджень було проведено вегетаційний дослід по визначенню расового складу паразиту та стійкості до нього різних гібридів соняшнику у центральних, північних і західних регіонах країни. Об'єктом для досліджень у вегетаційному досліді було насіння вовчка. Зразки насіння паразита були зібрані на окремих, найбільш заражених полях соняшнику в Лісостепу і Поліссі. Для ідентифікації рас вовчка використовували гібриди соняшнику 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 ґрунтовій культурі за модифікованою методикою та рулонним методом пророщування насіння (Кукін, 1960). Для зараження вовчком рослини соняшнику вирощували у ґрунтовій культурі у посудинах місткістю 10 кг, наповнених сумішшю ґрунту і піску у співвідношенні 3:1. Насінням вовчка інфікували ґрунтову суміш з розрахунку 100 мг насіння паразита на 1 кг ґрунтової суміші. При цьому насіння вовчка розподіляли рівномірно у верхній третині ємності. Насіння гібридів соняшнику висівали по 10 шт. у кожную посудину. Рослини культивували при 18–25°C. Освітленість у приміщенні підтримувати на рівні 16 годин на добу у межах 4000–7000 лк. Полив здійсню-

вати при підсиханні верхнього шару ґрунту. Через 30 діб після висіву насіння визначали ступінь ураження рослин соняшнику вовчком. Для цього рослини соняшнику викопували з посудин, відмивали їх кореневу систему водою і підраховували кількість бульбочок і проростків вовчка на коренях.

Рулонний метод пророщування насіння вовчка полягав у можливості спільного пророщування проростків соняшнику з насінням вовчка в рулонах фільтрувального паперу. Рулони виготовляли так: аркуш фільтрувального паперу розміром 20 x 30 см складали завширшки вдвічі, щоб вийшов подвійний аркуш 20 x 15 см і зволожували його водопровідною водою. Розкладали дводенні проростки гібрида соняшнику так, щоб сім'ядолі виходили за край листка, і відстань між проростками була 3,0-4,5 см. У кожному рулоні по 15 проростків. На коріння і фільтрувальний папір рівномірно насипали насіння вовчка. Проростки накривали відігнутою половиною аркуша паперу і виготовляли рулон. Рулони поміщали вертикально в скляну посудину з невеликою кількістю води на дні. Посудину з рулонами поміщали в камеру штучного клімату. Подальше спільне культивування проводили в камері штучного клімату "Біотрон-5" протягом 10 діб за 16-годинного фотоперіоду та температурного режиму 30°C. Облік кількості пророслого насіння проводили на п'яту та десяту добу за допомогою стереоскопічного мікроскопа "МБС-10".

Експериментальні дослідження рослин (як культурних, так і дикорослих), включаючи збір рослинного матеріалу, відповідали інституційним, національним або міжнародним керівним принципам. Автори дотримувалися стандартів Конвенції про охорону біологічного різноманіття (1992) та Конвенції про торгівлю видами дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення (1979) (Convention, 1992; Convention, 1979).

Результати досліджень. Стійкість гібридів соняшнику до *Orobanche cumana* Wallr представлена в табл. 1. Отримані результати показали, що рослини гібридів соняшнику по-різному вражались паразитом. Гібрид соняшнику P63LL06, толерантний до раси E, сильно уражався вовчком. У середньому налічувалося 12 бульбочок паразита на одну рослину соняшнику.

Слабкою мірою вовчком уражувалися гібриди соняшнику P64LC108 (XF 6003), P64HH106 (XF 13707), PR 64F66, резистентні до раси G. У середньому на одну рослину соняшнику припадало 2 – 3 бульбочки паразита.

Середньою мірою вовчком інфікувалися гібриди P64LL125 (XF 13406), P63LE113 (XF 9026), P64LE25 (SX 9004), стійкі до раси E+система 2. У середньому нараховувалося 4-6 бульбочок паразита на одну рослину соняшнику. Гібридів соняшнику, що володіють повним імунітетом до вовчка, не було виявлено.

Оскільки гібрид соняшнику P63LL06, стійкий до раси E, сильно уражався, то в посівах соняшнику у великих кількостях паразитує вовчок рас A-F (6 рас). Вирощувати гібриди соняшнику, стійкі до E раси вовчка, не можна. Інакше це призведе до подальшого поширення паразита і зниження врожайності.

У зв'язку з тим, що гібриди соняшнику P64LC108 (XF 6003), P64HH106 (XF 13707), PR 64F66, стійкі до раси G,

Ступінь ураження гібридів соняшнику вовчком

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

Примітки: ураження вовчком 7 і більше бульбочок на 1 уражену рослину (середнє значення) (7-10 балів) – сильне; 4-6 бульбочок (4-6 балів) – середнє; 1-3 бульбочки (1-3 бал) – слабке

також уражаються, але слабо, то в посівах соняшнику тільки почала з'являтися раса Н (8 раса). Дослідження з виявлення останніх більш агресивних (Н і І рас) паразита ускладнюються відсутністю до них ліній-диференціаторів стійкості соняшнику та гібридів, що дозволили б їх ідентифікувати. На жаль, гібридів, стійких до раси Н (8 раса), немає. Найкращі гібриди соняшнику стійкі до G (7 раси). Загалом гібриди соняшнику, що стійкі до G (7 раси), толерантні до паразита і більш-менш нормально контролюють вовчка. Тому рекомендується вирощувати гібриди, які стійкі до 7 і вище рас паразита A-G (A, B, C, D, E, F, G, H). Наприклад, LG 59580, стійкий до вовчка рас A-G (також стійкий до технології DuPont™ ExpressSun™).

На підставі проведених досліджень сформовані причини, що спричинили сильне поширення вовчка на полях у центральних, північних і західних регіонах країни:

1. Збільшення площі під соняшником як однієї з найрентабельніших культур.

2. Малоротаційні сівозміни (2, 3 культури в сівозміні, а той монокультура – соняшник по соняшнику). В умовах короткої ротації в Україні найпоширенішими є такі сівозміни: горох-озима пшениця-соняшник, пшениця-соняшник, озима пшениця-кукурудза-соняшник, соняшник-соняшник, озима пшениця-озимий ріпак – соняшник, соняшник – соняшник – кукурудза (озима пшениця), соя – озима пшениця-соняшник, кукурудза – соняшник.

3. Вирощування слабостійких гібридів соняшнику, які уражуються вовчком.

4. Відсутність спостереження за поширенням і розвитком вовчка на полях за роками.

Обговорення. Дані наших досліджень засвідчують, що популяція вовчка на початку XXI століття, яка паразитує на посівах соняшнику в Лісостепі та Поліссі України, має високий ступінь вірулентності, що долає імунітет найкращих гібридів вітчизняної та іноземної селекції, стійких до E, F та G рас даного паразита. Поява нових дуже агресивних рас вовчка (E, F, G і H) свідчить про важливу необхідність розв'язання завдання зі створення селекційного матеріалу, стійкого до нових рас цієї рослини-паразита та вивчення клітинних і молекулярних механізмів стійкості соняшнику до патогена.

Рослина-паразит – це квіткова рослина, яка морфологічно та фізіологічно прикріплюється до господаря (іншої рослини) за допомогою видозміненого кореня (гаусторія). Лише близько 25 із 270 родів паразитичних рослин мають негативний вплив на сільське та лісове господарство, тому їх можна вважати бур'янами. Серед них найшкідливіші коренепаразитичні бур'яни належать до родів *Orobanche* і *Phelipanche* (зазвичай їх називають вовчком) і *Striga* (усі належать до родини *Orobanchaceae*) (Vurro et al., 2019; Konarska, Chmielewski, 2020).

Паразитичні квіткові рослини представляють собою різноманітну групу покритонасінних, починаючи від екзотичних видів з обмеженим поширенням і закінчуючи видами, що спричиняють значні втрати врожаю сільськогосподарських культур. Основна шкода, яку вони завдають, пов'язана з вилученням води та поживних речовин із організму-господаря, що пригнічує вегетативний ріст, цвітіння та утворення насіння. Представники кореневих паразитів родини *Orobanchaceae* і стовбурових паразитів роду *Cuscuta* є одними з найбільш агресивних і шкідливих бур'янів, які вражають як однодольні, так і дводольні культури в усьому світі. Контроль та знищення їх перешкоджає надзвичайна довговічність насіння та стійкість у ґрунті, а також таксономічне положення, що ускладнює застосування селективних гербіцидів, які не завдають шкоди господарям. Відбір стійких сортів є одним з найбільш перспективних підходів до вирішення цієї проблеми, хоча й досі не широко використовується через обмежені знання молекулярних механізмів резистентності господаря та успадкування (Albanova et al., 2023; Krupp et al., 2019).

Відсутність нових джерел стійкості обмежує нашу здатність контролювати нових, більш небезпечних рас вовчка. Не маючи ефективних засобів контролю паразитів в більшості культур, потрібні інноваційні біотехнологічні рішення. Кілька нових біотехнологічних стратегій з використанням регуляторних молекул РНК, системи CRISPR/Cas9 і вставок Т-ДНК були визнані для інженерної стійкості проти паразитичних бур'янів. За ці роки були зроблені значні прориви в розшифровці геному рослин та їх функцій, включаючи геноми паразитичних бур'янів. Однак основу біотехнологічних стратегій для створення

резистентності господаря до кореневих паразитичних бур'янів необхідно розвивати далі. Інструменти глушіння та редагування генів слід використовувати для націлювання на ключові процеси взаємодії хазяїн-паразит, такі як біосинтез і передача сигналів стриголактону, розвиток гаусторії, а також деградація та проникнення в клітинну стінку хазяїна (Aly et al., 2021).

На разі для створення нових стійких гібридів соняшнику до вовчка актуально вивчення клітинних і молекулярних механізмів стійкості культури до патогена. Загальнодоступність генетичних ресурсів плазми соняшнику для селекціонерів по створенню стійких гібридів соняшнику до вовчка є надзвичайно важливим. Нещодавно створена загальнодоступна та інтерактивна база даних фенотипів соняшнику HelianTHOME (<http://www.helianthome.org>), що отримана з великої колекції як диких, так і культивованих особин культури. База даних збагачена зовнішніми геномними даними та результатами загальногеномних асоціаційних досліджень. Очікується, що HelianHOME буде розширюватися в міру появи нових знань і ресурсів (Bergovich et al., 2022; Le Ru et al., 2021).

Нещодавнє широкомасштабне секвенування ДНК і високопродуктивні методи скринінгу змінили спосіб селекції сільськогосподарських культур. У наш час підходи зворотної генетики також стали важливою метою для дослідників багатьох культур, включаючи соняшник. Нові молекулярні методології, такі як TILLING, включаючи EcoTILLING, що передбачає виявлення природних варіацій, дозволили використовувати індуковані, а також існуючі генетичні варіації для розробки нових сортів (Chander et al., 2022; Louarn et al., 2016).

Недавнє секвенування геному соняшнику остаточно допоможе ідентифікувати можливі гени-кандидати, залучені до стійкості до вовчка, а також їхню функцію. До цього часу лише кілька авторів використовували послідовність геному соняшнику у своїх молекулярних дослідженнях, як у випадку з використанням різних методів при дослідженні взаємодії соняшнику та заразики. Прогрес у методах і потужні статистичні інструменти в аналізі великих даних слід максимально використати для проведення досліджень для виявлення механізмів, що лежать в основі складної взаємодії між соняшником і вовчком, а також для характеристики шляхів резистентності культури. На жаль, досі не було повідомлень про вивчення епігенетичних механізмів стійкості соняшнику. Будучи новою галуззю досліджень, було б дуже корисно вивчити, якою мірою епігенетичні механізми впливають на резистентність соняшнику, враховуючи, що статус метилювання ДНК відіграє вирішальну роль у регулюванні проростання насіння *Phelipanche ramosa* під час періоду кондиціонування, контролюючи залежний від стриголактону експресію PrCYP707A1 (Cvejić et al., 2020; Meena, Sujatha, 2022).

Потужна техніка CRISPR-Cas9 була успішно використана для мутагенезу гена CCD8 (Carotenoid Cleavage Dioxygenase 8), гена біосинтезу стриголактонів, щоб створити лінії томатів, стійкі до *Phelipanche aegyptica*. Інша техніка приглушення генів, індукована вірусом приглушення генів (VIGS) була використана для інду-

кування транс-приглушення генів PaCCD7 і PaCCD8 у *P. aegyptica* для значного зменшення кількості паразитів, прикріплених до коренів *Nicotiana benthamiana*. Нові методи редагування генів можуть бути складними для застосування в селекції соняшнику, в основному через труднощі, які виникають під час регенерації рослин, і низьку кількість отриманих трансгенних регенерантів за один аналіз. Таким чином, перший крок для використання сучасних методів редагування генів вимагав би створення покращеної основи для трансформації, яка могла б бути корисною для розвитку тривалої стійкості до вовчка у соняшнику (Aly et al., 2021; Pouvreau et al., 2021; De Luque et al., 2006).

Вовчок соняшниковий паразитує, головним чином, на соняшнику; з інших рослин вражає томат, тютюн, махорку, сафлор, полин та ін. Вовчок поширений у всіх країнах, де вирощують соняшник. Він перейшов на нього з полину і вже понад 150 років вражає цю культуру. Вченими було встановлено, що соняшник і вовчок перебувають у безперервному процесі спряженої еволюції хазяїн-паразит. Через це стійкість сортів і гібридів з часом долається новими вірулентними расами паразита. У зв'язку з цим селекція соняшнику на стійкість до вовчка має проводитися постійно (Rauf, 2019; Sisou et al., 2021; Vidhyasekaran, 2020; Soares-Silva et al., 2016).

Упродовж XX століття тричі поява нових рас вовчка в районах вирощування соняшнику в Україні ставила цю культуру під загрозу зникнення. Нині в Україні поширюються нові біотики вовчка, які долають імунітет сучасного стійкого сортименту соняшнику. Можливо, зараз настає нова хвиля масового ураження посівів соняшнику цією рослиною-паразитом, що призведе до епіфітотичної обстановки в країні.

Висновки. Поступово відбувається розповсюдження вовчка із Степу у Лісостеп і Полісся. У вегетаційному досліді гібрид соняшнику P63LL06, толерантний до раси E, сильно уражався вовчком, насіння якого було зібране із полів в центральних, північних і західних регіонах країни. У середньому налічувалося 12 бульбочок паразита на одну рослину соняшнику. Слабкою мірою вовчком уражувалися гібриди соняшнику P64LC108 (XF 6003), P64HH106 (XF 13707), PR 64F66, резистентні до раси G. У середньому на одну рослину соняшнику припадало 2 – 3 бульбочки паразита. Середньою мірою вовчком інфікувалися гібриди P64LL125 (XF 13406), P63LE113 (XF 9026), P64LE25 (SX 9004), стійкі до раси E+система 2. У середньому нараховувалося 4-6 бульбочок паразита на одну рослину соняшнику. Гібридів соняшнику, що володіють повним імунітетом до вовчка, не було виявлено. Популяція вовчка на початку XXI ст., що паразитує на посівах соняшнику в центральних, північних і західних регіонах країни, має високий ступінь вірулентності, що долає імунітет найкращих гібридів іноземної селекції, стійких до E, F і G рас цього паразита. Це свідчить про важливу необхідність вирішення завдання зі створення селекційного матеріалу, стійкого до нових рас цієї рослини-паразита та вивчення клітинних і молекулярних механізмів стійкості соняшнику до патогена. Недавній прогрес у геномних технологіях

відкрив багато нових можливостей у з'ясуванні молекулярних деталей взаємодії рослин-паразитів із рослинами-господарями. Розуміння молекулярного механізму

взаємодії хазяїн-паразит було б дуже корисним у розробці нових ефективних підходів до боротьби з паразитичними рослинами.

Бібліографічні посилання:

1. Abdalla, M.M.F., Saleh, H.A.M.A. & Khater, M.A. (2020). Detection of genetic variations in *Orobanche crenata* using inter simple sequence repeat (ISSR) markers. *Bulletin of the National Research Centre*, 44, 139. doi: 10.1186/s42269-020-00390-0.
2. Albanova, I.A., Zagorchev, L.I., Teofanova, D.R., Odjakova, M.K., Kutueva, L.I., & Ashapkin, V.V. (2023). Host Resistance to Parasitic Plants—Current Knowledge and Future Perspectives. *Plants*, 12(7), 1447. doi: 10.3390/plants12071447.
3. Aly, R., Matzrafi, M. & Bari, V.K. (2021). Using biotechnological approaches to develop crop resistance to root parasitic weeds. *Planta*, 253, 97. doi: 10.1007/s00425-021-03616-1.
4. Bercovich, N., Genze, N., Todesco, M., Gregory, L. O., Légaré, J.-S., Huang, K., Rieseberg, L. H. & Grimm, D. G. (2022). HeliantHOME, a public and centralized database of phenotypic sunflower data. *Scientific Data*, 9, 735. doi: 10.1038/s41597-022-01842-0.
5. Calderón-González, Á., Pérez-Vich, B., Pouilly, N., Boniface, M.-C., Louarn, J., Velasco, L., & Muñoz, S. (2023). Association mapping for broomrape resistance in sunflower. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1056231. doi: 10.3389/fpls.2022.1056231.
6. Chander, S., Mena, H.P., Kumar, A., Kumar, N., Singh, V.K., & Garcia-Oliveira, A.L. (2022). Genetic and molecular technologies for achieving high productivity and improved quality in sunflower. In S.S. Gosal, & S.H. Wani (Eds.), *Accelerated Plant Breeding* 4, 419-449 doi: 10.1007/978-3-030-81107-5_12.
7. Convention on Biological Diversity. (1992). Retrieved from https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/995_030.
8. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. (1979, June). Retrieved from https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/995_129.
9. Cuccurullo, A., Nicolìa, A., & Cardì, T. (2022). Resistance against broomrapes (*Orobanche* and *Phelipanche* spp.) in vegetables: a comprehensive view on classical and innovative breeding efforts. *Euphytica*, 218(6), 82. doi: 10.1007/s10681-022-03035-7.
10. Cvejić, S., Radanović, A., Dedić, B., Jocković, M., Jocić, S., & Miladinović, D. (2020) Genetic and genomic tools in sunflower breeding for broomrape resistance. *Genes*, 11(2), 152.
11. De Luque, A.P., González-Verdejo, C.I., Lozano-Baena, M.-D., Dita, M.A., Cubero, J.I., González-Melendi, P., Risueño, M.C., Rubiales, D. (2006). Protein cross-linking, peroxidase and β -1,3-endoglucanase involved in resistance of pea against *Orobanche crenata*. *J. Exp. Bot.* 57, 1461–1469. DOI: 10.1093/jxb/erj127.
12. Duca, M., Boicu, A., Clapco, S., & Port, A. (2020). Comparative analysis of two *Orobanche cumana* Wallr. accessions with a different virulence. *Acta Physiologiae Plantarum*, 42(11), 170. doi: 10.1007/s11738-020-03152-7.
13. 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., & Muñoz, S. (2019). A receptor-like kinase enhances sunflower resistance to *Orobanche cumana*. *Nature Plants*, 5, 1211-1215. doi: 10.1038/s41477-019-0556-z.
14. Fernández-Aparicio, M., del Moral, L., Muñoz, S., Velasco, L., & Perez-Vich, B. (2022). Genetic and physiological characterization of sunflower resistance provided by the wild-derived OrDeb2 gene against highly virulent races of *Orobanche cumana* Wallr. *Theoretical and Applied Genetics*, 135(2), 501-525. doi: 10.1007/s00122-021-03979-9.
15. Fujimoto, S.Y., Ohta, M., Usui, A., Shinshi, H., Ohme-Takagi, M. (2000). Arabidopsis ethylene-responsive element binding factors act as transcriptional activators or repressors of GCC box-mediated gene expression. *Plant Cell*, 12, 393–404. doi:10.1105/tpc.12.3.393.
16. Khablak, S.G., Abdullaeva, Y.A., & Ryabovol, L.O. (2018). Sensitivity of sunflower hybrids to new races of Broomrape. *Factors of Experimental Evolution of Organisms*, 23, 55-57.
17. Konarska, A., & Chmielewski, P. (2020). Taxonomic traits in the microstructure of flowers of parasitic *Orobanche picridis* with particular emphasis on secretory structures. *Protoplasma*, 257, 299-317. doi: 10.1007/s00709-019-01438-3.
18. Krupp, A., Heller, A. & Spring, O. (2019). Development of phloem connection between the parasitic plant *Orobanche cumana* and its host sunflower. *Protoplasma*, 256, 1385-1397. doi: 10.1007/s00709-019-01393-z.
19. Kukin V. F. (1960). Method of evaluation of sunflower for resistance to infestation. *Plant protection from pests and diseases*, № 7, C. 39.
20. Le Ru, A., Ibarcq, G., Boniface, M.C., Baussart, A., Muñoz, S. & Chabaud, M. (2021). Image analysis for the automatic phenotyping of *Orobanche cumana* tubercles on sunflower roots. *Plant Methods*, 17, 80. doi: 10.1186/s13007-021-00779-6.
21. Liu, S., Wang, P., Liu, Y., Wang, P. (2020). Identification of candidate gene for resistance to broomrape (*Orobanche cumana*) in sunflower by BSA-seq. *Oil Crop Sci*, 5. doi:10.1016/j.ocsci.2020.05.003.
22. Louarn, J., Boniface, M.-C., Pouilly, N., Velasco, L., Pérez-Vich, B., Vincourt, P., & Muñoz, S. (2016). Sunflower Resistance to Broomrape (*Orobanche cumana*) Is Controlled by Specific QTLs for Different Parasitism Stages. *Frontiers in Plant Science*, 7, 590. doi: 10.3389/fpls.2016.00590.
23. Meena, H.P., & Sujatha, M. (2022). Sunflower Breeding. In: D.K. Yadava, H.K. Dikshit, G.P. Mishra, & S. Tripathi, (Eds.), *Fundamentals of Field Crop Breeding*, 971-1008, Springer, Singapore. doi: 10.1007/978-981-16-9257-4_19.
24. Pouvreau, J.B., Poulin, L., Huet, S., & Delavault, P. (2021). Strigolactone-Like Bioactivity via Parasitic Plant Germination Bioassay. *Methods in molecular biology*, 2309, 59-73. doi: 10.1007/978-1-0716-1429-7_6.

25. Rauf, S. (2019). Breeding Strategies for Sunflower (*Helianthus annuus* L.) Genetic Improvement. In J. Al-Khayri, S. Jain, & D. Johnson (Eds.), *Advances in plant breeding strategies: industrial and food crops*, 637-673. Springer, Cham. doi: 10.1007/978-3-030-23265-8_16.
26. Shi, B., & Zhao, J. (2020). Recent progress on sunflower broomrape research in China. *Oilseeds and fats, Crops and Lipids*, 27(2), 30. doi: 10.1051/ocl/2020023.
27. Sisou, D., Tadmor, Y., Plakhine, D., Ziadna, H., Hübner, S., & Eizenberg, H. (2021). Biological and transcriptomic characterization of pre-haustorial resistance to sunflower broomrape (*Orobanche cumana* W.) in sunflowers (*Helianthus annuus*). *Plants*, 10(9), 1810. doi: 10.3390/plants10091810.
28. Soares-Silva, M., Diniz, FF., Gomes, G.N., Bahia, D. (2016). The Mitogen-Activated Protein Kinase (MAPK) Pathway: Role in Immune Evasion by Trypanosomatids. *Front. Microbiol.* 7:183. doi: 10.3389/fmicb.2016.00183.
29. Vidhyasekaran, P. (2020). Manipulation of reactive oxygen species, redox and nitric oxide signaling systems to activate plant innate immunity for crop disease management. In *Plant innate immunity signals and signaling systems*, 51-135. Signaling and communication in plants. Springer, Dordrecht. doi: 10.1007/978-94-024-1940-5_3.
30. Vurro, M., Boari, A., Thiombiano, B., & Bouwmeester, H. (2019). Strigolactones and parasitic plants. In H. Koltai, & C. Prandi, (Eds.), *Strigolactones – biology and applications*, 89-120. Springer, Cham. doi: 10.1007/978-3-030-12153-2_3.
31. Xi, J., Ding, Z., Xu, T., Qu, W., Xu, Y., Ma, Y., Xue, Q., Liu, Y., & Lin, Y. (2022). Maize rotation combined with streptomyces rochei d74 to eliminate *Orobanche cumana* seed bank in the farmland. *Agronomy*, 12(12), 3129. doi: 10.3390/agronomy12123129.
32. Yang, C., Fu, F., Zhang, N., Wang, J., Luyang, H., Islam, F., Bai, Q., Yun, X., & Zhou, W. (2020). Transcriptional profiling of underground interaction of two contrasting sunflower cultivars with the root parasitic weed *Orobanche cumana*. *Plant Soil*, 450, 303-321. doi: 10.1007/s11104-020-04495-3.
33. Yang, C., Xu, L., Zhang, N., Islam, F., Song, W., Hu, L., Liu, D., Xie, X., Zhou, W. (2017). iTRAQ-based proteomics of sunflower cultivars differing in resistance to parasitic weed *Orobanche cumana*. *Proteomics*, 17, 1700009. doi.org/10.1002/pmic.201700009.
34. Ye, X., Zhang, M., Zhang, M., & Ma, Y. (2020). Assessing the Performance of Maize (*Zea mays* L.) as Trap Crops for the Management of Sunflower Broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). *Agronomy*, 10(1), 100. doi: 10.3390/agronomy10010100.

Khablak S. H., Doctor (Biological Sciences), Associate Professor, Institute of Food Biotechnology and Genomics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

Spychak V. M., PhD student, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine
Orobanche cumana* Wallr. in crops of *Helianthus annuus

The research is aimed at finding and developing effective technologies to protect sunflower from the aggressive flower parasite *Orobanche cumana* Wallr. From the northern Steppe of Ukraine, the broomrape is actively moving to the central, northern and western regions of the country. The aim of the research was to establish the racial composition of the sunflower broomrape population in the Forest Steppe and Polissya. The object of research in the vegetation experiment was broomrape seeds. Samples of the parasite seeds were collected on some of the most infected sunflower fields in the Forest-Steppe and Polissya. Sunflower hybrids P63LL06, P64LC108 (XF 6003), P64LL125 (XF 13406), P63LE113 (XF 9026), P64HH106 (XF 13707), PR 64F66, P64LE25 (SX 9004), P64LE99 (XF 9002) were used to identify broomrape races. Sunflower hybrids were evaluated for resistance to broomrape in soil culture using a modified method and the roll method of seed germination. The racial composition of broomrape on sunflower crops in the conditions of the Forest-Steppe and Polissya of Ukraine was studied. Differentiation of sunflower hybrids grown by resistance to the parasite was carried out. The sunflower hybrid P63LL06, tolerant to race E, was severely affected by broomrape. On average, there were 12 nodules of the parasite per sunflower plant. Sunflower hybrids P64LC108 (XF 6003), P64HH106 (XF 13707), PR 64F66, resistant to race G, were slightly affected by broomrape. On average, there were 2-3 nodules of the parasite per sunflower plant. The hybrids P64LL125 (XF 13406), P63LE113 (XF 9026), P64LE25 (SX 9004), resistant to race E + system 2, were infected with broomrape to an average extent. On average, there were 4-6 nodules of the parasite per sunflower plant. No sunflower hybrids with complete immunity to broomrape were found. It has been established that the broomrape population parasitizing sunflower fields has a high degree of virulence that overcomes the immunity of the best foreign-bred hybrids resistant to E, F and G races of this parasite. The emergence of new very aggressive races of broomrape (E, F, G and H) in the Forest-Steppe and Polissya indicates an important need to solve the problem of creating breeding material resistant to new races of this parasitic plant, studying the cellular and molecular mechanisms of sunflower resistance to the pathogen. Based on the research, the reasons for the widespread spread of broomrape in the fields in the central, northern and western regions of the country were summarized. Some details of the emergence of cellular and molecular mechanisms of sunflower resistance to broomrape are considered.

Key words: *Orobanche cumana* Wallr, race, sunflower, hybrid, root system, root secretions.