

ROLUL FACTORILOR DE TRANSCRIPTIE TGA2, TGA5 ȘI WHY1 ÎN RĂSPUNSUL FLORII-SOARELUI LA INFECTAREA CU OROBANCHE CUMANA WALLR

Maria DUCA, Steliana CLAPCO, Angela PORT,
Ana MUTU, Rodica MARTEA,

Universitatea de Stat din Moldova

Factorii de transcripție TGA2, TGA5 și Why1 au roluri esențiale în răspunsul plantelor la stresul biotic și abiotic, fiind implicați în semnalizarea hormonală (AS, ABA, AJ), detoxifierea speciilor reactive de oxigen și activarea genelor *PR*. În studiul prezent a fost analizată expresia acestor factori la trei genotipuri de floarea-soarelui, cu nivel diferit de rezistență la holoparazitul *Orobanche cumana*, în prezența și absența lupoaiei. Rezultatele evidențiază profiluri transcripționale diferențiate între genotipuri, cu supraexpresie, respectiv, subexpresie semnificativă a genelor *TGA2* și *TGA5* în genotipurile rezistente, în special la 12 și 24 de ore post-inoculare, și o scădere a expresiei *Why1*. Studiul confirmă implicarea acestor factori în mecanismele de rezistență timpurie la stres biotic, sugerând potențialul lor ca markeri moleculari în selecția genotipurilor rezistente.

Cuvinte-cheie: *Orobanche cumana*, floarea-soarelui, stres biotic, factori de transcripție, expresie genică, rezistență sistemică dobândită, lupoaie.

THE ROLE OF TRANSCRIPTION FACTORS TGA2, TGA5 AND WHY1 IN SUNFLOWER RESPONSE TO INFECTION BY OROBANCHE CUMANA WALLR

The transcription factors TGA2, TGA5, and Why1 play essential roles in plant responses to biotic and abiotic stress, being involved in hormonal signaling (SA, ABA, JA), detoxification of reactive oxygen species, and activation of *PR* genes. In the present study, the expression of these factors was analyzed in three sunflower genotypes, exhibiting different levels of resistance to the holoparasite *Orobanche cumana*, under both infested and non-infested conditions. The results reveal distinct transcriptional profiles among genotypes, with significant upregulation or downregulation of *TGA2* and *TGA5* in resistant lines, particularly at 12 and 24 hours post-inoculation, and a general decrease in *Why1* expression. The study confirms the involvement of these transcription factors in early resistance mechanisms against biotic stress and suggests their potential as molecular markers for selecting resistant genotypes.

Keywords: *Orobanche cumana*, sunflower, biotic stress, transcription factors, gene expression, systemic acquired resistance, broomrape.

Introducere

Factorii de transcripție (FT) TGA2, TGA5 și Why1 au o importanță majoră în procese fundamentale ale plantelor, cum ar fi creșterea și dezvoltarea [1], reglarea ritmului circadian [2], mecanismele de detoxifiere [3] și participă în reglarea răspunsurilor celulare și moleculare la stresul biotic și abiotic, facilitând adaptarea organismelor la deficiențe de nutrienți (precum azotul și fosforul), salinitate, secetă, toxicitatea metalelor grele și stresul fotooxidativ [3, 4].

TGA2 și TGA5 fac parte din familia de factori de transcripție TGA (*TGACG-binding*) implicați în multiple căi de semnalizare hormonală, precum cele mediate de acidul salicilic (AS), acidul abscisic (ABA) și acidul jasmonic (AJ). Aceștia sunt sensibili la starea redox a celulei, participând activ la căi de semnalizare asociate cu eliminarea speciilor reactive de oxigen (SRO) generate în condiții de stres [5].

Numărul FT TGA variază de la o specie la alta, iar expresia acestora este reglată diferențiat în funcție de tipul de țesut și de natura factorilor de stres [6]. În cazul florii-soarelui, au fost identificate 14 gene *HaTGA*, care, conform analizelor filogenetice și ale colinearității, au fost divizate în câteva grupuri distincte [4]. La *Arabidopsis thaliana* au fost identificați 10 factori de transcripție din familia TGA [7]. Șapte dintre aceștia

(TGA1–TGA7) interacționează cu proteina NPR1 (*Nonexpresser of Pathogenesis-Related Genes 1*), un regulator-cheie în activarea răspunsului de apărare indus de acidul salicilic (AS).

Este bine cunoscut faptul că infecțiile locale cu patogeni, precum și tratamentul cu molecule semnal, cum ar fi AS, sau analogii săi funcționali – acidul 2,6-dicloroizonicotinic și benzotiadiazolul, declanșează mecanismele de rezistență sistemică dobândită (RSD). În acest context, complexul AS–NPR1 este recrutat de factorii de transcripție TGA pentru a activa expresia genelor de tip *PR* (*pathogenesis-related*), care codifică proteine cu rol esențial în apărarea plantelor, contribuind la prevenirea sau încetinirea colonizării gazdei de către patogeni. Aceste gene sunt considerate efectorii RSD și asigură rezistență cu spectru larg împotriva diverselor clase de agenți patogeni. Astfel, supraexpresia genei *NPR1* la *Arabidopsis* și orez determină o creștere semnificativă a rezistenței la stresorii biotici [8, 9].

Why1 (sau Whirly1) este un factor de transcripție care aparține familiei *Whirly* și este implicat în reglarea expresiei genelor legate de răspunsul la stres oxidativ și în protecția ADN-ului din cloroplaste și mitocondrii. Why1 contribuie la menținerea integrității genomului organitelor celulare în condiții de stres și reglează expresia genelor antioxidante, ajutând astfel planta să facă față stresului oxidativ generat de atacuri biotice sau de factorii abiotici (cum ar fi lumina intensă sau seceta). De asemenea, Why1 poate avea un rol în coordonarea comunicării nucleu-organite în procesul răspunsului la stres, procesele de reparație, menținerea telomerelor și senescența frunzelor [10]. Factorul de transcripție Whirly1, care leagă ADN monocatenar, se numără printre puținele gene despre care se consideră că sunt implicate în semnalizarea AS și apărarea plantelor independentă de NPR1, contribuind la expresia genei *PR1*, indiferent de prezența NPR1 [11]. Astfel, a fost stabilit rolul *Why1* în reglarea expresiei genelor *PR1* și *PR10*, sporind astfel rezistența plantelor de *Vitis* la *Phytophthora capsica* [10].

Rezistența florii-soarelui la lupoae (*Orobanche cumana*) – o angiospermă holoparazită devastatoare, are un caracter complex, determinat de mai multe mecanisme care acționează în diferite etape ale dezvoltării parazitului. Aceste mecanisme includ un șir de procese pre- și post-atașare – reducerea germinării semințelor de lupoae, inhibarea atașării și pătrunderii haustoriului în rădăcinile florii-soarelui, precum și inducerea necrozei parazitului. Rezistența genetică la lupoae este, în majoritatea cazurilor, verticală, urmând modelul interacțiunii genă-pentru-genă, conform căruia o genă dominantă de rezistență din planta-gazdă interacționează cu o genă de avirulență dominantă a parazitului [12]. Pe lângă genele majore de rezistență, cercetările moleculare au evidențiat existența unor sisteme genetice mai complexe care influențează rezistența la *O. cumana*, cum ar fi locii trăsăturilor cantitative (*quantitative trait loci* – *QTL*), care determină reducerea numărului de lăstari de lupoae per plantă gazdă oferind o protecție cumulativă [13]. Totodată, există unele studii sporadice care indică o posibilă diminuare a infestării cu *Orobanche cumana* prin activarea rezistenței sistemice dobândite [14].

În contextul celor expuse, prezintă interes analiza pattern-ului de expresie a factorilor de transcripție *TGA2*, *TGA5* și *Why1* în condiții de stres biotic, în special în cazul interacțiunii dintre floarea-soarelui și parazitul *Orobanche cumana*.

Metode și materiale

Material vegetal și condiții de cultivare. Analizele au fost efectuate pe țesut radicular prelevat de la plantule de floarea-soarelui (*Helianthus annuus* L.), aparținând a trei hibrizi F_1 : Favorit și P64LE20, care conțin gene de rezistență la *Orobanche cumana*, respectiv Performer, lipsit de astfel de gene. Materialul semincer utilizat în experiment a fost furnizat de Institutul Național de Cercetare-Dezvoltare Agricolă Fundulea (România). Semințele au fost germinate și crescute până la faza de două frunzulițe adevărate în cutii Petri, pe un substrat de perlit. Pentru obținerea variantelor supuse stresului biotic, în mediul de cultură au fost adăugate semințe de lupoae (*O. cumana*), pre-germinate pe exudatul unui genotip sensibil.

Probele de țesut radicular au fost colectate de la plantule cultivate în prezența (condiții de stres biotic) și în absența (martor) holoparazitului *O. cumana*. Analiza transcriptomică timpurie a răspunsului plantei gazdă, în faza de pre-atașare, a fost realizată la patru intervale de timp: 2, 6, 12 și 24 ore post-inoculare.

Izolarea ARN-ului total și sinteza ADNc. ARN-ul total a fost extras din probele de țesut radicular (congelate în azot lichid și păstrate la -80°C) folosind reactivul TRI-zol, conform protocolului standard (Applied Biosystems). Calitatea și concentrația acizilor nucleici au fost evaluate spectrofotometric (la 260 și 280 nm) și prin electroforeză pe gel de agaroză 1%. Sinteza ADNc a fost realizată utilizând reactivul RevertAid RT, în prezența primerilor Oligo(dT)18 și a hexamerilor aleatori, conform instrucțiunilor producătorului (Fermentas).

Analiza expresiei genice prin Real-Time PCR. Expresia relativă a genelor de interes a fost determinată prin PCR în timp real, utilizând sistemul QuantStudio® 5 (Applied Biosystems), cu următorul program de amplificare: 95°C timp de 10 minute; 5 cicluri la 95°C – 15 secunde și 64°C – 20 secunde; urmate de 40 de cicluri la 95°C – 15 secunde și 60°C – 40 secunde. Reacția a fost realizată cu reactivul Maxima SYBR Green/ROX PCR (Fermentas), primeri specifici ($0,4\ \mu\text{M}$) și 2 μl de ADNc rezultat din reacția de revers-transcripție.

Pentru proiectarea primerilor specifici, au fost utilizate secvențele nucleotidice cunoscute la *Helianthus annuus*, disponibile în baza de date NCBI:

WHY1 (GenBank: GE491965.1): primeri F/R – gcgttcaagctgacaaaagag / aggctgataatgcttcgatt

TGA2 (GE516848.1): primeri F/R – tggatgatggtgaactgagga / tccacatgcctgagagaaca

TGA5 (GE512673.1): primeri F/R – ctgggaatgtggaaaacac / tgctgctcggttaaagggtc

Expresia relativă a genelor analizate a fost normalizată față de gena de referință actina (AF282624.1), conform metodei $2^{-\Delta\Delta\text{CT}}$ [15]. Experimentele au fost realizate în trei repetiții biologice. Semnificația statistică a diferențelor de expresie a fost evaluată utilizând testul *t* standard ($p \leq 0,05$). Diferențele de expresie (*fold change* - FC) $\geq 1,5$ au fost considerate biologic relevante și statistic semnificative la $p \leq 0,05$.

Rezultate și discuții

Datele obținute privind expresia genelor codificatoare pentru factorii de transcripție *TGA2*, *TGA5* și *WHY1* la trei genotipuri distincte de floarea-soarelui (Favorit – rezistent la rasele A-F de *Orobanche cumana*, P64LE20 – rezistent la rasele A-G, și Performer – sensibil) evidențiază un profil de expresie diferențiat, atât în prezența stresului biotic indus de patogen, cât și în condiții de control, la diferite intervale de timp (2, 6, 12 și 24 de ore de co-cultivare).

Factorul de transcripție *TGA2*, cunoscut pentru rolul său central în semnalizarea mediată de acidul salicilic (AS), prezintă un profil de expresie relativ constant în rădăcinile plantelor de floarea-soarelui cultivate în prezența infecției cu *Orobanche cumana* (Fig. 1). Valorile înregistrate pentru expresia acestei gene variază între 0,019 și 0,040, indicând o oscilare moderată. În schimb, în variantele martor (în absența parazitului), *TGA2* înregistrează o dinamică mai fluctuantă, cu variații mai ample ale nivelului transcripțional (între 0,014 și 0,060). Genotipul Favorit prezintă un profil marcat de oscilații pronunțate atât în condiții de co-cultivare gazdă-parazit, cât și în absența infecției. Contrar, genotipul P64LE20 se remarcă o printr-o expresie mai uniformă și susținută în timp.

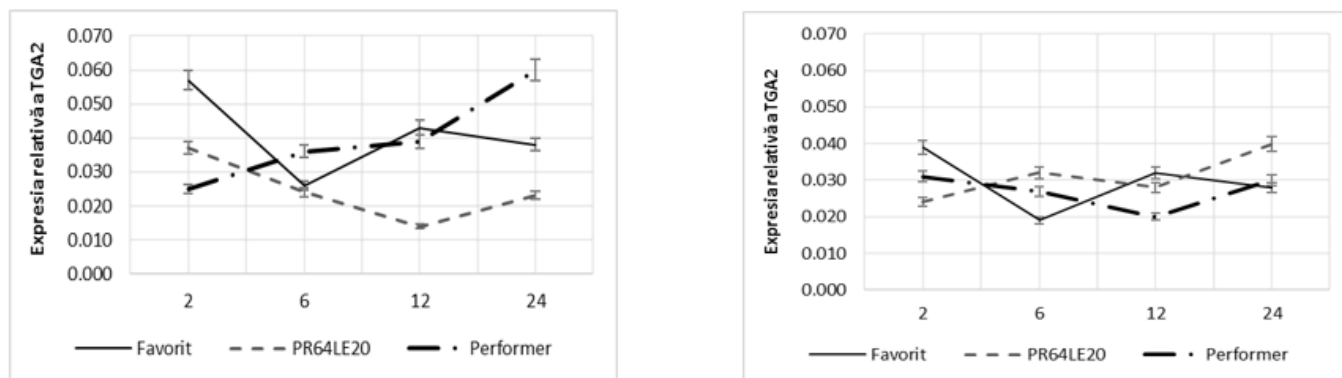


Figura 1. Analiza expresiei genei *TGA2* prin qPCR la diferite genotipuri de floarea-soarelui, în absența (martor) – A și prezența – B parazitului *Orobanche cumana* Wallr. Timpul de co-cultivare planta gazdă-parazit: 2 h, 6 h, 12 h și 24 h

Gena *TGA5* este expresată într-un mod mai uniform (Fig. 2). Cu mici excepții atât genotipul sensibil, cât și cele rezistente prezintă profile transcripționale similare la probele martor și cele cultivate în prezența lupoaiiei. De remarcat însă faptul că la hibridii Performer și P64LE20, în majoritatea cazurilor, expresia este mai redusă în condiții de stres comparativ cu proba de referință, iar la Favorit se observă valori mai ridicate, în special la 12 și 24 h post-inoculare.

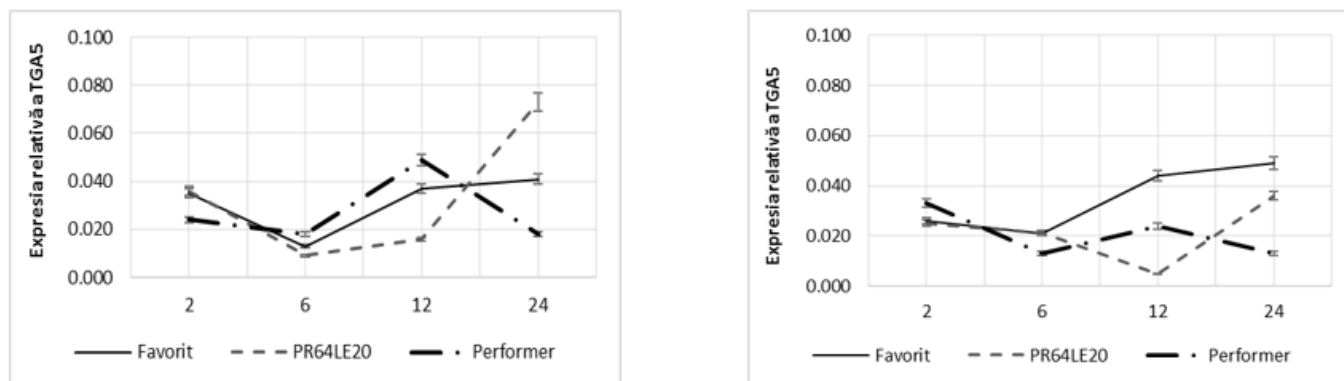


Figura 2. Analiza expresiei genei *TGA5* prin qPCR la diferite genotipuri de floarea-soarelui, în absența (martor) – A și prezența – B parazitului *Orobanche cumana* Wallr. Timpul de co-cultivare planta gazdă-parazit: 2 h, 6 h, 12 h și 24 h

Fluctuații mai evidente au fost relevate, în special, la genotipul P64LE20 unde, în absența infecției, valorile au variat între 0.009–0.073, cu un maxim la 24 h și un minim la 6 h, iar în cazul cultivării în prezența parazitului, expresia a scăzut până la un minim de 0.005. Spre deosebire de acesta Favorit prezintă un profil mai echilibrat, cu activare treptată și valori constante, atingând valoarea de 0,049 la 24 ore.

Expresia relativă a factorului de transcripție *WHY1* prezintă o dinamică oscilantă (Fig. 3) mai accentuată în variantele martor, cu valori între 0.092–0.435, maximul fiind atins la Favorit (24 h) și minimumul la Performer (12 h). În prezența infecției cu *Orobanche cumana*, expresia *Why1* scade în majoritatea variantelor, cu valorile minime (0.104) și maxime (0.434) marcate la genotipul Favorit. Cel mai fluctuant profil a fost relevat la genotipul sensibil Performer în absența lupoaiiei, în timp ce la P64LE20 expresia rămâne relativ constantă, cu un profil similar la martor și în condiții de stres, și marcat de o ușoară scădere la co-cultivarea gazdă-parazit.

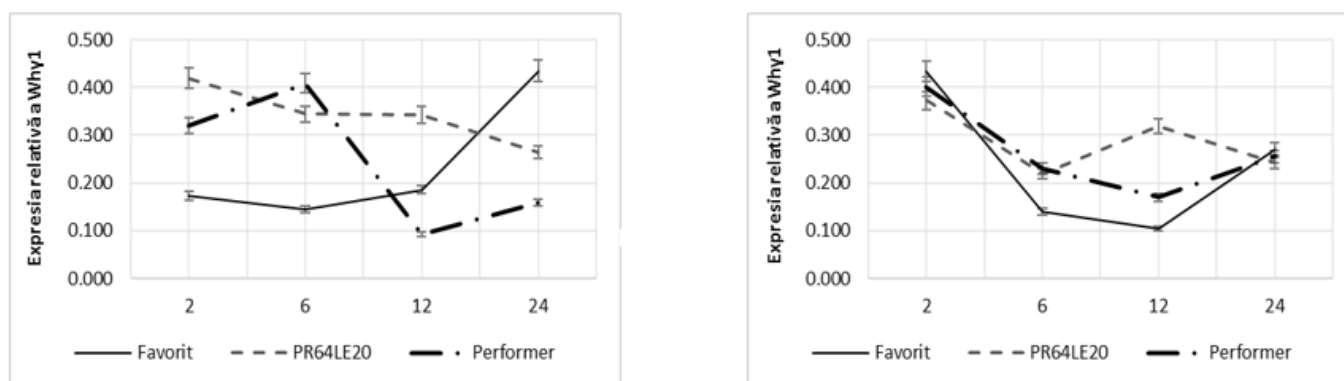


Figura 3. Analiza expresiei genei *Why1* prin qPCR la diferite genotipuri de floarea-soarelui, în absența (martor) – A și prezența – B parazitului *Orobanche cumana* Wallr. Timpul de co-cultivare planta gazdă-parazit: 2 h, 6 h, 12 h și 24 h

În condiții de infecție, Favorit și Performer au profile similare caracterizate prin acumularea maximă de transcripți la 2 h post-inoculare, urmată de scăderi ulterioare și o ușoară creștere la fazele mai tardive ale interacțiunii (12-24 h).

Conform studiului realizat de Guo et al. [16], patru gene care codifică factori de transcripție din familia

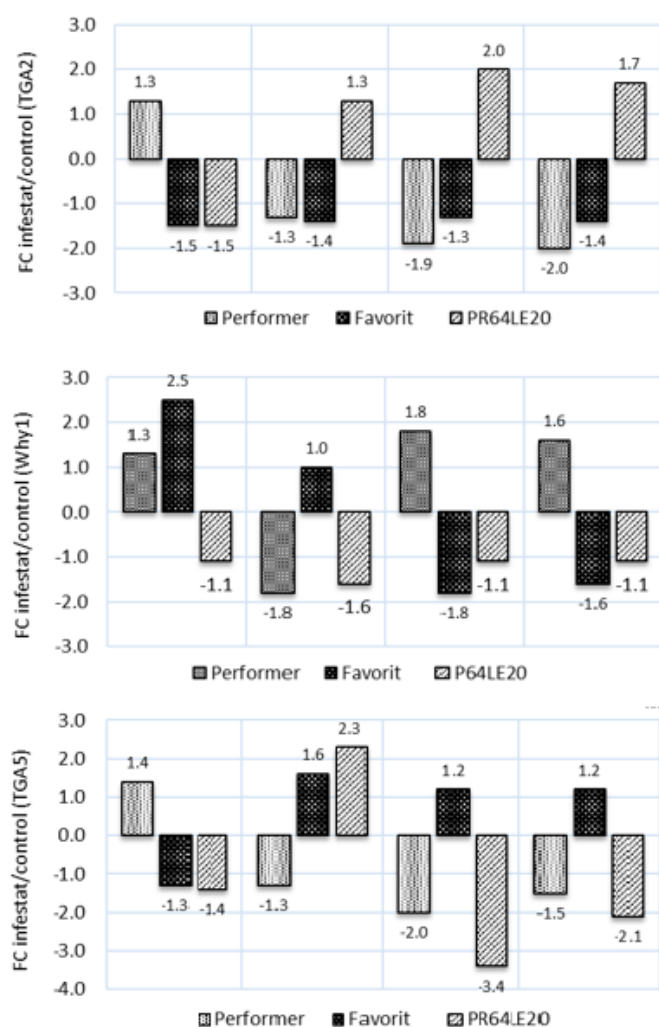


Figura 4. Valorile raportului de expresie a genelor TAG2, TAG5, Why1 la plantele cultivate în absența și în prezența parazitului *O. cumana* Wallr

etapele mai târzii de contact gazdă-parazit (12 și 24 h) profilurile transcripționale tind să se stabilizeze, conturând răspunsuri mai consistente. Astfel, în cazul genei *TGA2*, genotipul Performer prezintă inhibarea expresiei, cu o reducere de ~2,0 ori, în timp ce la P64LE20 se înregistrează o supraexpresie marcantă. La FT *TGA5*, Performer și P64LE20 manifestă inhibare, care este mai accentuată în cazul P64LE20 (de 2,1 până la 3,4 ori) comparativ cu Favorit, ce menține preponderent un nivel crescut al transcripției.

Rezultate similare au fost raportate de Guo et al. [16], care au investigat răspunsul transcripțional al unor genotipuri contrastante (rezistent și sensibil) de floarea-soarelui la infecția cu fungul *Verticillium dahliae*, analizând expresia genică la 6, 12 și 24 de ore, precum și la 2, 3, 5 și 10 zile post-inoculare. Studiul a evidențiat că genele *TGA*, alături de *NPR1*, au fost activate în genotipul rezistent, dar reprimare în cel sensibil. Este bine cunoscut faptul că în calea de semnalizare mediată de acidul salicilic, *NPR1* are un rol esențial în inducerea genelor de apărare prin activarea factorilor de transcripție TGA.

Huang et al. [17] au stabilit că expresia genei *TGA3* a fost semnificativ mai ridicată la genotipul rezistent de floarea-soarelui comparativ cu cel rezistent, în special în primele 24 de ore de interacțiune cu *O. cumana*, indicând rolul acesteia în imunitate față de lupoai. Conform analizei transcriptomice, rezistența timpurie a florii-soarelui la parazitismul *O. cumana* depinde de procese mediate de proteina RPS4, prin care EDS1 (*Enhanced Disease Susceptibility1*) – un reglator al răspunsului de apărare stimulează acumularea AS, ceea ce duce la creșterea expresiei *TGA3*.

TGA au fost identificate ca fiind semnificativ supra-expresate în genotipul de floarea-soarelui rezistent la *Verticillium dahliae*, cu niveluri de expresie considerabil mai ridicate decât în genotipul sensibil. În studiul dat, în condiții de stres biotic generat de *Orobanche cumana*, expresia genelor *TGA2* și *TGA5* la genotipurile rezistente a depășit în mod constant nivelul expresiei relative la genotipul sensibil (Performer), la majoritatea punctelor de timp analizate, fiind cu 25–276% și 18–177% mai înaltă față de proba de referință la Favorit și, respectiv, P64LE20, cele mai mari valori fiind înregistrate la 12 și 24 h post-inoculare. Contrar, în absența parazitului, activitatea transcripțională a acestor gene la genotipurile rezistente, practic în majoritatea cazurilor, a fost sub nivelurile observate la genotipul sensibil.

Analiza raportului de modificare a expresiei genelor (*fold change*) pentru genele *TGA2*, *TGA5* și *Why1* evidențiază diferențe transcripționale semnificative între genotipurile studiate în răspunsul timpuriu la infecția cu *Orobanche cumana* (Fig. 4). În majoritatea cazurilor (67%), activitatea transcripțională a fost inhibată, cu variații de amplitudine în funcție de genotip și genă (de la -1.1 până la -3.4 ori), iar cazurile de supraexpresie, cu mici excepții la 2 ore de contact, se concentrează astfel: *TGA2* este predominant supraexprimată la P64LE20, *TGA5* la Favorit, iar *Why1* la Performer, relevând reacții distincte ale hibrizilor.

Dacă pattern-urile de expresie în fazele inițiale de interacțiune (2 și 6 h) sunt fluctuante, cu sub- sau supraexpresia unor sau altor gene, în majoritatea cazurilor diferențele FC fiind nesemnificative, la

În contrast, în studiile anterioare [18] privind fazele tardive de dezvoltare ale sistemului gazdă-parazit *H. annuus* – *O. cumana*, genotipul sensibil a prezentat, în majoritatea cazurilor, o supraexpresie stabilă, ceea ce sugerează un răspuns de tip RSD în absența mecanismelor eficiente de rezistență mediate de gene specifice. Genotipul Favorit a menținut un profil transcripțional similar între fazele timpurii și cele tardive, caracterizat în principal prin inhibarea expresiei genei *TGA2* și o tendință de supraexpresie a *TGA5*, diferențele fiind predominant nesemnificative, indicând o strategie de răspuns diferită față de Performer și P64LE20.

Cu referire la gena *Why1*, Performer se remarcă printr-o intensificare a expresiei la 12 și 24 h post-inoculare, în timp ce genotipurile rezistente, în special Favorit, prezintă un model de inhibare accentuată la aceste intervale de timp, indicând o reglare diferențiată a răspunsului defensiv. Aceste tendințe sunt, într-o măsură oarecare, conforme cu cele raportate în studiul anterior realizat la faze tardive post-atașament (18–67 zile), unde inhibarea expresiei *Why1* a fost constant observată la genotipurile rezistente, pe când la genotipul sensibil Performer au fost stabilite inclusiv cazuri de supraexpresie [18].

Concluzii

Studiul de față evidențiază implicarea diferențiată a factorilor de transcripție *TGA2*, *TGA5* și *Why1* în răspunsul timpuriu al florii-soarelui la infecția cu *Orobancha cumana*, în funcție de nivelul de rezistență al genotipurilor analizate.

Genotipul Favorit a manifestat un profil transcripțional relativ stabil pentru factorii de transcripție din familia TGA, cu un model de oscilații similar în varianta martor și pe fundal de infestare, diferențele de expresie fiind preponderent nesemnificative statistic. Acest comportament sugerează un răspuns mai echilibrat în comparație cu P64LE20, unde s-a observat o supraexpresie semnificativă a genei *TGA2* și o inhibare marcantă a *TGA5*. Contrar, genotipul sensibil Performer a manifestat un răspuns transcripțional fluctuant, caracterizat prin reprimarea semnificativă a activității genelor *TGA* în prezența parazitului.

Expresia genei *Why1* s-a dovedit a fi semnificativ crescută în genotipul sensibil Performer în condiții de stres biotic, în timp ce genotipurile rezistente (preferențial hibridul Favorit) au prezentat o inhibare a acesteia, în special la 12 și 24 ore post-inoculare. Aceste rezultate susțin ipoteza conform căreia *Why1* este negativ reglat în cadrul răspunsurilor eficiente de tip RSD.

În ansamblu, expresia genică a genelor analizate a variat în funcție de timp, cu modificări semnificative (de tip supra- sau subexpresie) observate preponderent la 12 și 24 ore post-inoculare.

Bibliografie:

1. WANG, Y., SALASINI, B. C., KHAN, M., DEVI, B., BUSH, M., SUBRAMANIAM, R. et al. Clade I TGACG-motif binding basic leucine zipper transcription factors mediate BLADE-ON-PETIOLE-dependent regulation of development. In: *Plant Physiology*, 2019, vol. 180, p. 937–951. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00805>
2. ZHOU, M., WANG, W., KARAPETYAN, S., MWIMBA, M., MARQUÉS, J., BUCHLER, N. E. et al. Redox rhythm reinforces the circadian clock to gate immune response. In: *Nature*, 2015, vol. 523, p. 472–476. <https://doi.org/10.1038/nature14449>
3. HERRERA-VÁSQUEZ, A., FONSECA, A., UGALDE, J. M., LAMIG, L., SEGUEL, A., MOYANO, T. C. et al. TGA class II transcription factors are essential to restrict oxidative stress in response to UV-B stress in Arabidopsis. In: *Journal of Experimental Botany*, 2021, vol. 72, p. 1891–1905. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa534>
4. ZENG, Q., GU, J., CAI, M., WANG, Y., XIE, Q., HAN, Y. et al. Genome-Wide Identification and Expression Analysis of TGA Family Genes Associated with Abiotic Stress in Sunflowers (*Helianthus annuus* L.). In: *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, vol. 25, nr. 7, art. 4097. <https://doi.org/10.3390/ijms25074097>
5. LU, C., LIU, X., TANG, Y., FU, Y., ZHANG, J., YANG, L. et al. A comprehensive review of TGA transcription factors in plant growth, stress responses, and beyond. In: *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, vol. 258 (Pt 1), art. 128880. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2023.128880>
6. TOMAŽ, Š., GRUDEN, K., COLL, A. TGA transcription factors – Structural characteristics as basis for functional variability. In: *Frontiers in Plant Science*, 2022, vol. 13, art. 935819. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.935819>

7. JAKOBY, M., WEISSHAAR, B., DROGE-LASER, W., VICENTE-CARBAJOSA, J., TIEDEMANN, J., KROJ, T., PARCY, F. bZIP transcription factors in Arabidopsis. In: *Trends in Plant Science*, 2002, vol. 7, p. 106–111.
8. WANG, W., WITHERS, J., LI, H., ZWACK, P. J., RUSNAC, D.-V., SHI, H. etc. Structural basis of salicylic acid perception by *Arabidopsis* NPR proteins. In: *Nature*, 2020, vol. 586, p. 311–316. [https://doi: 10.1038/s41586-020-2596-y](https://doi.org/10.1038/s41586-020-2596-y)
9. FAN, W., DONG, X. In vivo interaction between NPR1 and transcription factor TGA2 leads to salicylic acid-mediated gene activation in Arabidopsis. In: *Plant Cell*, 2002, vol. 14, nr. 6, p. 1377–1389. [https://doi: 10.1105/tpc.001628](https://doi.org/10.1105/tpc.001628)
10. LAI, C., QUE, Q., PAN, R., WANG, Q., GAO, H., GUAN, X. et al. The Single-Stranded DNA-Binding Gene Whirly (Why1) with a Strong Pathogen-Induced Promoter from *Vitis pseudoreticulata* Enhances Resistance to *Phytophthora capsici*. In: *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, vol. 23, nr. 14, art. 8052. [https://doi: 10.3390/ijms23148052](https://doi.org/10.3390/ijms23148052)
11. CARELLA, P., WILSON, D. C., CAMERON, R. K. Some things get better with age: Differences in salicylic acid accumulation and defense signaling in young and mature Arabidopsis. In: *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 5, art. 775. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00775>
12. RODRÍGUEZ-OJEDA, M. I., PINEDA-MARTOS, R., ALONSO, L. C., FERNÁNDEZ-ESCOBAR, J., FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, J. M., PÉREZ-VICH, B. et al. A dominant avirulence gene in *Orobanche cumana* triggers Or5 resistance in sunflower. In: *Weed Research*, 2013, vol. 53, p. 322–327. [https://doi: 10.1111/wre.12034](https://doi.org/10.1111/wre.12034)
13. PÉREZ-VICH, B., AKHTOUCH, B., KNAPP, S. J., LEON, A. J., VELASCO, L., FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, J. M. et al. Quantitative trait loci for broomrape (*Orobanche cumana* Wallr) resistance. In: *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, vol. 109, p. 92–102. [https://doi: 10.1007/s00122-004-1599-7](https://doi.org/10.1007/s00122-004-1599-7)
14. SAUERBORN, J., BUSCHMANN, H., GHIASVAND GHIASI, K., KOGEL, K.-H. Benzothiadiazole activates resistance in sunflower (*Helianthus annuus*) to the root-parasitic weed *Orobanche cumana*. In: *Phytopathology*, 2002, vol. 92, p. 59–64.
15. LIVAK, K.J., SCHMITTGEN, T.D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2- $\Delta\Delta$ CT method. In: *Methods*, 2001, vol. 25, p. 402–408.
16. GUO, S., ZUO, Y., ZHANG, Y. et al. Large-scale transcriptome comparison of sunflower genes responsive to *Verticillium dahliae*. In: *BMC Genomics*, 2017, vol. 18, art. 42. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3386-7>
17. HUANG, Q., LEI, Z., XIANG, L., ZHANG, W., ZHANG, L., GAO, Y. Transcriptomic Analysis of Sunflower (*Helianthus annuus*) Roots Resistance to *Orobanche cumana* at the Seedling Stage. In: *Horticulturae*, 2022, vol. 8, nr. 8, art. 701. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8080701>
18. DUCA, M., MARTEA, R., PORT, A., CLAPCO, S. Factori de transcripție implicați în răspunsul florii-soarelui la acțiunea lupoaiei. În: *Revista de Știință, Inovare, Cultură și Artă „Akademos”*, 2022, nr. 2(65), p. 54–62. ISSN 1857-0461. <https://doi.org/10.52673/18570461.22.2-65.03>

N. B.: Studiul a fost realizat în cadrul Subprogramului „011101 Abordări genetice și biotehnologice de management al agroecosistemelor în condițiile schimbărilor climatice”, finanțat de Ministerul Educației și Cercetării al Republicii Moldova.

Date despre autori:

Maria DUCA, doctor habilitat în științe biologice, profesor universitar; academician, cercetător științific principal, Centrul de Cercetări Științifice Genetică Funcțională, Universitatea de Stat din Moldova.

ORCID: 0000-0002-5855-5194

E-mail: mduca2000@yahoo.com

Steliana CLAPCO, doctor în științe biologice, conferențiar cercetător; șef Centrul de Cercetări Științifice Genetică Funcțională, Universitatea de Stat din Moldova, Chișinău, Republica Moldova.

ORCID: 0000-0001-7147-2740

E-mail: steliana.clapco@usm.md

Angela PORT, doctor în științe biologice, conferențiar universitar; cercetător științific coordonator, Centrul de Cercetări Științifice Genetică Funcțională, Universitatea de Stat din Moldova.

ORCID: 0000-0003-3994-8918

E-mail: portang@yahoo.com

Ana MUTU, doctor în științe biologice; cercetător științific superior, Centrul de Cercetări Științifice Genetică Funcțională, Universitatea de Stat din Moldova.

ORCID: 0000-0001-8603-142X

E-mail: ana.mutu@usm.md

Rodica MARTEA, doctor în științe biologice; cercetător științific superior, Centrul de Cercetări Științifice Genetică Funcțională, Universitatea de Stat din Moldova.

ORCID: 0000-0002-1244-7147

E-mail: rodica.martea@usm.md

Prezentat: 01.09.2025