

# GENETICA, BIOLOGIA MOLECULARĂ ȘI AMELIORAREA

## TRANSFERUL INTERSPECIFIC DE FITOHORMONI ÎN PATOSISTEME VEGETALE

Port Angela, Duca Maria

*Centrul Genetică Funcțională, Universitatea de Stat din Moldova*

### Rezumat

Plantele parazite în decursul ontogenezei prezintă o sincronizare înaltă a proceselor de dezvoltare cu cele ale plantei gazdă. Patogenii percep și se sensibilizează la fluxul de semnale chimice, generate de starea fiziologică a gazdei, prin modificări în metabolism și răspunsuri celulare (sporirea vigurozității, a gradului de virulență sau a rezistenței la stresul biotic). Astfel de semnale în comunicarea interspecifică includ diferiți compuși micro- și macromoleculari. Lucrarea prezintă analiza unor date și interpretări recente cu referire la transferul bidirecțional al diferitelor clase de fitohormoni și implicațiile acestora în formarea patosistemului și influențarea fiziologiei organismului gazdă în beneficiul dezvoltării plantei parazit.

*Cuvinte-cheie:* plante parazite, fitohormoni, transfer interspecific, patosistem.

-----  
*Adresa pentru corespondență:* dr. Port Angela, Universitatea de Stat din Moldova, str. Academiei, 3/2, MD-2028, Chișinău, Republica Moldova, e-mail: [portang@yahoo.com](mailto:portang@yahoo.com)

### Introducere

Angiospermele parazite, datorită gradului înalt de heterogenitate structurală și funcțională, sunt pe larg răspândite în diferite ecosisteme, inclusiv în cele agricole, provocând daune considerabile. Diversitatea biologică a acestor specii de plante este rezultatul coevoluției gazdă-parazit, reflectată în modificări adaptive ale modului de nutriție, de la cel hemiparazit, în care se menține activitatea fotosintetică, la holoparazit, caracteristic reprezentanților aclorofili, dependenți total de gazdelor lor [8,17]. Alte trăsături distinctive interspecifice se manifestă în funcție de regiunea de atașare la gazdă (tulpini, rădăcini), declanșarea germinării (dependența de anumite semnale chimice generate de gazdă, așa ca fenoli, flavonoizi, chinone etc.) [10, 14, 52], particularitățile anatomice de formare a conexiunilor vasculare (xilem și/sau floem) cu rol decisiv în calitatea și cantitatea de resurse dobândite de patogen [14, 32]. Însă, toate speciile de plante parazite au o singură caracteristică comună – *capacitatea de a forma haustori* – structuri multicelulare invazive, definitorii pentru dezvoltarea asociațiilor parazitare și care le disting de epifite și micoheterotrofe, acestea utilizând gazdele autotrofe, fie în calitate de suport fizic, fie ca intrermediari cu micorize [45, 54].

Haustorii, atât la plantele hemiparazite, cât și la cele holoparazite se dezvoltă din pre-haustori, care devin maturi în decursul penetrării și invaziei țesuturilor gazdă pentru a dobândi nutrienți și apă. De asemenea, prin haustori are loc transferul de la parazit la gazdă a unor compuși moleculari, inclusiv ARN-uri, proteine, fitormoni care sporesc virulența – una din particularitățile fiziologice ale patogenilor de care depinde gravitatea

antofitozelor [10, 17, 30]. Anatomia celulelor haustoriale și dovezile empirice privind transportul bidirecțional, indică interfața gazdă-parazit ca un epicentru al comunicării între specii diferite de angiosperme [8, 28, 49].

Disfuncțiile metabolice care se produc în plantele bolnave determină, pe măsura evoluției bolii, modificări structurale și morfologice. Multe dintre aceste modificări au la bază dereglări ale echilibrului hormonal, ca urmare a faptului că, patogenii pot sintetiza unii hormoni cu acțiuni interferente în căile de transducere a semnalelor la gazde, facilitând astfel infecția [31, 40]. Deși, procesele de biosinteză și funcțiile de reglare ale fitohormonilor sunt intens cercetate la plantele fotoautotrofe [4, 11, 26], în cazul antofitelor parazite, aceste aspecte sunt puțin elucidate.

În contextul celor expuse, lucrarea prezintă analiza unor date recente cu referire la transferul interspecific al diferitelor clase de fitohormoni și implicațiile acestora în formarea patosistemului și influențarea fiziologiei organismului gazdă în beneficiul dezvoltării plantei parazit.

Plantele parazite în decursul ontogenezei (fazele de germinare, pre-haustoriu, post-haustoriu, maturitate) relevă o sincronizare înaltă a proceselor de dezvoltare cu cele ale plantei gazdă, ceea ce demonstrează comunicarea între aceste două componente ale patosistemului. Patogenii percep și se sensibilizează la fluxul de semnale chimice, generate de starea fiziologică a gazdei, prin modificări în metabolism și răspunsuri celulare (sporirea vigurozității, a gradului de virulență sau a rezistenței la stresul biotic). Astfel de semnale, de comunicare interspecifică, includ diverși compuși chimici micro- și macromoleculari, inclusiv diferite clase de acizi nucleici și hormoni vegetali. Spre deosebire de microARN și alte clase de ARN-uri de mici dimensiuni, care modulează posttranscripțional activitatea unor gene țintă [18, 27, 36, 50], hormonii generează efecte de reglare sistemică, convergentă ale mai multor căi metabolice, în desfășurarea programelor morfogenetice și de dezvoltare a plantelor [11, 26, 37].

**Citochininele** sunt considerate un factor major de inducere și declanșare a proceselor biochimice de semnalizare în dezvoltarea structurilor invazive ale plantelor parazite (haustoriilor) [26, 28]. Totodată, angiospermele parazite, prin translocări de citochinine, intervin în stuctura și morfologia organelor gazdei, în avantajul sau, fenomen posibil datorită rolului fiziologic pe care îl are această clasă de hormoni în diviziunea și diferențierea celulară [40, 41].

Investigațiile recente privind particularitățile de formare a pre-haustorului la holoparazitul *Phelipanche ramosa*, au relevat în rizosfera plantelor gazdă (*Brassica napus*) compuși alelochimici cu activitate de inductor și stimulator a agresivității patogenului. Prin cromatografie lichidă ultra-performantă, cuplată cu spectrometrie de masă, a fost pus în evidență un compus citochininic (dihidrozeatină) în exudatul radicular de rapiță. De asemenea, citochinine în concentrații fiziologic active ( $10^{-7}$ – $10^{-8}$  M) au fost identificate și în plantele parazite. Aceste date sunt susținute și de cele ale transcriptomului semințelor germinate, tratate cu exudat radicular de rapiță sau cu t/zeatină exogenă, care au relevat, în faza de inițiere a haustorului, supraexpresia unor gene (*PrRR5*, *PrCKX2* și *PrCKX4*) implicate în metabolismul citochininelor [15]. Caracteristici anatomice specifice structurilor invazive timpurii, descrise la diverse hemi- și holoparazite, precum: blocarea tranzitorie a creșterii, apex tumefiat și celule epidermice elongate [9, 28], au fost observate și în cazul radiculelor de *P. ramosa* în prezența exudatelor de *B. napus* neinfectate. Aceste rezultate demonstrează modul

constitativ de sinteză și desorbție de către rădăcinile gazdei a moleculelor active, responsabile de modificările persistente în diviziunea și diferențierea celulară din apexul radicular al plantelor parazite [15]. Rolul citochininelor în diferențierea și creșterea celulelor a fost demonstrat la *Rhinanthus minor*, care s-au evidențiat prin concentrații mari de fitohormon prelevat din xilemul plantei gazdă [19], precum și la alte specii de hemiparazite și holoparazite în culturile *in vitro* [14].

În funcție de agentul patogen, hormonii facilitează nu doar invazia gazdei (*susceptibilitatea indusă de citochinine*), dar reglează predominant și etapele ulterioare ale dependenței parazitare, de exemplu, aprovizionarea cu nutrienți și organogeneza. Astfel, expresia genelor de biosinteză a citochininelor a fost stimulată în haustorul la *Phtheirospermum japonicum*, acțiune asociată cu conținuturi semnificative de fitohormon în partea superioară a regiunii de infecție a gazdei. Translocarea parazit-gazdă a citochininelor induce hipertrofia rădăcinii gazdei (o creștere secundară sporită) - fenomen observat în infecțiile multor plante parazite, fiind asociat cu preluarea nutrienților [32, 40].

În cadrul altor cercetări, a fost identificat că leziunile tisulare provocate de interacțiunea plantei gazdă (*Arabidopsis thaliana*) cu planta parazit (*P. japonicum*) determină supraexpresia genelor (*AHK3,4*) din calea de semnalizare a citochininelor [41]. Este important de menționat că, acest efect de reglare genică nu se constată și la genele (*IPT1,3,5,7*) responsabile de biosinteza fitohormonului. Plantele autotrofe care au prezentat hipertrofie ca rezultat al infecției s-au caracterizat prin valori reduse a indicilor morfologici, fapt ce sugerează că translocarea citochininelor de la parazit la gazde este un factor de succes al parazitismului [41].

Informațiile acumulate până în prezent, cu referire la utilizarea de către diverse plante parazite a citochininelor în răspândirea infecției, demonstrează rolul de bază al acestui hormon ca factor de virulență în patogeneză, relevând totodată și o posibilă strategie comună în dezvoltarea interacțiunilor parazitare la plante.

**Auxinele** (AIA, acidul 3-indolil-acetic) reprezintă hormoni vegetali cu o semnificație fiziologică largă în diverse răspunsuri de creștere a plantelor autotrofe, pe parcursul întregului ciclu de viață, precum reglarea formării țesutului vascular, a rădăcinilor laterale, menținerea polarității și dominanței apicale, realizarea mișcărilor de creștere, răspunsul la stresul biotic și abiotic [11].

În cazul plantelor parazite, efectele de reglare hormonală sunt puse în evidență începând cu etapa de germinare a semințelor, când au loc procesele de remobilizare a substanțelor de rezervă și activare a metabolismului primar. De exemplu, semințele de *Orobancha ramosa* și *Orobancha cumana* în stare latentă conțin concentrații înalte de auxine, în forma conjugată, care treptat, în perioada de imbibitiție, sunt eliberate din complexe proteice, devenind active [38]. Astfel, în mediul în care au fost incubate semințele, timp de 24 de ore, în prezența stimulatoarelor din exudatul radicular al potențialelor gazde (*Nicotiana tabacum* și *Helianthus annuus*) a fost înregistrată sporirea conținutului de AIA. Compusul hormonal nu a fost identificat, atunci, când semințele au fost îmbibate pe substrat cu exudate radiculare non-gazdă sau apă, care nici nu au germinat, fapt ce demonstrează că, acumularea AIA este o condiție necesară pentru declanșarea germinării în prezența inductorilor gazdei. Spre deosebire de AIA, acidul abscisic - un alt hormon cuantificat prin cromatografia de gaze cuplată cu spectrometria

de masă, a prezentat valori nemodificate ale conținutului, atât din semințele plantei parazit, cât și din mediul de imbițiție timp de 1, 3, 5 și 7 zile [38].

Formarea și menținerea axelor de polaritate în diferențierea specifică a elementelor vasculare în patosisteme constituie unul din efectele multiple ale auxinelor în dezvoltarea relației parazitare la plante [8, 32]. În celulele din apexul haustorului hemiparazitului *Phtheirospermum japonicum* a fost pusă în evidență supraexpresia genelor care codifică o clasă de flavin monooxygenase (YUC3) - enzime din calea metabolică de sinteză a auxinelor, efect corelat cu sporirea conținutului de fitohormon, progresul diviziunii celulare și al invaziei celulelor intruzive în țesuturile gazdei [21, 49]. Valori majorate în concentrația auxinei au fost observate și în stadiile ulterioare, mai târziu, ale dezvoltării haustorului (1-2 zile post-infecție), fiind asociate cu nivelul înalt de transcripție sincronizată a genelor proteinelor transportoare, care asigură efluxul (Pin-formed, PIN) și influxul (Auxin1/like-Aux1, AUX1/LAX) de auxine [48].

Gradientul diferențiat al auxinelor, menținut de transportorii proteici, este crucial pentru formarea conexiunilor xilemice între plantă parazit și gazda acestuia. A fost elucidată perturbarea diferențierii elementelor traheare în haustor, în condiții de inhibare a activității transportorilor de auxine și lipsa unor efecte imediate, când se aplica inhibitori ai biosintezei, fapt ce relevă importanța fluxului hormonal în timpul formării conexiunilor vasculare comune [48, 49]. Totodată, silențierea *YUC3* în rădăcinile de *P. japonicum* (prin strategie antisens) a determinat reducerea semnificativă a numărului de haustori normal dezvoltați, precum și formarea ectopică a unor structuri asemănătoare haustorului [48, 57].

În aceeași ordine de idei se înscriu și rezultatele care au pus în evidență acțiunea exogenă a acidului a-naftilacetic (NAA) sau IAA în organogeneză haustorială și lipsa răspunsului biologic în prezența acidului b-naftil acetic cu o structură similară, dar fără activitate auxinică [41]. De asemenea, prin tratamente cu acid p-clorofenoxiizobutiric (PCIB), care este un inhibitor al activității auxinice sau cu acid 1-N-naftilftalamic (NPA) - inhibitor al transportului auxinei, s-a reușit reducerea considerabilă a frecvenței de infectare a plantelor de *A. thaliana* cu *Orobanchae aegyptiaca* [2].

Dezvoltarea, atât a haustorului, cât și a rădăcinilor laterale, necesită acumularea diferențiată a auxinelor [21, 45, 54]. Transcriptomul indus de sporirea locală a concentrației de auxine, fenomen tipic formării rădăcinilor laterale, este parțial similar cu cel al haustorului [86, 95]. Un factor de reglare ar putea fi proteinele LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN (LBD), active în avalul caili de semnalizare a auxinelor, genele acestor compuși proteici fiind supraexpresate în haustorii mai multor specii de plante parazit [20]. Gene codificatoare de proteine transportoare și componenți din căile de semnalizare reglate de auxine se transcriu intens în haustorii diferitor specii de *Orobanchaceae* [51], precum și a celor din familia *Santalaceae*, de exemplu hemiparazitele *Cuscuta* ssp. și *Thesium chinense* [35, 55, 56].

Alte cercetări recente au demonstrat că, silențierea genelor componenților de semnalizare ETHYLENE RESPONSE 1 (ETR1) și ETHYLENE INSENSITIVE 2 (EIN2) indusă, prin mutageneză, la plantele parazit (*P. japonicum*), a rezultat într-o activitate intensă de proliferare a celulelor apexului haustorial, fără capacitatea de a se diferenția în celule intruzive [10]. Autorii s-au expus asupra semnificației reglării auxin-etilen dependente în inițierea dezvoltarea a noi celule intruzive din celulele epidermei, după ce haustorul a stabilit contactul tisular cu gazda [10].

**Giberelinele** (AG) sunt fitohormonii cu acțiune multilaterală în creșterea și dezvoltarea organismelor vegetale, manifestată sinergic/antagonist cu ceilalți hormoni cunoscuți [37]. Investigarea rolului giberelinelor în dezvoltarea plantelor parazite a relevat acțiunea stimuloare a acestora în condiționarea semințelor de *Orobancha cumana*, *Phelipanche aegyptiaca* [25] și *Orobancha minor* [43]. Facultatea de germinare a semințelor de *O. minor* a crescut ca răspuns la strigolactone, atunci când acestea au fost expuse tratamentului preliminar cu gibereline ( $AG_3$ ), în special în condiții reduse de lumină și temperatură [39, 47]. Joel și colab. [24] au asociat activitatea înaltă de transcripție genică, din perioada condiționării semințelor, cu biosinteza giberelinelor și alte activități metabolice [39]. Au fost identificate, cel puțin, trei forme de gibereline ( $AG_{38}$ ,  $AG_{47}$  și  $AG_{58}$ ) sintetizate de plantele parazite (*O. minor*) [42].

Conform unor studii recente, tratamentul cu gibereline nu induce direct declanșarea germinării la speciile de *Orobancheaceae* [34, 52], analog plantelor autotrofe [3]. De asemenea, a fost constatat că acești hormoni micșorează conținutul stigolactonelor în plantele gazdă prin reglarea expresiei genelor de biosinteză [22]. Mai mult ca atât, autorii cercetării au obținut un efect redus de contaminare a plantelor de *Oryza sativa* cu fitoparazitul *Striga hermonthica*, la tratarea cu gibereline fiziologic active ( $GA_1$ ,  $GA_3$ , și  $GA_4$ ), concluzionând ca efectul hormonal se răsfrânge asupra capacității de germinare a semințelor plantei parazit și nu a însușirilor invazive ale acestora. În premiera, a fost demonstrată interferența dintre căile de semnalizare a giberelinelor și strigolactonelor, fiind remarcată posibilitatea de utilizare a giberelinelor pentru combaterea infecțiilor cu buruieni parazite [22].

**Acidul abscisic** (ABA) reprezintă hormonul care mediază răspunsul plantelor expuse la acțiunea factorilor de stres biotic și abiotic, prin controlul diferitor procese, așa ca, starea de repaus, germinarea și creșterea în faza juvenilă, rezistența și toleranța la stres, senescența [11]. De asemenea, au fost relevate implicații ale ABA în fiziologia patosistemelor cu antofitele parazite. Un exemplu, în acest sens, poate fi menționat efectul de creștere a nivelului de expresie a genelor din calea de biosinteză a ABA și a celor care răspund la semnalul hormonal, indus la plantele de *Solanum lycopersicum* de infecția cu *P. ramosa* [46]. Prin investigații proteomice a fost stabilită sinteza sporită a proteinelor, dependentă de ABA, doar în extractele radiculare ale formelor de *Pisum sativum*, rezistente la infecția cu *Orobancha crenata*, sugerând că semnalizarea mediată de acest hormon este importantă pentru răspunsurile de apărare la patogen [5].

Variația conținutului de ABA în plantele gazdă din diverse patosisteme nu reflectă o tendință generală, chiar dacă paraziții au același grad de dependență nutrițională (hemiparazit), așa cum este cazul plantelor *Zea mays* și *Sorghum bicolor*, la care infecția cu *Striga hermonthica* a determinat acumularea hormonilor [12, 44] – efect neobservat în asociația parazită dintre *Hordeum vulgare* și *Rhinanthus minor* [7, 23].

Plantele parazite, investigate în contextul elucidării rolului ABA în dezvoltarea însușirilor invazive, de asemenea, prezintă modificări în concentrația acestui hormon. Astfel, întreruperea stării de latență și declanșarea germinării semințelor de *Orobancha minor* a fost asociată cu reducerea concentrației de la 250 la 100 ng/g semințe, în decursul a 6 zile de condiționare [6]. A fost elucidat că GR24 induce germinarea semințelor de *P. ramosa*, stimulând expresia genei *PrCYP707A1* care este implicată în catabolismul ABA [29]. Aplicarea unui inhibitor enzimatic responsabil de degradarea hormonului - abscinazol-E2B a inhibat complet germinarea semințelor de *P. ramosa*

[33]. Prezintă interes rezultatele tratamentului exogen cu fluridonă - un inhibitor al biosintezei ABA, prin care s-a obținut un răspuns mai bun al *O. minor* la acțiunea stimulenților de germinare (strigolactone) [6] și astfel o posibilitate de a stimula direct germinarea semințelor de *P. aegyptiaca* [1].

O dinamica cantitativă fluctuantă a ABA a fost relevată și în fazele ulterioare de dezvoltare a patogenului. De exemplu, hemiparasitul *R. minor*, după atașare, se remarcă prin creșterea, cu mai mult de 50 de ori, a conținutului de ABA în comparație cu gazda sa (*Hordeum vulgare*) [23]. Rolul concentrațiilor crescute de ABA în patositem nu este bine cunoscut, iar efectele fiziologice la gazdă și parazit pot fi diferite. La plantele fotoautrofe, nivelul de ABA sporit este unul dintre răspunsurile la stresul hidric, fiind implicat în reglarea închiderii/deschiderii stomatelor [16].

În cazul plantelor parazit, reacția fiziologică de închidere /deschidere a stomatelor este reglată în mod diferit, după un mecanism similar plantelor autotrofe, atunci când nu este condiția parazită, și din contra, în patosisteme, stomatele sunt deschise aproape continuu, fără un semnal de stres hidric perceput. Astfel, a fost relevat faptul că fanerogamele parazite, spre deosebire de organismele fotoautotrofe sunt mai puțin sensibile la ABA, întrucât stomatele acestora rămân deschise aproape constant, în pofida concentrațiilor foarte mari de ABA.

Se consideră că *S. hermonthica* este puțin sensibilă la fitohormon, datorită unei mutații la nivelul secvenței de aminoacizi a proteinei fosfataza 2C (ShPP2C1) -componentul cheie din calea de semnalizare ABA, devenind astfel nerecunoscută de către receptorul ABA (PYL) [13]. Aceste afirmații sunt argumentate și de faptul că plantele transgenice de *Arabidopsis*, care conțin proteina cu mutația ShPP2C1 nu răspund la acidul abscisic, ceea ce denotă că ShPP2C1 funcționează ca regulator negativ, dominant al transducției semnalului hormonal. Datorită proprietății de desensibilizare a țesuturilor plantei parazit, se menține un nivel ridicat de transpirație, și astfel, are loc preluarea eficientă a nutrienților de la gazdă în condiții de secetă. Același tip de mutație a fost identificat și la plantele de *S. asiatica*, dar nu și la cele de *P. japonicum*, sugerând faptul că modificarea genetică respectivă ar putea fi specifică doar plantelor parazite din zonele aride [13, 53].

În concluzie, se poate afirma că au fost obținute realizări importante, care elucidează semnificația transferului bidirecțional al compușilor de natură hormonală în comunicarea interspecifică gazdă-parazit la angiosperme și pot servi o platformă de informații primare pentru noi proiecte de cercetare în domeniul fitopatologiei.

De menționat că, progresul investigării patositemelor cu plante parazite, spre deosebire de alte asociații patogene fungice sau bacteriene, este perezitat de un șir de impedimente și necunoscute, precum dificultăți de creștere a paraziților fără gazde, gazda și parazitul sunt angiosperme, numărul mic de genomuri și transcriptomuri cunoscute la plantele parazite etc. Aceste probleme experimentale și informaționale vor fi soluționate pe măsura disponibilității mai multor date și instrumente genomice pentru plantele parazite.

### Concluzii

- Au fost obținute un șir de realizări importante care elucidează semnificația transferului bidirecțional al fitohormonilor în formarea patosistemului și influențarea fiziologiei organismului gazdă în beneficiul dezvoltării plantei parazit.

- Este constatată acțiunea citochininelor și auxinelor ca factori principali de virulență. Hormonii sunt implicați în dezvoltarea timpurie a haustoriilor și a sistemului

vascular comun – structuri indispensabile realizării funcției de parazitare și infecției plantelor gazdă. Caracterul similar al efectelor produse de acești compuși în diverse patosisteme indică asupra unor mecanisme nespecifice de formare a interacțiunilor compatibile gazdă-parazit la plante.

- Rolul giberelinelor în dezvoltarea plantelor parazite este explicat prin acțiunea stimulatorie a proceselor metabolice din perioada pre-germinativă (condiționarea semințelor). Actualmente, lipsesc date care ar demonstra posibile implicații ale giberelinelor în manifestarea însușirilor invazive ale plantelor parazite. Mai mult ca atât, este argumentată posibilitatea de utilizare a giberelinelor pentru combaterea infecțiilor cu buruieni parazite, grație efectului de inhibare a sintezei strigolactonelor de către plantele gazdă.

- Plantele parazite prezintă variații în concentrația acidului abscizic, asociate cu întreruperea stării de latență a semințelor și procese de creștere post-germinativă, după atasare la planta gazdă, cu tendințe specifice în funcție de componentele patosistemului vegetal.

**Cercetările au fost realizate în cadrul programului instituțional 20.80009.5107.01 „Studii genetico-moleculare și biotehnologice ale florii-soarelui în contextul asigurării managementului durabil al ecosistemelor agricole”.**

### Bibliografie

1. Bao Y. et al. Transcriptome analysis of *Phelipanche aegyptiaca* seed germination mechanisms stimulated by fluridone, TIS108, and GR24. PloS One. 2017, v. 12, 19 p.
2. Bar-Nun N., Sachs T, Mayer A. A role for IAA in the infection of *Arabidopsis thaliana* by *Orobancha aegyptiaca*. Ann Bot. 2008, v. 101(2), p. 261-265.
3. Brun G. et al. Seed germination in parasitic plants: what insights can we expect from strigolactone research?, Journal of Experimental Botany. 2018, v. 69 (9), p. 2265–2280.
4. Bustillo-Avendano E. et al. Regulation of hormonal control, cell reprogramming, and patterning during *de novo* root organogenesis. Plant Physiol. 2018, v. 176, p. 1709–1727.
5. Castillejo A. et al. A proteomic approach to studying plant response to crenate broomrape (*Orobancha crenata*) in pea (*Pisum sativum*). Phytochemistry. 2004, v. 65, p.1817–1828.
6. Chae S., et al. Fluridone and norflurazon, carotenoid-biosynthesis inhibitors, promote seed conditioning and germination of the holoparasite *Orobancha minor*. Physiologia Plantarum 2004. V.120, p.328–337.
7. Cheng X. et al. The role of endogenous strigolactones and their interaction with ABA during the infection process of the parasitic weed *Phelipanche ramosa* in tomato plants. Frontiers in Plant Science. 2017, v. 8, 13 p.
8. Clarke C. et al. Molecular dialog between parasitic plants and their hosts. Annu Rev Phytopathol. 2019, v. 57(1), p. 279-299.
9. Cui S. et al. Haustorial hairs are specialized root hairs that support parasitism in the facultative parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. Plant Physiology. 2016, vol. 170, p. 1492–1503.
10. Cui S. Ethylene signaling mediates host invasion by parasitic plants. Sci Adv. 2020, v.6 (44) 11 p.
11. Emenecker R., Strader L. Auxin-abscisic acid interactions in plant growth and development. Biomolecules, 2020, vol. 10 (2), 15 p.
12. Frost D. et al. *Striga hermonthica* reduces photosynthesis in sorghum: the importance of stomatal limitations and a potential role for ABA? Plant, Cell Environ. 1997, vol. 20, p. 483–492.
13. Fujioka H. et al. Aberrant protein phosphatase 2C leads to abscisic acid insensitivity and high transpiration in parasitic *Striga*. Nature Plants. 2019, v. 5, p.258–262.

14. Goyet V. et al. Haustorium Inducing Factors for Parasitic Orobanchaceae. *Front Plant Sci.* 2019, v. 10, p. 1-8.
15. Goyet V. et al. Haustorium initiation in the obligate parasitic plant *Phelipanche ramosa* involves a host-exudated cytokinin signal. *J. Exp. Bot.* 2017, v. 68, p. 5539–5552.
16. Hsu P. et al. Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure. *Plant J.* 2021, v.105, p.307-321.
17. Hu L. et al. The Effect of Virulence and Resistance Mechanisms on the Interactions between Parasitic Plants and Their Hosts. *Int J Mol Sci.* 2020, vol. 21(23), 27 p.
18. Hudzik C. et al. Exchange of Small Regulatory RNAs between Plants and Their Pests. *Plant Physiol.* 2020, v. 182(1) p. 51-62.
19. Hwang I., Sheen J., Muller B. Cytokinin signaling networks. *Annu Rev Plant Biol.*, 2012, v. 63, p. 353-380.
20. Ichihashi Y. et al. Common mechanisms of developmental reprogramming – lessons from regeneration, symbiosis and parasitism. *Frontiers in Plant Science.* 2020, v.11, 10 p.
21. Ishida J. et al. Local auxin biosynthesis mediated by a YUCCA flavin monooxygenase regulates haustorium development in the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. *Plant Cell.* 2016, v. 28, p. 1795–1814.
22. Ito S. et al. Regulation of Strigolactone Biosynthesis by Gibberellin Signaling. *Plant Physiol.* 2017, vol. 174 (2), p. 1250-1259.
23. Jiang F., Jeschke W., Hartung W. Abscisic acid (ABA) flows from *Hordeum vulgare* to the hemiparasite *Rhinanthus minor* and the influence of infection on host and parasite abscisic acid relations. *J. Exp. Bot.* 2004, v. 55, p. 2323–2329.
24. Joel D. et al. Biology and Management of Weedy Root Parasites. In: Janick, J., (Ed.), *Horticultural Reviews.* John Wiley and Sons, 2006, v. 33, p. 267-349.
25. Joel D. et al. Seed conditioning and its role in *Orobanche* seed germination: Inhibition by Paclobutrazol. In: *Proceedings of Intern. Workshop on Orobanche Research, FRG, 1989.* p. 147–156.
26. Kieber J., Schaller G. Cytokinin signaling in plant development. *Development.* 2018, v. 145(4), 7 p.
27. Kim G. et al. Genomic-scale exchange of mRNA between a parasitic plant and its hosts. *Science.* 2014, v. 345, p. 808–811.
28. Kokla A., Melnyk C. Developing a thief: Haustoria formation in parasitic plants. *Developmental biology.* 2018, p. 53-59.
29. Lechat M. *PrCYP707A1*, an ABA catabolic gene, is a key component of *Phelipanche ramosa* seed germination in response to the strigolactone analogue GR24. *Journal of Experimental Botany.* 2012, v. 63, p. 5311–5322.
30. Li C. et al. Mobile FT mRNA contributes to the systemic florigen signalling in floral induction. *Sci. Rep.* 2011, v. 1 (73), 6 p.
31. Ma KW, Ma W. Phytohormone pathways as targets of pathogens to facilitate infection. *Plant Mol Biol.* 2016, vol. 91(6), p. 713-725.100.
32. Mutuku J. et al. Orobanchaceae parasite – host interactions. *New Phytol.* 2020, 14 p.
33. Okazaki M. et al. Abscinazole-E2B, a practical and selective inhibitor of ABA 8'-hydroxylase CYP707A. *Bioorganic & Medicinal Chemistry,* 2012, v. 20, p. 3162–3172.
34. Pereira R. et al. Gibberellic and kaurenoic hybrid strigolactone mimics for seed germination of parasitic weeds. *Pest Management Science.* 2017, v.73, p. 2529–2537.
35. Ranjan A. et al. De novo assembly and characterization of the transcriptome of the parasitic weed *Cuscuta pentagona* identifies genes associated with plant parasitism. *Plant Physiol.* 2014, v. 166, p. 1186–1199.
36. Shahid S. et al. MicroRNAs from the parasitic plant *Cuscuta campestris* target host messenger RNAs. *Nature.* 2018, v. 553, p. 82–85.



37. Shaopei G., Chengcai C. Gibberellin Metabolism and Signaling: Targets for Improving Agronomic Performance of Crops. *Plant and Cell Physiology*. 2020, v. 61 (11), p. 1902–1911. 58.
38. Slavov S. et al. IAA production during germination of *Orobanche* spp. seeds. *J Plant Physiol*. 2004 v. 161 (7) p. 847-853.
39. Song W. Et al. Germination response of *Orobanche* seeds subjected to conditioning temperature, water potential and growth regulator treatments. *Weed Res*. 2005, v. 45, p. 467–476.
40. Spallek T, et al. Same tune, different song-cytokinins as virulence factors in plant–pathogen interactions? *Current Opinion in Plant Biology*. 2018, v. 44, p. 82–87.
41. Spallek T. et al. Interspecies hormonal control of host root morphology by parasitic plants. *PNAS*. 2017. v. 114, p. 5283–5288.
42. Suzuki Y. et al. Endogenous gibberellins in clover broomrape, a parasitic plant, and its host, clover: dependency of the parasite on the host for gibberelin production. *J Plant Growth Regul*. 1994, v.13, p. 63–67.
43. Takeuchi Y. et al. Effect of brassinosteroids on conditioning and germination of clover broomrape (*Orobanche minor*) seeds. *Plant Growth Regul*. 1995, v.16, p.153–160.
44. Taylor A., Martin J., Seel W. Physiology of the parasitic association between maize and witchweed (*Striga hermonthica*): is ABA involved? *J. Exp. Bot*. 1996, v. 47, p.1057–1065.
45. Tomilov A. et al. Localized hormone fluxes and early haustorium development in the hemiparasitic plant *Triphysaria versicolor*. *Plant Physiol*. 2005, v.138 p. 1469–1480.
46. Torres-Vera R. et al. Expression of molecular markers associated to defense signaling pathways and strigolactone biosynthesis during the early interaction tomato-*Phelipanche ramosa*. *Physiol. Mol. Plant Pathol*. 2016, v. 94, p. 100–107.
47. Uematsu K. et al. Role of cAMP in gibberellin promotion of seed germination in *Orobanche minor* Smith. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2007, v. 26, p. 245–254.
48. Wakatake T. et al. An auxin transport network underlies xylem bridge formation between the hemi-parasitic plant *Phtheirospermum japonicum* and host *Arabidopsis*. *Development*. 2020, v.147 (14), 12 p.
49. Wakatake T., Yoshida S, Shirasu K. Induced cell fate transitions at multiple cell layers configure haustorium development in parasitic plants. *Development*. 2018, v.145 11 p.
50. Westwood J. Kim G. RNA mobility in parasitic plant - host interactions, *RNA Biology*, 2017, v. 14(4), p. 450-455 p.
51. Yang Z. et al. Comparative transcriptome analyses reveal core parasitism genes and suggest gene duplication and repurposing as sources of structural novelty. *Mol. Biol*. 2014, v. 32, p.767–790.
52. Ye X. et al. Conditioning duration and agents involved in broomrape seeds responding to germination stimulants. *Plant Growth Regul*. 2017, vol. 81, p. 221–230.
53. Yoshida S. et al. Genome sequence of *Striga asiatica* provides insight into the evolution of plant parasitism. *Current Biology*. 2019, v.29, p. 3041–3052.
54. Yoshida S. et al. The Haustorium, a Specialized Invasive Organ in Parasitic Plants. *Annu Rev Plant Biol*. 2016, v. 67, p. 643-667.
55. Zhang X. et al. Construction of a haustorium development associated SSH library in *Thesium chinense* and analysis of specific ESTs included by *Imperata cylindrica*. *Biochem. Syst. Ecol*. 2016, v. 64, p. 46-52.
56. Zhang X. et al. RNA-Seq analysis identifies key genes associated with haustorial development in the root hemiparasite *Santalum album* *Frontiers in Plant Science*. 2015, v. 6, 17 p.
57. Zhao Y. Essential roles of local auxin biosynthesis in plant development and in adaptation to environmental changes. *Annual Review of Plant Biology*, 2018. v. 69, p. 417–435.