

Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений

Научная статья

УДК 633.854.78:632.531

DOI: 10.25230/2412-608X-2025-1-201-5-20

Новая концепция взаимоотношений заразихи и подсолнечника. Сообщение 1 – Гипотеза о естественных прививках заразихи и подсолнечника сближением и каллусное происхождение клубеньков

Сергей Викторович Зеленцов
Александр Александрович Децына
Елена Валентиновна Мошненко
Ирина Викторовна Илларионова
Владимир Иванович Хатнянский

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17
soya@vniimk.ru, sort@vniimk.ru

Аннотация. За весь исторический период изучения заразихи и подсолнечника сформировались обоснованные представления о биологии их взаимоотношений. Одновременно накопился целый ряд вопросов, не объясняемых сложившимися представлениями о механизмах первичного контакта проростка заразихи с корнем подсолнечника, образования гаустория, его прорастания в сосудистую систему подсолнечника, формирования клубенька и побега заразихи. Достоверно не установлены причины непрерывного формирования признакового полиморфизма у заразихи, включая преодоление заразиоустойчивости у подсолнечника. Целью настоящих исследований было изучение взаимоотношений заразихи и подсолнечника на основе естественного механизма спонтанных прививок сближением. Исследования проводили в 2021–2023 гг. в ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, г. Краснодар, на сортах подсолнечника СПК плюс и ВНИИМК 8883 улучшенный и на семенах заразихи рас G и F в соотношении 50 : 50, собранных в 2021–2023 гг. в Краснодарском крае, Воронежской и Волгоградской областях. Экспериментально подтверждена возможность срастания взрослых побегов заразихи и подсолнечника в результате реципрокных

прививок между ними. Сформулирована гипотеза о срастании первичного проростка семени заразихи с корнем подсолнечника как естественной межвидовой прививке сближением с образованием плотного каллуса из тканей привоя в виде недифференцированного клубенька заразихи. Тогда сформировавшиеся из клубеньков побеги заразихи могут представлять собой каллусные регенеранты с ненулевой вероятностью образования генетических рекомбинаций по различным признакам, в том числе по преодолению заразиоустойчивости подсолнечника. В наших исследованиях на отдельных корнях подсолнечника обнаруживали побеги заразихи с различной окраской. При проращивании семян заразихи на нетипичных средах также обнаруживали отдельные проросшие семена. Эти факты подтверждают гипотезу о непрерывном формировании генетического полиморфизма заразихи, вызванного клеточным рекомбиногенезом, свойственным каллусным тканям, к которым вполне можно отнести и клубеньки заразихи.

Ключевые слова: заразиха, подсолнечник, клубеньки заразихи, гаустории, прививка сближением, каллус, соматоклональная изменчивость *in vivo*, каллусные регенеранты

Для цитирования: Зеленцов С.В., Децына А.А., Мошненко Е.В., Илларионова И.В., Хатнянский В.И. Новая концепция взаимоотношений заразихи и подсолнечника. Сообщение 1 – гипотеза о естественных прививках заразихи и подсолнечника сближением и каллусное происхождение клубеньков // Масличные культуры. 2025. Вып. 1 (201). С. 5–20.

New concept of the relationship between broomrape and sunflower. Report 1 - Hypothesis of natural approach grafting of broomrape and sunflower and callus origin of tubercles

Zelentsov S.V., head of the dep., chief researcher, corr. member of RAS, doctor of agriculture

Detsyna A.A., head of the lab, leading researcher, PhD in agriculture

Moshnenko E.V., leading researcher, PhD in biology

Illarionova I.V., senior researcher, PhD in agriculture

Khatnyansky V.I., head of the dep., leading researcher, PhD in agriculture

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops

17 Filatova street, Krasnodar, 350038, Russia
soya@vniimk.ru, sort@vniimk.ru

Abstract. Throughout the history of the study of broomrape and sunflower, well-founded ideas about the biology of their relationship have been formed. At the same time, a number of questions have accumulated that cannot be explained by the established ideas about the mechanisms of the primary contact of the broomrape seedling with the sunflower root, the

formation of haustoria, its germination in the sunflower vascular system, and the formation of tubercles and shoots of the broomrape. The reasons for the continuous formation of trait polymorphism in broomrape, including the overcoming of broomrape resistance in sunflower, have not been reliably determined. The aim of this research was to study the relationship between broomrape and sunflower based on the natural mechanism of spontaneous approach grafting. The researches were conducted in 2021–2023 at V.S. Pustovoi All-Russian Research Institute of Oil Crops, Krasnodar on sunflower varieties SPK plus and VNIIMK 8883 improved, and on broomrape seeds of races G and F in the ratio of 50:50, collected in 2021–2023 in Krasnodar, Voronezh and Volgograd regions. The possibility of merging of adult shoots of broomrape and sunflower as a result of reciprocal grafting between them was experimentally confirmed. The hypothesis of merging of the primary seedling of broomrape seed with the sunflower root as a natural interspecific approach grafting with the formation of a dense callus from the scion tissues in the form of undifferentiated broomrape tubercles was formulated. Then, the broomrape shoots formed from tubercles may represent callus regenerants with non-zero probability of genetic recombination formation for various traits, including overcoming broomrape resistance of sunflower. In our studies, broomrape shoots with different coloration were found on individual sunflower roots. When broomrape seeds were germinated on atypical media, individual germinated seeds were also found. These facts support the hypothesis of continuous formation of genetic polymorphism of broomrape caused by cellular recombination inherent in callus tissues, to which broomrape tubercles can be attributed.

Key words: broomrape, sunflower, broomrape tubercles, haustoria, approach grafting, callus, somaclonal variability *in vivo*, callus regenerants

Введение. За практически столетний период изучения заразихи в России и в мире сформировался набор постулатов, определяющий общепринятые представления о биологии взаимоотношений заразихи и подсолнечника. Многочисленные анатомические исследования показывают, что зародыш заразихи редуцирован до стадии позднего проэмбрио, окружённого одноклеточным слоем эндосперма, и не имеет дифференцированные корешок и почечку [1; 2; 3]. Тем не менее в присутствии корневых выделений подсолнечника апикальная часть редуцированного зародыша заразихи прорастает и формирует подобие первичного проростка,

который отрастает в направлении близлежащего корня подсолнечника [2; 4]. Поскольку настоящий зародышевый корешок в семени заразихи отсутствует, но его подобие всё же отрастает из семени, причём при контакте с корнем подсолнечника формирует утолщение, он получил название «гаусторий» – присоска [1; 2; 4] (рис. 1). Общепринятой функцией гаустория заразихи является прикрепление к корню подсолнечника, проникновение внутрь его тканей и поглощение питательных веществ растения-хозяина [1; 3].



Рисунок 1 – Формирование гаустория при контакте проростка заразихи с корнем подсолнечника под электронным микроскопом (цит. по: [5])

После проникновения гаустория заразихи в корень подсолнечника и установления связи с его сосудистой системой, гаусторий увеличивается в размерах, преобразуясь в клубёнок (а), причём формирование клубенька начинается в зоне прикрепления гаустория к корню. Затем в клубеньке закладывается точка роста, из которого формируется побег заразихи (б) [2; 3] (рис. 2).

Такое представление о внедрении заразихи в корень подсолнечника предельно наглядно и многократно было подтверждено экспериментально. Но при анализе предполагаемого процесса прикрепления и вставания гаустория заразихи в корень подсолнечника возникает ряд вопросов, не объясняемых сложившимися представлениями.

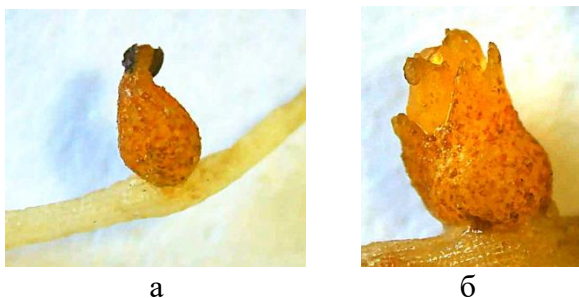


Рисунок 2 – Формирование клубенька (а) и начальный рост побега заразики (б) на корне подсолнечника (ориг.)

То, что семя заразики не в состоянии самостоятельно прорасти без наличия неких компонентов корневых выделений подсолнечника и некоторых других видов растений, давно и обстоятельно доказано [1; 2; 3]. В эндосперме семян заразики мало запасных питательных веществ для инициации самостоятельного построения клеточных стенок первичного проростка и гаустория [3]. Соответственно, главным источником ростостимулирующих метаболитов и глюкозы для постройки целлюлозных клеточных стенок при отрастании первичного проростка заразики являются корневые выделения подсолнечника [2; 3].

Но с позиций цитоморфогенеза для формирования целлюлозных стенок клеток проростка заразики, помимо наличия питательных веществ, поступивших из корня подсолнечника, обязательна гормональная и ферментативная инициация синтеза целлюлозы и деления клеток апекса. Следовательно, необходимые для инициации роста первичного проростка заразики метаболиты также должны входить в состав корневых выделений подсолнечника. И в целом можно констатировать, что на этапе прорастания семени заразики выступает только в качестве пассивного потребителя целого комплекса биохимических компонентов корневых выделений подсолнечника, который становится для заразики хеморегулятором [2].

Многочисленные исследования показывают, что практически весь комплекс веществ, синтезируемых гаусториями заразики, прежде всего, ориентирован на разрушение межклеточного пектина и клеточных

стенок подсолнечника [3; 6; 7; 8]. А откуда у проростка заразики материальные ресурсы и энергия на формирование и на активную (предположительно) работу такого органа, как гаусторий? Микроскопическое семя заразики размерами $0,36\text{--}0,50 \times 0,16\text{--}0,25$ мм [9], состоящее всего из нескольких десятков клеток [1; 3], почти никаких запасных метаболитов не содержит. Есть сведения, что некоторые биохимические компоненты в семенах и апексе проростка заразики всё же были выделены. Среди них липиды, белки, экстрацеллюлярные ферменты, пероксидаза, аспарагиназа и ряд других соединений [6; 7; 8; 10; 11; 12]. Но все эти метаболиты фиксировались по факту, без определения их массовой доли и достаточности для материального обеспечения процесса формирования гаустория. Но в целом проросток заразики для своего роста в направлении корня подсолнечника и преобразования в гаусторий пользуется метаболическими ресурсами корневых выделений будущего растения-хозяина [1].

Предположим, что в геноме заразики имеется некий комплекс генов, кодирующий формирование гаустория за счёт выделяемых корнями подсолнечника метаболитов. Но по аналогии с гаусториями других видов растительных организмов предполагаемая биологическая функция присоски – прикрепление (присасывание, приклеивание) к поверхности корня с последующим активным забором питательных веществ из тканей и сосудистой системы растения-хозяина [13; 14]. Но чтобы эти вещества изъять у подсолнечника, гаусторий должен иметь некий рабочий механизм для активного забора водных растворов питательных веществ из тканей корня подсолнечника. И для этого гаусторию заразики необходимо иметь дополнительные специализированные органы или физиологические механизмы, а их никто пока не обнаруживал.

Далее в соответствующей литературе отмечается, что гаусторий заразики раздвигает клетки корня растения-хозяина за счёт разрушения межклеточного пектина и прорастает к сосудам ксилемы корня [3; 10]. Но для разрушения межклеточного пектина необходимы специализированные ферменты. И

такие ферменты у гаусториев заразики действительно описаны [3; 6; 7; 8].

Но на этой стадии опять возникают вопросы. А откуда в гаустории появились экстрацеллюлярные ферменты? Если они были синтезированы в самом гаустории, то откуда взялись материальные ресурсы для их синтеза? Возможно, апикальная часть гаустория заразики использует некие уже готовые ферменты и фитогормоны, содержащиеся в корневых выделениях подсолнечника. Но если эти соединения были изначально синтезированы в тканях корня подсолнечника, то почему они не приводили к разрушению или растворению межклеточного пектина до момента контакта с гаусторием заразики?

Может гаусторий эти ферменты подсолнечника как-то преобразует в химически более активные формы? Возможно. Но для их преобразования необходимо иметь достаточные ресурсы для запуска соответствующих химических реакций. А семя заразики, его первичный проросток и гаусторий, по умолчанию, своих ресурсов практически не имеют и используют только внешние ресурсы из корневых выделений подсолнечника.

Допустим, что неизвестно откуда взявшиеся у заразики экстрацеллюлярные ферменты так или иначе, но растворили межклеточный пектин в тканях корня подсолнечника, и гаусторий пророс до сосудов ксилемы. А дальше для вставания в сосуды ксилемы опять нужны специализированные активные метаболиты для растворения или раздвигания целлюлозных волокон стенок сосудов в месте контакта. Затем гаусторию нужно срастись с ксилемой с образованием единой сосудистой системы. И снова возникают вопросы – как и за счёт чего? Да, можно ответить, что за счёт ресурсов растения-хозяина, но эти ресурсы должны поступить внутрь клеток гаустория на основе некоего механизма поглощения, затем гаусторий должен их использовать для синтеза соответствующих активных соединений, а это опять специфические химические реакции, специализированные ферменты для их регуляции и энергия для запуска этих реакций.

После вставания гаустория заразики в ксилему корня подсолнечника наружные

ткани проростка заразики начинают диффузно разрастаться, формируя клубёнок с последующей эндогенной закладкой в нём точки роста и отращиванием из неё побега заразики. Вот на этом этапе у заразики уже появляется неиссякаемый источник водно-минерального питания и пластических веществ, который позволяет ей паразитически развиваться [1; 3].

Но и на этапе формирования клубенька заразики на корне подсолнечника возникают вопросы. Так, по Э.С. Терёхину (1977) образование гаустория и клубенька – это промежуточные этапы подготовки к развитию воспроизводящей половой системы заразики [1]. Но почему выросший в корень подсолнечника гаусторий не сразу формирует побег, а сначала образует клубёнок? Зачем заразики такое усложнение стадий развития? Вместо типичного для цветковых растений двухэтапного развития «семя – растение» у неё формируются дополнительные промежуточные этапы и органы: «семя – гаусторий – клубёнок – растение». Можно, конечно, сослаться на то, что это характерно для паразитического образа жизни заразики, но это формальный аргумент, который ничего не объясняет.

Какова же функция промежуточного клубенькового этапа у заразики? Зачем на эту стадию тратятся драгоценные, с такими усилиями изъятые у подсолнечника ресурсы? Вот у папоротниковидных между прорастанием споры и формированием растения имеется промежуточная стадия в виде развития из споры листовидного заростка – гаметофита, на котором происходит оплодотворение яйцеклетки, и из зиготы отрастает побег [15]. Может в клубеньках, как у папоротниковидных, происходит оплодотворение? Нет, все виды рода *Orobanche*, включая заразику кумскую *Orobanche cumana* Wallr., – цветковые растения, соответственно, у всех видов заразики оплодотворение и формирование семян происходит в цветках [1; 2; 3]. И в целом при общем анализе литературы так и остались не прояснёнными биологический смысл образования и функциональность клубенька заразики до этапа формирования из него цветonoсного побега.

Материалы и методы. Для экспериментальной проверки и обоснования разрабатываемой концепции взаимоотношений заразики и подсолнечника, на сортах подсолнечника СПК плюс и ВНИИМК 8883 улучшенный в 2021–2023 гг. на базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, г. Краснодар, в полевых условиях на инфицированном заразихой участке и в условиях искусственного климата в осенне-зимний период закладывали модельные эксперименты. Эти же сорта подсолнечника использовали для получения водных растворов корневых выделений в модельных экспериментах по отдельным аспектам прорастания семян заразики. Для исследований брали смесь семян заразики, собранной в 2021–2023 гг. в Каневском, Кореновском и Тихорецком районах Краснодарского края, в Богучарском районе Воронежской области и в Михайловском районе Волгоградской области. Лабораторией иммунитета ВНИИМК была установлена принадлежность семян к расам G (50 %) и F (50 %).

Результаты и обсуждение. Рассмотрим взаимоотношения заразики и подсолнечника с ботанической точки зрения. Подсолнечник однолетний *Helianthus annuus* L. относится к семейству Астровые порядка Астроцветные, а заразиха кумская *Orobanche cumana* Wallr. – к семейству Заразиховые, ранее порядка Норичниковые [2], а с 2016 г. отнесена к порядку Ясноткоцветные [16]. Но таксономически семейства Астровые и Заразиховые очень далеки друг от друга [2; 17]. Поэтому заразиха и подсолнечник должны быть физиологически несовместимы. Однако в реальности заразиха кумская вполне способна не просто врасти в корни подсолнечника, но активно и успешно использовать для своего роста и развития продукты метаболизма таксономически очень отдалённого растения-хозяина. Следовательно, в природе должны быть некие естественные механизмы, обеспечивающие совместное существование неродственных видов растений.

И действительно, подобные факты совместного сосуществования разных видов

высших растений с частично объединёнными сосудистыми системами, хотя и довольно редкие, но известны. В естественной природе такие случаи осуществляются за счёт самого древнего, естественного механизма спонтанной прививки сближением побегов или корней, она же растительная иноскуляция, между рядом стоящими хвойными или цветковыми растениями. Способствует развитию иноскуляции тесное произрастание соседних растений, которые при этом плотно касаются друг друга центральными или боковыми побегами и за счёт взаимного трения нарушают целостность своей коры, и начинают контактировать тканями оголённого камбия [18; 19; 20; 21]. А у корней и трения не требуется, достаточно плотного касания молодых корешков до образования на них опробковевшей коры [22; 23]. Такие явления, преимущественно, отмечаются между растениями одного вида, но изредка встречаются и между представителями различных таксонов [24]. В частности, в горных лесах Западного Кавказа нами был обнаружен случай межвидовой естественной прививки сближением плюща обыкновенного *Hedera helix* L. (сем. Аралиевые, порядок Зонтикоцветные) с ясенем высоким *Fraxinus excelsior* L., (сем. Маслиновые, порядок Ясноткоцветные) с объединением сосудистых систем в зоне срастания (рис. 3).

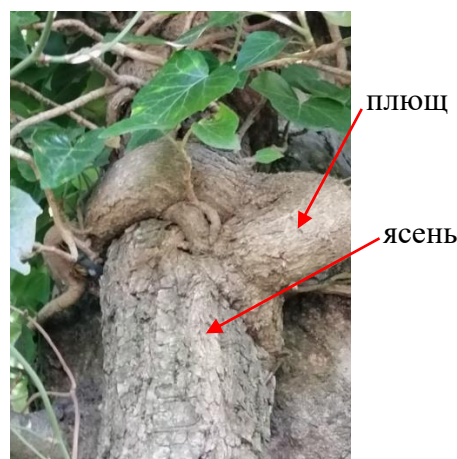


Рисунок 3 – Срастание побега плюща обыкновенного со стволом ясеня высокого. Горный лес в Туапсинском районе Краснодарского края (ориг.)

Явление спонтанной прививки соседних растений сближением их побегов некогда подметил И.В. Мичурин, на основе чего разработал технологию межродовых и межсемейственных прививок за счёт использования промежуточных «менторов», представляющих собой промежуточные прививки сближением между таксономически неродственными растениями, с частичным сохранением собственных сосудистых систем, с целью постепенного «привыкания» побегов к использованию чужих метаболитов [25]. В результате И.В. Мичурину через предварительные прививки методом сближения побегов разных видов удалось привить даже лимон на грушу (рис. 4).



Рис. 51. Шестимесячный прививок лимона на груше (с более крупными листьями лимон).

Рисунок 4 – Шестимесячный прививок лимона на груше (цит. по: [25])

Заразиха и подсолнечник также таксономически отдалены друг от друга, как мичуринские лимон и груша. Но если провести определённые подготовительные «менторные» процедуры постепенного сближения, то, теоретически, заразиха может прививаться на подсолнечник.

Исходя из факта, что материнское растение заразихи, произрастая на подсолнечнике, фактически полностью развивается на метаболитах его корней, то процедура биохимического сближения между этими видами уже проведена естественным путём и не один раз. По данным В.К. Морозова (1947), первые сообщения о заразихе на подсолнечнике в России (Саратовская губерния) зафиксированы в 1890-е годы [цит. по: 26]. По данным Т.С. Антоновой (2018), первые сообщения о массовом поражении подсолнечника заразихой в Воронежской губернии относятся к 1866 г. [3]. Это указывает на то, что история совместного сосуществования заразихи и подсолнечника насчитывает очень большое количество поколений, даже с учётом длинных севооборотов [27; 28]. Тогда подсолнечник является типичным мичуринским ментором для заразихи. Следовательно, и биохимический состав цитоплазмы тканей проростка заразихи тоже будет близок или даже аналогичен цитоплазме подсолнечника. Поэтому современные расы заразихи полностью адаптированы к использованию для своего роста и развития биохимических компонентов клеточного сока этого растения-хозяина. Развивая эту мысль, можно предположить, что в таком случае побег заразихи можно непосредственно привить на подсолнечник без промежуточных этапов сближения по И.В. Мичурину, и, теоретически, привой заразихи может срастись с подвоем подсолнечника.

Для экспериментальной проверки этого предположения в 2022–2023 гг. нами были проведены прививки побегов заразихи на подсолнечник. Прививки осуществляли разными методами – в расщеп, в боковой зарез, под кору, на пенёк. Максимальная приживаемость была зафиксирована при прививке в расщеп, который обеспечивал самую большую контактную поверхность привоя и подвоя. И даже в жарких полевых условиях с низкой влажностью воздуха такой способ прививки обеспечивал положительный водный баланс между поступающей из подвоя и испаряющейся с поверхности привоя воды. Через 2 недели после прививки в контактной зоне отмечена начальная стадия формирования раневого каллуса. Успешно привившиеся побеги заразихи увеличивались в размерах и зацветали (рис. 5).



Рисунок 5 – Динамика развития привитого побега заразихи от бутонизации до цветения на боковом побеге подсолнечника, сорт СПК плюс, полевой инфицированный фон ВНИИМК, 2022 г. (ориг.): а) 3-е сутки после прививки; б) 10-е сутки после прививки; в) 13-е сутки после прививки

Часть привоев заразихи через 1–2 суток после прививки теряла тургор и засыхала, однако практически во всех случаях это было вызвано неполным совпадением сосудистых тканей при совмещении привоя и подвоя в процессе прививки или подсыханием тканей подвоя ниже зоны прививки. Но в целом проведённый эксперимент показал, что заразиха может быть успешно привита на подсолнечник.

Но если у вегетирующей заразихи метаболические продукты близки или идентичны подсолнечнику, то, теоретически, и подсолнечник можно привить на заразику. С этой целью в 2022–2023 гг. осуществляли экспериментальные прививки побегов подсолнечника в расщеп на побеги заразихи. Через 2 недели после прививки привои подсолнечника сохраняли жизнеспособность и тургор. Прирост биомассы привоев подсолнечника на заразику визуально не зафиксирован вследствие ещё не сформировавшейся единой сосудистой системы. Тем не менее у привоя подсолнечника на 11 сутки после прививки было отмечено небольшое увеличение ширины верхнего листочка (рис. 6).

В целом, проведённые исследования не выявили каких-либо физиологических барьеров для реципрокных прививок заразихи и подсолнечника. Привитые побеги заразихи на подсолнечник и подсолнечника на заразику успешно приживались. Часть привитых побегов заразихи на подсолнечных подвоях развивалась до стадии

бутонизации и цветения. Таким образом, возможность успешного использования привоями заразихи и подсолнечника воды и метаболитов из подвоев, соответственно, подсолнечника и заразихи можно считать доказанной.

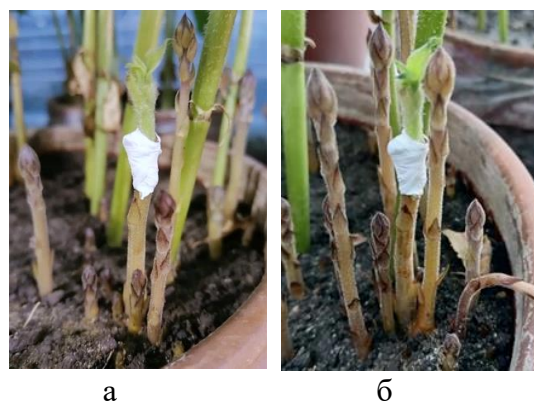


Рисунок 6 – Жизнеспособность побега подсолнечника после прививки на заразику, сорт ВНИИМК 8883 улучшенный, теплица ВНИИМК, 2023 г. (ориг.): а) 2-е сутки после прививки; б) 11-е сутки после прививки

На основании результатов проведённых исследований была выдвинута очень необычная гипотеза, что срастание первичного проростка заразихи с корнем подсолнечника тоже может быть процессом естественной прививки сближением, а не актом паразитического проникновения гаустория в ткани корня. В случае естественной прививки все метаболические и энергетические ресурсы к месту контакта

будут поставляться подвоем, в данном случае подсолнечником. А проросток заразики в качестве привоя на начальном этапе срастания будет лишь потребителем и транслятором каллусогенных метаболитов подвоя.

Первым характерным признаком успешной прививки, помимо сохранения жизнеспособности привоя, является образование каллусной ткани в месте контакта [29]. Каллус представляет собой группу недифференцированных клеток на раневом или контактном участке, образовавшихся за счёт дополнительного притока к этим участкам фитогормонов, прежде всего, цитокининов. Существует несколько типов каллуса, в том числе рыхлый и плотный [30; 31; 32].

Рыхлый каллус формируется при избытке цитокининов, плотный – при их недостатке. Рыхлый каллус представляет собой группу слабо связанных между собой паренхимных клеток без выраженных пектиновых межклеточных пластинок. Такой тип каллуса легко может быть разделён на отдельные клетки в суспензии. Плотный каллус, наоборот, отличается формированием прочных пектиновых межклеточных пластинок, обеспечивающих тесную связь клеток каллуса. Поэтому форма плотного каллуса более компактная и почковидная (рис. 7) [30; 31; 32; 33; 34; 35].

При этом плотный тип каллуса способен к быстрой дифференциации клеток с формированием на своей поверхности регенерантных побегов и образованием сосудистых систем через предварительное формирование протососудов – гидроцитов [33; 35]. Перевод рыхлого каллуса в плотный и обратно регулируется изменением концентрации цитокининов [33; 34].

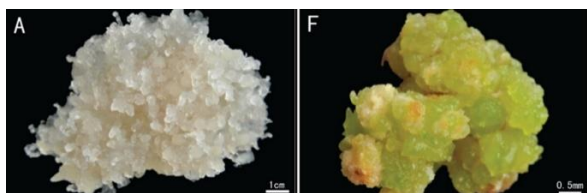


Рисунок 7 – Внешний вид рыхлого (А) и плотного (F) типов каллуса (цит. по: [30])

Рассмотрим с позиций гипотезы каллусообразования внешний вид формирующегося клубенька заразики и прилегающих тканей корня подсолнечника (рис. 8).



Рисунок 8 – Формирующийся клубеньк заразики (а) и сопутствующее разрыхление прилегающей ткани корня подсолнечника (б), сорт ВНИИМК 8883 улучшенный (ориг.)

На вершине клубенька заметны остатки семенной оболочки. Граница тканей клубенька и корня различается довольно отчетливо. Слева, ниже клубенька на корне подсолнечника заметна группа рыхлых клеток. Именно эти рыхлые клетки и послужили визуальным основанием для классического утверждения, что гаусторий заразики паразитически разрыхляет ткань корня подсолнечника и проникает к сосудистой системе.

Но если рассматривать эту разрыхлённую ткань корня с позиций каллусогенеза, то она очень похожа на типичный рыхлый каллус с избытком цитокинина, поступающего по сосудистой системе корня подсолнечника к месту контакта. Тогда в рамках нашей гипотезы сам клубеньк заразики можно квалифицировать как комок плотного каллуса.

В качестве модели можно рассмотреть явление, когда в образующемся после прививок плодовых культур плотном каллусе формируются водопроводящие удлинённые клетки – гидроциты, представляющие собой протососуды, через которые устанавливается начальная связь с сосудистыми системами подвоя и привоя. Затем гидроциты преобразуются в полноценные сосуды

проводящей системы. Визуально клетки гидроцитов выделяются в плотном каллусе более интенсивной окраской [33; 34; 36].

Окраска поперечного среза клубенька заразики красителем метиленовый синий также, как и в каллусах плодовых прививок, позволила выделить в его тканях более интенсивно окрашенные, удлинённые клетки гидроцитов, причём уже ориентированные в направлении корня подсолнечника (рис. 9).

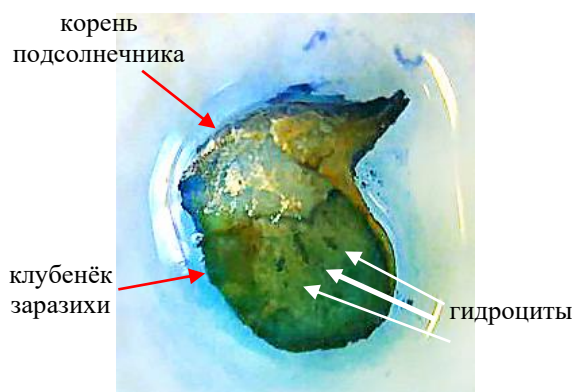


Рисунок 9 – Продольное сечение клубенька заразики с темнокрашенными протососудами — гидроцитами (ориг.)

Таким образом, визуальный анализ рисунков 8 и 9 даёт начальные подтверждения концепции прививки сближением первичного проростка заразики на корень подсолнечника с последующим образованием в области их контакта двух типов каллусов: рыхлого – в тканях корня подсолнечника, и плотного – из ткани первичного проростка заразики.

В рамках этой же концепции можно объяснить и формирование присосковидного утолщения (гаустория) в апикальной части проростка заразики при его контакте с корнем подсолнечника. Через контактную поверхность в проросток заразики из подсолнечника начинают поступать каллусогенные метаболиты. Соответственно, апикальная часть ткани проростка в месте контакта с корнем подсолнечника в первую очередь получает эти метаболиты и переходит в стадию каллусогенеза, которая и визуализируется в виде присосковидного утолщения (см. рис. 1). Затем процесс каллусогенеза активизируется по всему проростку заразики,

который визуально проявляется в формировании клубенька (см. рис. 2а). Тогда и упоминаемая в литературе функция приклеивания гаустория к поверхности корня [13] вполне может быть объяснена синтезом пектина при каллусогенезе, обеспечивающем тесный контакт клеток плотного каллуса. При этом все метаболические и энергетические ресурсы к месту контакта будут поставляться подвоем, в данном случае подсолнечником. А проросток заразики, в качестве привоя, на начальном этапе срастания будет лишь потребителем и транслятором каллусогенных метаболитов подвоя.

Каллусогенез, как биологическое явление, довольно хорошо изучен в мире. Одним из известных и хорошо изученных свойств каллусных культур является их генетическая нестабильность, по разным оценкам, вследствие регулярных мутаций, хромосомных aberrаций, генных рекомбинаций (дупликаций, делеций, инверсий) [31; 37; 38]. Причём, чем моложе эксплантат, тем выше будет потенциальная генетическая гетерогенность полученной из него каллусной культуры. При последующем получении растений-регенерантов из каллуса высока вероятность обнаружения среди них форм с генетическими рекомбинациями. Именно на этой потенциально высокой гетерогенности каллусных культур и была основана технология клеточной селекции растений на основе каллусных регенерантов со вновь приобретёнными генотипическими отличиями от исходного организма-донора [31; 38; 39].

Мировая история селекции подсолнечника на заразихоустойчивость свидетельствует о регулярном появлении новых, более агрессивных рас заразики, легко преодолевающих защиту ранее уже имеющихся у подсолнечника генов заразихоустойчивости [3; 26; 40]. При этом причины появления новых рас заразики так и не были однозначно установлены. Поэтому современная селекция подсолнечника на заразихоустойчивость, фактически, ведётся «вдогонку», только после появления очередной расы и на основе поиска устойчивых к ней форм.

Если принять за гипотетическую основу, что клубеньк заразики представляет собой плотную каллусную ткань, сформировав-

шуюся из молодого первичного проростка при прививке сближением с корнем подсолнечника, то часть клеток клубенька, по аналогии с соматоклональной изменчивостью каллусов *in vitro*, вполне может быть подвержена аналогичным генетическим рекомбинациям, только *in vivo*. Тем более что проросток заразики, как эксплантат, очень молод, соответственно, потенциальная генетическая гетерогенность образующегося из него каллуса должна быть достаточно высокой. И в случае формирования регенерантного побега заразики из одной из рекомбинантных клеток клубенькового каллуса полученное семенное потомство этого побега генетически будет отличаться от генома материнского растения заразики. Тогда это и есть ежегодно пополняющийся на любом заражённом поле подсолнечника неиссякающий источник генетического полиморфизма заразики. А условия выращивания и наличие генов устойчивости сорта или гибрида подсолнечника к той или иной расе заразики для таких рекомбинантных побегов растения-паразита становятся лишь дифференцирующим фоном естественного отбора.

Прямыми экспериментами доказать наличие рекомбиногенеза в каллусной ткани клубенька заразики непросто. Но сам факт регулярного появления новых рас заразики как раз и подтверждает, как минимум, периодическое образование генетических рекомбинаций у заразики.

Ранее было замечено, что корневые выделения некоторых культурных растений вызывают частичное прорастание семян заразики, но без последующего внедрения в их корневые системы. К таким культурам относили отдельные гибриды кукурузы, сорта гороха, сои, сорго, проса, суданской травы [12; 41; 42; 43]. Но оказалось, что не так и много семян заразики провокационно проросло в корневых зонах этих культур. Большая часть оставалась в режиме ожидания до очередного появления на этом поле подсолнечника. Но в целом способность части семян заразики прорасти в корневых выделениях других видов растений также свидетельствует об их рекомбинантной природе.

При этом причины прорастания семян заразики в корневых выделениях других

культур, но полного отсутствия фактов внедрения гаусториев в их корни, так и не были выяснены. Хотя в рамках концепции прививок сближением проростков заразики с корнями подсолнечника на фоне их полной физиологической и биохимической совместимости эта дилемма вполне объяснима, например, наличием соматоклональной генетической изменчивости в каллусных клубеньках заразики и последующим формированием из них регенерантных побегов. А вот прививки сближением между таксономически отдалёнными видами, в данном случае заразики с кукурузой, горохом, соей и другими культурами, возможны только после мичуринской «менторской» процедуры постепенного физиологического и биохимического сближения заразики с этими видами. А поскольку проростки заразики ранее не были адаптированы к биохимическим особенностям тканевых метаболитов вышеперечисленных культур, то между ними возникала физиологическая несовместимость, препятствующая прививкам и последующему образованию каллусных клубеньков.

Крупнейший в России специалист по заразице Т.С. Антонова с коллегами в своих исследованиях выделяла несколько морфологически отличающихся форм заразики. Исходный, классический фенотип заразики – это отрастающий из клубенька одиночный штамбовый побег, формирующий соцветие в верхней половине побега. В результате исследований ими была обнаружена и описана фенотипически новая форма заразики, у которой побег полностью представлял собой цветонос с формированием цветков даже ниже уровня поверхности почвы [3; 44; 45]. Ещё одна выделенная Т.С. Антоновой с коллегами форма заразики – многостебельная, у которой из одного клубенька отрастают несколько побегов заразики [3; 44; 46]. В рамках концепции о соматоклональной изменчивости *in vivo* каллусной ткани клубеньков такие морфологически отличающиеся формы заразики можно отнести к генетическим рекомбинантам.

С целью иллюстрации наличия признакового полиморфизма у заразики мы визуально оценивали окраску побегов заразики в сосудах с растениями сорта подсолнечника ВНИИМК 8883 улучшенный и

провели модельный эксперимент по улучшению возможности прорастания семян заразики на разных средах, помимо выделений корней подсолнечника (рис. 10 и 11).

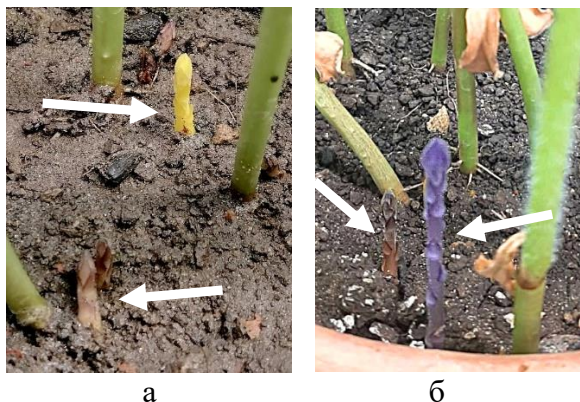


Рисунок 10 – Разнообразие окраски побегов заразики: от желтой (а) до фиолетовой (б), на корнях подсолнечника сорта ВНИИМК 8883 улучшенный (ориг.)

На рисунке 10 видно, что даже в пределах сосуда в теплице окраска отдельных побегов заразики, сформировавшихся на корнях подсолнечника ВНИИМК 8883 улучшенный, может заметно отличаться. Подобные факты различий по окраске побегов заразики давно известны и нередко встречаются при рутинной селекционной оценке генотипов подсолнечника на заразихоустойчивость. Однако не ясно, чем подобный полиморфизм определяется: уже имевшейся гетерогенностью семенного материала заразики, подмешанного в почву сосуда, или это свежие рекомбинации в данном поколении регенерантов из каллусных клубеньков. Тем не менее факт полиморфизма заразики по признаку окраски побегов вполне очевиден.

Для выявления потенциального полиморфизма заразики по признаку прорастания семян в нетипичных средах был поставлен простой модельный эксперимент. Примерно по 2 тысячи семян заразики были помещены в вытяжки из клеточного сока стеблей подсолнечника, в водный раствор корневых выделений сафлора и в чистую водопроводную воду. Клеточный сок стеблей подсолнечника был взят, поскольку его биохимический состав, как

минимум частично, подобен составу клеточного сока его корней и корневых выделений. Корневые выделения сафлора были взяты потому, что этот вид также относится семейству Астровые, хотя роды Сафлор и Подсолнечник таксономически довольно отдалены друг к друга. А вариант с чистой водой служил условным контролем.

Из примерно 2 тысяч семян заразики на вытяжке клеточного сока из стеблей подсолнечника сорта ВНИИМК 8883 улучшенный через 11 суток замачивания было обнаружено 20 проростков заразики. Из примерно такого же количества семян заразики, замоченных в корневых выделениях сафлора, был обнаружен один проросток. На варианте с помещением 2 тысяч семян заразики в чистую водопроводную воду через 11 суток было выявлено восемь проростков. Последний результат выглядит фантастично, но тем не менее факт прорастания семян заразики в чистой воде зафиксирован (рис. 11).

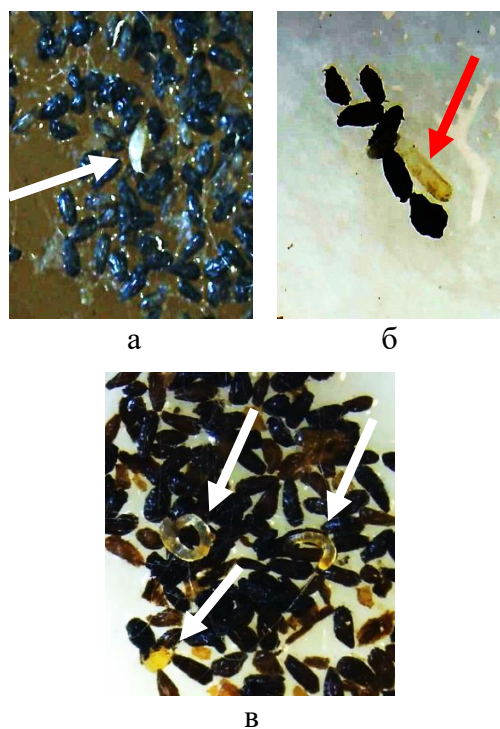


Рисунок 11 – Прорастание отдельных семян заразики (ориг.):

- а) в клеточном соке стеблей подсолнечника;
- б) в корневых выделениях сафлора;
- в) в чистой водопроводной воде

Прорастание семян заразики в чистой воде является крайне редким событием. Уникальность здесь не столько в экзотике, сколько в необычном факте наличия в этих семенах достаточного объема запасных веществ и фитогормонов для самостоятельного прорастания в воде. Эти восемь проростков заразики – уже не просто генетические рекомбинанты. Гипотетически их можно квалифицировать как рекомбинатные рудименты, откатившиеся на филогенетически предыдущую, допаразитическую ступеньку эволюции заразики. Но если в результате происходящих в каллусной ткани клубеньков рекомбинационных процессов такие формы и появляются эпизодически в семенных потомствах заразики, то их вредность, теоретически, должна стремиться к нулю, поскольку они прорастут при первом же увлажнении почвы и погибнут, как проростки заразики на корнях растений-провокантов.

Здесь можно сделать предварительный вывод о том, что вышеописанный признаковый полиморфизм у заразики кумской: от различной окраски побегов и способности прорасти в нетипичных средах до появления новых агрессивных рас, как минимум, частично может быть вызван соматической изменчивостью *in vivo* каллусной ткани клубеньков заразики.

Заключение. Экспериментально подтверждена возможность реципрокных прививок между взрослыми побегами заразики и подсолнечника. На основании этого сформулирована гипотеза о срастании первичного проростка (гаустория) заразики с корнем подсолнечника, которая может представлять собой естественную межвидовую прививку сближением (иноскуляцией) с образованием плотной каллусной ткани привоя в виде недифференцированного клубенька заразики.

Сформировавшиеся из клубеньков побеги заразики могут представлять собой каллусные регенеранты. По аналогии с известной соматической изменчивостью каллусных регенерантов *in vitro* клубеньковые регенерантные побеги заразики также могут нести в своих геномах генетические рекомбинации по различным

признакам, в том числе по преодолению заразиоустойчивости подсолнечника.

Периодически обнаруживаемые на корнях подсолнечника побеги заразики с различной окраской, а также способность части семян заразики прорасти на нетипичных средах подтверждают генетический полиморфизм семян заразики. Это даёт основания считать, что такие мутации и рекомбинации могут быть вызваны, в том числе, и клеточным соматическим рекомбинационным, свойственным каллусным тканям, к которым, предположительно, вполне можно отнести и клубеньки заразики.

Список литературы

1. Терёхин Э.С. Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образ жизни. – Л.: Наука, 1977. – С. 52–53, 62–67.
2. Цвелёв Н.Н., Терёхин Э.С. Семейство Заразиховые (Orobanchaceae) // В кн.: Жизнь растений. Цветковые или покрытосеменные растения (Magnoliophyta, или Angiospermae) / Под ред. А.Л. Тахтаджяна — М.: Просвещение, 1981. – Т. 5 (2). – С. 433–435.
3. Антонова Т.С. Заразиха на подсолнечнике. – Краснодар: ФГБНУ ВНИИМК; Просвещение-Юг, 2018. – 58 с.
4. Гаврилова В.А., Анисимова И.Н. Генетика культурных растений. Подсолнечник. – СПб.: ВИР, 2003. – С. 80.
5. Sunflower broomrape parasitizing sunflower root, SEM // Science Photo Library. – 2023: [Электронный ресурс]. – URL: <https://www.sciencephoto.com/media/1266160/view/sunflower-broomrape-parasitising-sunflower-root-sem> (бесплатный резервный источник – URL: <https://www.afloimages.com/search/orobanche%20cumana.html>) (дата обращения 06.12.2024).
6. Панченко А.Я., Антонова Т.С. Экстрацеллюлярные ферменты заразики подсолнечной при проникновении ее в корень хозяина и защитная реакция устойчивых форм подсолнечника // Сельскохозяйственная биология. – 1976. – Т. IX. – № 5. – С. 685–688.
7. Антонова Т.С. К вопросу о роли экстрацеллюлярных ферментов проростка заразики подсолнечной при проникновении в его корни // Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 1996. – Вып. 117. – С. 38–43.
8. Losner-Goshen D., Portnoy V.N., Maier A.M., Joel D.M. Pectolytic activity by the haustorium of the

parasitic plant *Orobanche* L. (Orobanchaceae) in host roots // *Annals of Botany*. – 1998. – Vol. 81. – P. 319–326.

9. Plaza L., Fernandez I., Juan R., Pastor J., Pujadas A. Micromorphological studies on seeds of *Orobanche* species from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands, and their systematic significance // *Annals of Botany*. – 2004. – Vol. 94. – P. 167–178.

10. Joel D.M., Losner-Goshen D. The attachment organ of the parasitic angiosperms *Orobanche cumana* and *P. aegyptaca* and its development // *Canadian Journal of Botany*. – 1994. – Vol. 72. – P. 564–574.

11. Joel D.M., Chaudhuri S.K., Plakhine D., Ziadna H., Steffens J.C. Dehydrocostus lactone is exuded from sunflower roots and stimulates germination of the root parasite *Orobanche cumana* // *Phytochemistry*. – 2011. – Vol. 72 (7). – P. 624–634.

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

13. Жук А.В. К вопросу о гомологии гаусторий паразитических цветковых растений // В сб.: Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Труды IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». – СПб., 2001. – С. 170–186.

14. Коровкин О.А. Анатомия и морфология высших растений: словарь терминов. – М.: Дрофа, 2007. – С. 34.

15. Тахтаджян А.Л. Отдел Папоротниковидные (Polypodiophyta) // В кн.: Жизнь растений. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения / Под ред. И.В. Грушвицкого и С.Г. Жилина – М.: Просвещение, 1978. – Т. 4. – С. 161–164.

16. Order Lamiales Bromhead // WFO Plant List. Snapshots of the taxonomy. – 2023: [Электронный ресурс]. – URL: <https://wfoplantlist.org/taxon/wfo-9000000283-2023-12?page=1> (дата обращения 04.01.2025).

17. Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шитунов А.Б. Ботаника. Систематика высших растений. – М.: Изд. центр «Академия», 2009. – Т. 4. – Кн. 2. – С. 280–288.

18. Luley C.J. Biology and assessment of callus and woundwood // *Arborist News*. – April, 2015. – P. 12–21: [Электронный ресурс]. – URL: https://chris-luleyphd.com/wp-content/uploads/2016/12/Arborist-News-Callus-and-wound-wood_Luley.pdf (дата обращения 05.01.2025)

19. Коба В.П., Сахно Т.М., Хромов А.Ф.

Оценка биоэкологического взаимодействия древесных растений в парках Южного берега Крыма // *Экосистемы*. – 2018. – Т. 16 (46). – С. 27–32.

20. Gaut B.S., Mil, A.J., Seymour D.K. Living with two genomes: Grafting and its implications for plant genome-to-genome interactions, phenotypic variation, and evolution // *Annual Review of Genetics*. – 2019. – Vol. 53. – P. 195–215.

21. Константинов Д. Иноскуляция и деревья // *Garden Modern*. – 2024: [Электронный ресурс]. – URL: <https://gardenmodern.ru/inoskulyacziya-i-derevyu/> (дата обращения 05.01.2025).

22. Калинин М.И. Корневедение. – М.: Экология, 1991. – С. 52–53.

23. Колтунова А.И. О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // *Эко-потенциал*. – 2013. – № 3–4. – С. 136–142.

24. Рахтеенко И.Н. Корневые системы древесных и кустарниковых пород. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. – С. 53–60.

25. Мичурин И.В. О вегетативной гибридизации и менторах. Избранные сочинения. – М.: ОГИЗ, 1948. – С. 313.

26. Škorić D., Păcureanu-Joița M., Sava E. Sunflower breeding for resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) // *AN. I.N.C.D.A. Fundulea*. – 2010. – Vol. LXXVIII (1). – P. 63–79.

27. Хатнянский В.И., Антонова Т.С., Децына А.А., Илларионова И.В. Отбор на устойчивость к заражению расы G из популяции кондитерского подсолнечника // *Масличные культуры*. – 2021. – Вып. 4 (188). – С. 3–7.

28. Хатнянский В.И., Антонова Т.С., Децына А.А., Илларионова И.В., Семеренко С.А. Селекционно-генетический метод борьбы с заражением расы G из популяции кондитерского подсолнечника // *Защита и карантин растений*. – 2023. – № 4. – С. 40–43.

29. Бондорина И.А. Диагностика совместимости компонентов прививки // *Научный журнал КубГАУ*. – 2011. – № 71 (07): [Электронный ресурс]. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/diagnostika-sovmestimosti-komponentov-privivki> (дата обращения: 06.01.2025).

30. Li Q., Zhang S., Wang J. Transcriptome analysis of callus from *Picea balfouriana* // *BMC Genomics*. – 2014. – Vol. 15. – P. 553. DOI: 10.1186/1471-2164-15-553.

31. Ермишин А.П., Воронкова Е.В. Биотехнология растений и биобезопасность: пособие. – Минск: БГУ, 2015. – С. 40–41; 50–55; 108–113.

32. Воронина А.В., Вишнякова А.В., Комарин Р.А., Монахос С.Г. Основы биотехнологии садовых культур. – М.: ФГБОУ МСХА имени К.А. Тимирязева, 2023. – С. 28–35; 50–52; 58–62. DOI:

10.26897/978-5-9675-1981-9-2023-138.

33. Feher A. Callus, dedifferentiation, totipotency, somatic embryogenesis: what these terms mean in the era molecular plant biology? // *Frontiers in Plant Science*. – 2019. – Vol. 10 (536). – 11 p. DOI: 10.3389/fpls.2019.00536.

34. Зинатуллина А.Е. Структурные особенности клеток эксплантов *in vitro* и формирование морфогенных каллусов *in vitro* (обзор) // *Биомика*. – 2021. – Т. 13. – № 1. – С. 8–19. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-2.

35. Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Цитофизиологические особенности экспериментальной системы “зародыш *in vivo* – каллус *in vitro*” хлебных злаков // *Онтогенез*. – 2021 – Т. 52. – № 4. – С. 237–253. DOI: 10.31857/S0475145021040042.

36. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А., Зинатуллина А.Е. Каллус *in vitro* как модельная система для изучения органогенеза растений // *Известия Уфимского научного центра РАН*. – 2019. – № 2. – С. 44–54. DOI: 10.31040/2222-8349-2019-0-2-44-54.

37. Larkin P.J., Scowcroft W.R. A novel source of variability from cell cultures for plant improvement // *TAG*. – 1981. – Vol. 60. – No. 4. – P. 197–214.

38. Rai M.K., Kalia R.K., Singh R., Gangola M.P., Dhawan A.K. Developing stress tolerant plants through *in vitro* selection – An overview of the recent progress // *Environ. Exp. Bot.* – 2011. – Vol. 71. – P. 89–98.

39. Рябушкина Н.А. Клональная и микроклональная изменчивость растений // *Биотехнология. Теория и практика*. – 2014. – № 2. – С. 17–27. DOI: 10.11134/btp.2.2014.

40. Antonova T., Araslanova N., Iwebor M., Saukova S. Evolution of *Orobancha cumana* Wallr. in intensive sunflower cultivation in regions of Russian Federation // *Proc. of 5th Intern. Symp. on Broomrape in Sunfl.*, November 1–3, Antalya, Türkiye, 2023. – P. 33–34.

41. Арасланова Н.М., Антонова Т.С., Рамазанова С.А., Гучетль С.З., Челюстникова Т.А. Прорастание семян *Orobancha cumana* Wallr. под воздействием корневых выделений культур, не являющихся её хозяевами // *Масличные культуры*. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2011. – Вып. 1 (146–147). – С. 130–134.

42. Абдуллаева Я.А., Хаблак С.Г. Влияние корневых выделений гибридов кукурузы на прорастание семян заразихи (*Orobancha cumana* Wallr.) // *Вестник Алтайского ГАУ. Агроэкология*. – 2014. – № 1 (111). – С. 42–47.

43. Антонова Т.С., Алонсо Л.К., Стрельников Е.А., Арасланова Н.М. Стимулирующий эффект корневых экссудатов растений сорго, просо и

суданской травы на прорастание семян заразихи (*Orobancha cumana* Wallr.), паразитирующей на подсолнечнике в России // *Доклады РАСХН*. – 2015. – № 4. – С. 22–25.

44. Антонова Т.С., Стрельников Е.А., Арасланова Н.М., Рамазанова С.А. Адаптивные особенности в онтогенезе заразихи *Orobancha cumana* Wallr. на подсолнечнике. // *Масличные культуры*. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2012. – № 1 (150). – С. 110–116.

45. Антонова Т.С., Стрельников Е.А., Гучетль С.З., Челюстникова Т.А. Разнообразие форм заразихи на подсолнечнике на юге России // *Защита и карантин растений*. – 2014. – № 11. – С. 45–48.

46. Антонова Т.С., Арасланова Н.М., Рамазанова С.А., Гучетль С.З., Челюстникова Т.А. Морфотипы заразихи, паразитирующей на подсолнечнике в Ростовской области // *Масличные культуры*. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2010. – № 1 (142–143). – С. 38–46.

References

1. Terekhin E.S. Parazitnye tsvetkovye rasteniya. Evolyutsiya ontogeneza i obraz zhizni. – L.: Nauka, 1977. – S. 52–53, 62–67.

2. Tsvelev N.N., Terekhin E.S. Semeystvo Zarazikhovye (Orobanchaceae) // *V kn.: Zhizn' rasteniy. Tsvetkovye ili pokrytosemennye rasteniya (Magnoliophyta, ili Angiospermae) / Pod red. A.L. Takhtadzhiana* — M.: Prosveshchenie, 1981. – T. 5 (2). – S. 433–435.

3. Antonova T.S. Zarazikha na podsolnechnike. – Krasnodar: FGBNU VNIIMK; Prosveshchenie-Yug, 2018. – 58 s.

4. Gavrilova V.A., Anisimova I.N. Genetika kul'turnykh rasteniy. Podsolnechnik. – Spb.: VIR, 2003. – S. 80.

5. Sunflower broomrape parasitizing sunflower root, SEM // *Science Photo Library*. – 2023: [Elektronnyy resurs]. – URL: <https://www.sciencephoto.com/media/1266160/view/sunflower-broomrape-parasitising-sunflower-root-sem> ((besplatnyy rezervnyy istochnik – URL: <https://www.afloimages.com/search/orobanche%20-cumana.html>) (data obrashcheniya 06.12.2024).

6. Panchenko A.Ya., Antonova T.S. Ekstratsellyulyarnye fermenty zarazikhi podsolnechnoy pri proniknovenii ee v koren' khozyaina i zashchitnaya reaktsiya ustoychivyykh form podsolnechnika // *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*. – 1976. – Т. IX. – № 5. – S. 685–688.

7. Antonova T.S. K voprosu o roli ekstratsellyulyarnykh fermentov prorostka zarazikhi podsolnechnoy pri proniknovenii v ego korni // *Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK*. – 1996. – Vyp. 117. – S. 38–43.

8. Losner-Goshen D., Portnoy V.N., Maier A.M., Joel D.M. Pectolytic activity by the haustorium of the parasitic plant *Orobancha* L. (Orobanchaceae) in host roots // *Annals of Botany*. – 1998. – Vol. 81. – P. 319–326.
9. Plaza L., Fernandez I., Juan R., Pastor J., Pujadas A. Micromorphological studies on seeds of *Orobancha* species from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands, and their systematic significance // *Annals of Botany*. – 2004. – Vol. 94. – P. 167–178.
10. Joel D.M., Losner-Goshen D. The attachment organ of the parasitic angiosperms *Orobancha cumana* and *P. aegyptaca* and its development // *Canadian Journal of Botany*. – 1994. – Vol. 72. – P. 564–574.
11. Joel D.M., Chaudhuri S.K., Plakhine D., Ziadna H., Steffens J.C. Dehydrocostus lactone is exuded from sunflower roots and stimulates germination of the root parasite *Orobancha cumana* // *Phytochemistry*. – 2011. – Vol. 72(7). – P. 624–634.
12. Khablak S.G., Abdullaeva Ya.A., Ryabovol Ya.S. Izmenchivost' rasovogo sostava zarazikhi podsolnechnikovoy (*Orobancha cumana* Wallr.) i novye strategii zashchity ot parazita // *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii*. – 2018. – T. 22 (3). – S. 379–385. DOI: 10.18699/VJ18.374.
13. Zhuk A.V. K voprosu o gomologii gaustoriy paraziticheskikh tsvetkovykh rasteniy // V sb.: *Gomologii v botanike: opyt i refleksiya. Trudy IX shkoly po teoreticheskoy morfologii rasteniy «Tipy skhodstva i printsipy gomologizatsii v morfologii rasteniy»*. – SPb., 2001. – S. 170–186.
14. Korovkin O.A. *Anatomiya i morfologiya vysshikh rasteniy: slovar' terminov*. – M.: Drofa, 2007. – S. 34.
15. Takhtadzhyan A.L. Otdel Paporotnikovidnye (Polypodiophyta) // V kn.: *Zhizn' rasteniy. Mkh, plauny, khvoshchi, paporotniki, golosemennye rasteniya* / Pod red. I.V. Grushvitskogo i S.G. Zhilina – M.: Prosveshchenie, 1978. – T. 4. – S. 161–164.
16. Order Lamiales Bromhead // *WFO Plant List. Snapshots of the taxonomy, 2023*: [Elektronnyy resurs]. – URL: <https://wfo.plantlist.org/taxon/wfo-9000000283-2023-12?page=1> (data obrashcheniya 04.01.2025).
17. Timonin A.K., Sokolov D.D., Shipunov A.B. *Botanika. Sistematika vysshikh rasteniy*. – M.: Izd. tsentr «Akademiya», 2009. – T. 4. – Kn. 2. – S. 280–288.
18. Luley C.J. Biology and assessment of callus and woundwood // *Arborist News*. – April, 2015. – P. 12–21: [Elektronnyy resurs]. – URL: https://chris-luleyphd.com/wp-content/uploads/2016/12/Arborist-News-Callus-and-woundwood_Luley.pdf (data obrashcheniya 05.01.2025).
19. Koba V.P., Sakhno T.M., Khromov A.F. Otsenka bioekologicheskogo vzaimodeystviya drevesnykh rasteniy v parkakh Yuzhnogo berega Kryma // *Ekosistemy*. – 2018. – T. 16 (46). – S. 27–32.
20. Gaut B.S., Mil, A.J., Seymour D.K. Living with two genomes: Grafting and its implications for plant genome-to-genome interactions, phenotypic variation, and evolution // *Annual Review of Genetics*. – 2019. – Vol. 53. – P. 195–215.
21. Konstantinov D. Inoskulyatsiya i derev'ya // *Garden Modern*. – 2024: [Elektronnyy resurs]. – URL: <https://gardenmodern.ru/inoskulyatsiya-i-derevya/> (data obrashcheniya 05.01.2025).
22. Kalinin M.I. *Kornevedenie*. – M.: Ekologiya, 1991. – S. 52–53.
23. Koltunova A.I. O formirovani gorizontallykh struktury i srastanii kornevykh sistem v drevestoyakh sosny // *Eko-potentsial*. – 2013. – № 3–4. – S. 136–142.
24. Rakhtenko I.N. *Kornevye sistemy drevesnykh i kustarnikovykh porod*. – M.-L.: Goslesbumizdat, 1952. – S. 53–60.
25. Michurin I.V. O vegetativnoy gibridizatsii i mentorakh. *Izbrannye sochineniya*. – M.: OGIZ, 1948. – S. 313.
26. Škorić D., Păcureanu-Joița M., Sava E. Sunflower breeding for resistance to broomrape (*Orobancha cumana* Wallr.) // *AN. I.N.C.D.A. Fundulea*. – 2010. – Vol. LXXVIII (1). – P. 63–79.
27. Khatnyanskiy V.I., Antonova T.S., Detsyna A.A., Illarionova I.V. Otbor na ustoychivost' k zarazike rasy G iz populyatsii konditerskogo podsolnechnika // *Maslichnye kul'tury*. – 2021. – Vyp. 4 (188). – S. 3–7.
28. Khatnyanskiy V.I., Antonova T.S., Detsyna A.A., Illarionova I.V., Semerenko S.A. Seleksionno-geneticheskii metod bor'by s zarazikhoy rasy G iz populyatsii konditerskogo podsolnechnika // *Zashchita i karantin rasteniy*. – 2023. – № 4. – S. 40–43.
29. Bondorina I.A. Diagnostika sovместимости komponentov privivki // *Nauchnyy zhurnal KubGAU*. – 2011. – № 71 (07): [Elektronnyy resurs]. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/diagnostika-sovmestimosti-komponentov-privivki> (data obrashcheniya: 06.01.2025).
30. Li Q., Zhang S., Wang J. Transcriptome analysis of callus from *Picea balfouriana* // *BMC Genomics*. – 2014. – Vol. 15. – P. 553. DOI: 10.1186/1471-2164-15-553.
31. Ermishin A.P., Voronkova E.V. *Biotehnologiya rasteniy i biobezopasnost': posobie*. – Minsk: BGU, 2015. – S. 40–41; 50–55; 108–113.
32. Voronina A.V., Vishnyakova A.V., Komarin R.A., Monakhos S.G. *Osnovy biotehnologii sado-vykh kul'tur*. – M.: FGBOU MSKha imeni K.A. Timiryazeva, 2023. – S. 28–35; 50–52; 58–62. DOI: 10.26897/978-5-9675-1981-9-2023-138.
33. Feher A. Callus, dedifferentiation, totipotency, somatic embryogenesis: what these terms mean in the

era molecular plant biology? // *Frontiers in Plant Science*. – 2019. – Vol. 10 (536). – 11 p. DOI: 10.3389/fpls.2019.00536.

34. Zinatullina A.E. Strukturnye osobennosti kletok eksplantov in vitro i formirovaniye morfogenykh kallusov in vitro (obzor) // *Biomika*. – 2021. – T. 13. – № 1. – S. 8–19. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-2.

35. Kruglova N.N., Titova G.E., Sel'dimirova O.A., Zinatullina A.E. Tsitofiziologicheskie osobennosti eksperimental'noy sistemy “zarodysh in vivo – kallus in vitro” khlebykh zlakov // *Ontogenez*. – 2021 – T. 52. – № 4. – S. 237–253. DOI: 10.31857/S0475145021040042.

36. Kruglova N.N., Sel'dimirova O.A., Zinatullina A.E. Kallus in vitro kak model'naya sistema dlya izucheniya organogeneza rasteniy // *Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN*. – 2019. – № 2. – S. 44–54. DOI: 10.31040/2222-8349-2019-0-2-44-54.

37. Larkin P.J., Scowcroft W.R. A novel source of variability from cell cultures for plant improvement // *TAG*. – 1981. – Vol. 60. – No. 4. – P. 197–214.

38. Rai M.K., Kalia R.K., Singh R., Gangola M.P., Dhawan A.K. Developing stress tolerant plants through in vitro selection – An overview of the recent progress // *Environ. Exp. Bot.* – 2011. – Vol. 71. – P. 89–98.

39. Ryabushkina N.A. Klonal'naya i mikroklonal'naya izmenchivost' rasteniy // *Biotekhnologiya. Teoriya i praktika*. – 2014. – № 2. – S. 17–27. DOI: 10.11134/btp.2.2014.

40. Antonova T., Araslanova N., Iwebor M., Saukova S. Evolution of *Orobancha cumana* Wallr. in intensive sunflower cultivation in regions of Russian Federation // *Proc. of 5th Intern. Symp. on Broomrape in Sunfl.*, November 1–3, Antalya, Türkiye, 2023. – P. 33–34.

41. Araslanova N.M., Antonova T.S., Ramazanova S.A., Guchetl' S.Z., Chelyustnikova T.A. Prorastanie semyan *Orobancha cumana* Wallr. pod vozdeystviem kornevykh vydeleniy kul'tur, ne yavlyayushchikhsya ee khozyaevami // *Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK*. – 2011. – Vyp. 1 (146–147). – S. 130–134.

42. Abdullaeva Ya.A., Khablak S.G. Vliyanie kornevykh vydeleniy gibridov kukuruzy na prorastanie semyan zarazikhi (*Orobancha cumana* Wallr.) // *Vestnik Altayskogo GAU. Agroekologiya*. – 2014. – № 1 (111). – S. 42–47.

43. Antonova T.S., Alonso L.K., Strel'nikov E.A., Araslanova N.M. Stimuliruyushchiy effekt kornevykh eksudatov rasteniy sorgo, proso i sudanskoy travy na prorastanie semyan zarazikhi (*Orobancha cumana* Wallr.), parazitiruyushchey na podsolnechnike v Rossii // *Doklady RASKhN*. – 2015. – № 4. – S. 22–25.

44. Antonova T.S., Strel'nikov E.A., Araslanova N.M., Ramazanova S.A. Adaptivnye osobennosti v

ontogeneze zarazikhi *Orobancha cumana* Wallr. na podsolnechnike. // *Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK*. – 2012. – № 1 (150). – S. 110–116.

45. Antonova T.S., Strel'nikov E.A., Guchetl' S.Z., Chelyustnikova T.A. Raznoobrazie form zarazikhi na podsolnechnike na yuge Rossii // *Zashchita i karantin rasteniy*. – 2014. – № 11. – S. 45–48.

46. Antonova T.S., Araslanova N.M., Ramazanova S.A., Guchetl' S.Z., Chelyustnikova T.A. Morfotipy zarazikhi, parazitiruyushchey na podsolnechnike v Rostovskoy oblasti // *Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK*. – 2010. – № 1 (142–143). – S. 38–46.

Сведения об авторах

С.В. Зеленцов, зав. отд., гл. науч. сотр., д-р с.-х. наук, чл.-корр. РАН

А.А. Децына, зав. лаб., вед. науч. сотр., канд. с.-х. наук

Е.В. Мошненко, вед. науч. сотр., канд. биол. наук

И.В. Илларионова, ст. науч. сотр., канд. с.-х. наук

В.И. Хатнянский, зав. отд., вед. науч. сотр., канд. с.-х. наук

Получено/Received

14.01.2025

Получено после рецензии/Manuscript peer-reviewed

20.01.2025

Получено после доработки/Manuscript revised

20.01.2025

Принято/Accepted

31.03.2025

Manuscript on-line

25.05.2025