

CZU: 581.1: 576.8

**CARACTERISTICA GENOMULUI LA OROBANCHACEAE***Maria DUCA, Angela PORT, Steliana CLAPCO, Adriana ACCIU**Universitatea Academiei de Științe a Moldovei*

În prezenta lucrare au fost analizate în plan comparativ cercetările expuse atât în publicații științifice, cât și în trei proiecte din bazele de date publice: *Angiosperm Phylogeny Website*, versiunea 13, *Parasitic Plant Connection* și *Parasitic Plant Genome Project*, fiind trasate anumite dependențe corelative dintre gradul de parazitism și tendințele evoluției genomului. S-a concluzionat că numărul de cromozomi, prezența unor introni, deleția unor regiuni din genomul plastidic furnizează informații utile în studiul mecanismelor evoluției genomului, apartenenței taxonomice specifice etc.

**Cuvinte-cheie:** *Orobanchaceae*, parazitism, evoluție, genom, plastom, condriom, transfer de gene.

**CARACTERISTICS OF THE GENOME OF OROBANCHACEAE**

The researches both from the scientific publications and three projects included in public databases: *Angiosperm Phylogeny Website*, version 13, *Parasitic Plant Connection*, *Parasitic Plant Genome Project* have been analysed and some correlation between degree of parasitism and genome evolution of *Orobanchaceae* have been highlighted. It has been concluded that number of chromosomes, presence of introns, deletion of some regions of plastid genome, provides useful information for studying of genome evolution mechanisms, specific taxonomic affiliations etc.

**Keywords:** *Orobanchaceae*, parasitism, evolution, genome, plastome, condriome, gene transfer.

**Introducere**

Antofitele parazite reprezintă un grup de plante slab studiat, interesul fiind determinat, în special, de rolul devastator în diminuarea recoltelor agricole. Cercetarea genomului acestor specii s-a axat, până nu demult, în mare parte pe seturi restrânse de gene-candidat, implicând tehnologii *low-throughput* (e.g. *Suppression Subtractive Hybridization*) [1,2]. Dezvoltarea tehnicilor de secvențiere în masă a permis desfășurarea unor studii moleculare de amploare a genomului, transcriptomului, proteomului la un număr tot mai mare de specii. Astfel, a fost lansat proiectul *Parasitic Plant Genome Project* ce vizează elucidarea modificărilor la nivel de genom asociate cu stabilirea modului de viață parazitar. Proiectul a demarat cu transcriptomurile speciilor parazite din 3 genuri diferite ale familiei *Orobanchaceae* (*Triphysaria*, *Striga* și *Orobanche aegyptiaca*) la diferite etape ale invaziei speciei gazdă *Arabidopsis thaliana* [3].

Familia *Orobanchaceae* este atribuită ordinului *Lamiales* și cuprinde un număr estimativ de 2000 de specii [4]. Grație faptului că este unica familie care include întreaga gamă de etape tranziționale evolutive, de la modul de viață autotrof, semiparazit, până la cel holoheterotrof, *Orobanchaceae* prezintă un model pentru studiul evoluției parazitismului, mecanismelor de recunoaștere a gazdei și specificului de diversificare a spectrului de gazde, traficului macromoleculilor și evoluției genomului după pierderea fotosintezei.

În prezenta lucrare au fost analizate în plan comparativ cercetările expuse atât în publicații științifice, cât și în trei proiecte din bazele de date publice: *Angiosperm Phylogeny Website*, versiunea 13 (<http://www.mobot.org/MOBOT/research/>), *Parasitic Plant Connection* (<http://www.parasiticplants.siu.edu/>) și *Parasitic Plant Genome Project* (PPGP, <http://ppgp.huck.psu.edu/>), care oferă informații privind analiza comparativă a genomului plantelor parazite.

**Caracteristica genomului nuclear**

O trăsătură specifică a genului *Orobanche* și a genurilor înrudite este numărul mare de cromozomi, de la 12, cunoscut la *Aphylon*, *Myzorrhiza* și *Phelipanche*, până la 41 de cromozomi la *Kapsiopsis* [5,6]. Numărul de cromozomi, poliploidia și mărimea genomului sunt înalt variabile în interiorul familiei, constituind obiectivul mai multor studii asupra paraziților din *Orobanchaceae*. Se cunoaște că *Lindenbergia* și *Schwalba* posedă 16 și, respectiv, 18 cromozomi [7,8]. Fiind în majoritate diploide, cu excepția unei specii tetraploide, grupul cel mai apropiat și înrudit de *Orobanchaceae* – *Rehmania* – conține 14 cromozomi [9]. Conform datelor curente, un număr mai mare de cromozomi este specific reprezentanților din clasa *Orobanche* exclusiv holoparazită, pe când poliploidia este o trăsătură caracteristică semiparaziților (ex. *Castilleja*, *Striga*, *Euphrasia*) [10-12].

Genurile *Lindenbergia*, *Schwalbea* și *Odentites* au cele mai mici genomuri (0,45 – 0,56 Gbp), similare cu dimensiunea genomului plopului și al orezului [7,8,13]. Alte *Orobanchaceae* fotosintetice, precum *Rhinanthus* și *Melampyrum*, depășesc de trei ori mărimea genomului uman [14]. Cel mai mic genom în clasa *Orobanche* holoparazită îl posedă *O. cumana* [6].

Diferențele în mărimea genomurilor de *Orobanchaceae*, similar majorității plantelor, sunt determinate de abundența ADN-ului repetitiv. De exemplu, în speciile de *Striga* (*S. asiatica*, *S. forbesii*, *S. gesnerioides*, *S. aspera*, *S. hermonthica*) ADN-ul repetitiv, reprezentat de elementele transpozabile, constituie aproximativ 10-19% din genomul nuclear [15].

Controlul și mecanismele reglatoare pentru elementele transpozabile sunt taxon-specifice și contribuie pe larg la stabilitatea genomică [16]. Se cunoaște că la unele plante limitările în nutriție afectează structura genomului. În ceea ce privește paraziții obligatorii, grație nutrienților oferiți de planta gazdă, aceste limitări pot să nu condiționeze modificări [17]. În acest context, prezintă interes de a studia dacă evoluția mărimii genomului corelează cu spectrul de gazde sau cu gradul de parazitism.

Plantele poliploide din familia *Orobanchaceae* tind să reducă mărimea genomului monoploid, ceea ce este în congruență cu unele linii de angiosperme poliploide neparazite. Deși mecanismele genetice nu sunt bine descifrate, se consideră că reducerea mărimii genomului poate avea cauze de natură biofizică sau biochimică (de ex., împerecherea cromozomilor în mitoză și meioză) [18,19]. La *Orobanchaceae* cele mai frecvente procese de creștere și descreștere a numărului de cromozomi sau a mărimii genomului s-au constatat în clasa *Orobanche*.

#### Caracteristica genomului extranuclear

*Cromozomul plastidic* (plastomul) la angiosperme are o structură înalt conservată și codifică proteine ale: subunităților aparatului fotosintetic (fotosisteme, complexul citocromic, ATP sintaza și complexul NAD(P)H), metabolismului lipidic, ribozomilor, complexului polimerazic, *procesing*-ului transcripturilor (*matK*, *infA*, *clpP*, *yef3*, *yef4*). Două dintre cele mai mari gene din genomul plastidic *ycf1* și *ycf2* prezintă un înalt grad de conservatism de secvență atât la plantele fotosintetice, cât și la cele nefotosintetice [20]. Funcția acestora nu este cunoscută, dar se presupune că ele nu posedă funcții metabolice, fiind implicate în procese *housekeeping* [21]. Adicional, genomul plastidic include două seturi pentru patru gene codificatoare de ARN ribozomal și 30 de gene pentru ARNt [22].

Grație naturii sale compacte și rolului primar în fotosinteză, o atenție deosebită s-a acordat evoluției genomurilor plastidice ale plantelor lipsite de fotosinteză. Încă în anul 1990 Pamphilis și Palmer au raportat despre pierderea tuturor genelor codificatoare pentru complexul dehidrogenazic NAD(P)H plastidic din plastomul holoparazitului *Epifagus virginiana*. Pierderile masive de gene au condus la reducerea aproximativ în jumătate a genomului față de speciile fotosintetice înrudite. De exemplu, mai multe gene codificatoare ale aparatului genetic sunt nefuncționale, inclusiv gene pentru ARNt, gene ale complexului polimerazic și unele gene codificatoare pentru proteinele ribozomale. Doar un număr mic de gene înrudite cu cele fotosintetice se mențin în plastom sub formă de pseudogene (de ex., *ΨrbcL* și *ΨatpA*). Cu toate acestea, poziția genelor și a repetițiilor inversate rămâne, în mare măsură, aceeași sau colineară cu cea a plantelor fotosintetice [23,24].

Diferite specii din *Orobanchaceae* posedă plastomuri considerabil diferite după dimensiune, indicând că evoluția reductivă a ADN-ului plastidic este un proces specific. Experiențele de cartare restricțională extensivă au sugerat că *Conopholis americana* posedă un genom plastidic semnificativ mai mic (cca 45 kb) față de ruda sa apropiată *E. virginiana*, datorită pierderii unei repetiții inversate largi [25,26]. Contrar, genomul plastidic al holoparazitului *Lathraea clandestina* are o mărime de circa 100-110 kb, cu sintenia genelor colineară cu *Epifagus* și majoritatea plantelor fotosintetizatoare [27]. În general, liniile de *Orobanchaceae* mai vechi, precum *Epifagus*, posedă o reducere mai mare a plastomului față de liniile evolutiv mai tinere, precum *Lathraea* și *Hyobache* [28].

Numeroase date sunt disponibile pentru gena *rbcL* care codifică subunitatea mare a complexului RuBisCO. Unele linii nefotosintetice (de ex., *Lathraea*, *Harveya*, *Myzorrhiza*) păstrează intact cadrul de citire pentru *rbcL* [13,29,30]. Alte plante nefotosintetizante, inclusiv majoritatea speciilor de *Orobanche*, poartă doar copia pseudogenei, iar unele indică deleția genei *rbcL* din plastom [29,31]. Astfel, s-a presupus o nouă funcție pentru complexul RuBisCO, neasociată cu fotosinteza, dar asociată cu biosinteza aminoacizilor și calea metabolică de glicoliză [28,29]. Conform datelor din literatură, putem conchide că limitarea constrângerilor funcționale și, ulterior, pierderea rapidă a genelor începe după tranziția la stilul de viață heterotrof obligator.

Reorganizările structurale ale ADN-ului plastidic (de ex., inversiile) la plantele parazite au loc cu o rată considerabil mai mică în comparație cu cantitățile de ADN pierdute. Sunt puține rapoarte privind modificările structurale ale plastomului. În general, gradul înalt de conservare structurală constatat pentru majoritatea angiospermelor este valabil și pentru holoparaziții din *Orobanchaceae*, chiar și pentru o durată lungă după pierderea funcției fotosintetice [32].

Genomurile mitocondriale (condriomuri), spre deosebire de plastomuri, sunt foarte predispușe atât la transferul orizontal al ADN-ului, cât și al ADN-ului din alte genomuri celulare, ceea ce le fac subiecte dificile pentru studiile evolutive și filogenetice [33,34].

Se consideră că ADN-ul genomului mitocondrial evoluează, în mod normal, mult mai lent decât ADN-ul nuclear [30]. Totuși, unele holoparazite, cu excepția celor din *Orobanchaceae* (*Epifagus*, *Orobanche* și *Boschniakia*), sunt supuse unei rate ridicate de substituție a nucleotidelor în ARN-ul mic ribozomal, în genele mitocondriale *coxI*, *atp1*, *matR* și exonii B și C ai genei *nad1* [35,36].

Puțin se cunoaște despre modificările micro- și macrostructurale, precum inserții, deleții și inversii în ADN-ul mitocondrial codificator și necodificator la plantele parazite. Este remarcabil faptul că plantele parazite au un intron în gena *coxI* caracteristic pentru zece dintre cele 12 linii de angiosperme la care parazitismul a evoluat independent [35]. Majoritatea modificărilor structurale genetice la paraziți au avut loc prin transferul orizontal de la plantă la plantă. Astfel, interacțiunea apropiată dintre plantele parazite și gazdele lor susțin ipoteza privind calitatea de donator a plantelor a intronului *coxI* la patogeni [37].

### Transferul orizontal de gene

Sistemele gazdă-parazit sunt predispușe pentru transferul orizontal de gene/ADN. Se consideră că la plante transferul ADN-ului de la alte specii are loc cel mai frecvent în ADN-ul mitocondrial. Un exemplu elocvent de transfer orizontal, care implică genele mitocondriale, se referă la regiunea *atp1* a plantelor parazite *Rafflesiaceae* și *Apodanthaceae*. O copie care vizează secvența parțială a genei *atp1*, primită prin transfer orizontal, a fost identificată în mitocondria la *Pilostyles thurberi* [35]. De asemenea, copii ale genei *atp1* de la gazde au fost transferate la speciile clăzilor *Bartsia* și *Cuscuta* [37].

Transferul ARN-ului de la gazdă la parazit a fost raportat la *Triphysaria versicolor* și *Phelipanche aegyptiaca* [38]. Un fenomen similar a fost descris și pentru *Cuscuta* [39].

Datele curente sugerează că paraziții pot avea acces la o varietate largă de ARN a gazdei, inclusiv la transcripții codificatoare care funcțional sunt localizate în plastidele gazdelor. Astfel de cazuri au fost raportate pentru o genă expresată în nucleu, cu o funcție necunoscută, la *Striga hermonthica* și *Rafflesia* [40].

La *Orobanche* și *Phelipanche* a fost descris transferul orizontal al genelor *rbcL*, *rps2* și *trnL-F* din regiunile genomice plastidice. Cu toate acestea, se consideră că fragmentele primite prin transfer orizontal sunt localizate preponderent în genomul nuclear sau cel mitocondrial și mai puțin în plastom [41].

### Concluzii

Din datele relatate se constată că membrii familiei *Orobanchaceae* posedă genomuri foarte dinamice, rezultat al poliploidiei și al modificărilor semnificative ale genomului și evoluției cromozomilor. Studiul plastomului a pus în evidență dinamica diferențială și complexă de reducere a acestuia după pierderea capacității de fotosinteză. Proiectele de analiză a transcripțiilor au relevat gene ipotetic implicate în căile metabolice și de semnalizare specifice sistemelor gazdă-parazit.

În pofida progreselor obținute, înțelegerea evoluției speciilor *Orobanchaceae* este limitată de lipsa datelor complete privind structura și dimensiunea genomurilor, expresia genelor și variațiile epigenetice. Cunoașterea specificului relațiilor în patosisteme, în special a aspectelor moleculare, ar facilita explicarea tendințelor de evoluție a sistemului gazdă-parazit, dar, în primul rând, construirea unor strategii mai eficiente de ameliorare atât clasică, cât și prin metode de inginerie genică.

### Referințe:

1. DIE, J.V., DITA, M.A., KRAJINSKI, F., GONZALEZ-VERDEJO, C.I., RUBIALES, D., MORENO, M.T. and ROMAN, B. Identification by suppression subtractive hybridization and expression analysis of *Medicago truncatula* putative defence genes in response to *Orobanche crenata* parasitization. In: *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2007, no.70, p.49-59, ISSN 0885-5765
2. LIANG, L.Z., LIU, Y., JARIWALA, J., LYNN, D.G. and PALMER, A.G. Detection and Adaptation in Parasitic Angiosperm Host Selection. In: *American Journal of Plant Sciences*, 2016, no.7, p.1275-1290, ISSN 2158-2750

3. WESTWOOD, J., DEPAMPHILIS, C., DAS, M., FERNANDEZ-APARICIO, M., HONAAS, L., TIMKO, M., WAFULA, E., WICKETT, N., YODER, J. The Parasitic Plant Genome Project: New Tools for Understanding the Biology of *Orobanche* and *Striga*. In: *Weed Science*, 2012, vol.60, p.295-306, ISSN 1550-2759
4. BENNETT, J., MATHEWS, S. Phylogeny of the parasitic plant family *Orobanchaceae* inferred from phytochrome A. In: *American Journal of Botany*. 2006, no.93(7), p.1039-1051. ISSN 0002-9122
5. SCHNEEWEISS, G.M, PALOMEQUE, T., COLWELL, A.E., WEISS-SCHNEEWEISS, H. Chromosome numbers and karyotype evolution in holoparasitic *Orobanche* (*Orobanchaceae*) and related genera. In: *American Journal of Botany*, 2004, no.91, p.439-448, ISSN 0002-9122
6. WEISS-SCHNEEWEISS, H., GREILHUBER, J., SCHNEEWEISS, G. Genome size evolution in holoparasitic *Orobanche* (*Orobanchaceae*) and related genera. In: *American Journal of Botany*, 2006, no.93(7), p.148-156. ISSN 0002-9122
7. KADEREIT, J. *Flowering Plants – Dicotyledons: Lamiales*. Springer Publishing House, 2004, p.477. ISBN 978-3-642-62200-7
8. PIEDNOËL, M., SOUSA, A., RENNER, S. Transposable elements in a clade of three tetraploids and a diploid relative, focusing on Gypsy amplification, In: *Mobile DNA*, 2015, DOI 10.1186/s13100-015-0034-8
9. BEARDSLEY, P.M., SCHOENIG, S.E., WHITTALL, J.B., OLMSTEAD, R.G. Patterns of evolution in western North American *Mimulus* (*Phrymaceae*), 2004. In: *American Journal of Botany*, 2004, no.91, p.474-489. ISSN 0002-9122
10. BARKER, W., KIEHN, M., VITEK, E. Chromosome numbers in Australian *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*). In: *Plant Systematics and Evolution Journal*, 1988, no.158, p.161-164. ISSN 0378-2697
11. HECKARD, L.K., CHUANG, T.I. Chromosome numbers, polyploidy, and hybridization in *Castilleja* (*Scrophulariaceae*) of the Great Basin and Rocky Mountains. In: *Brittonia*, 1977, no.29, p.159-172. ISSN 0007-196X
12. TANK, D., EGGER, J., OLMSTEAD, R. Phylogenetic classification of subtribe *Castillejinae* (*Orobanchaceae*). In: *Systematic Botany Journal*, 2009, no.34, p.182-197. ISSN 0363-6445
13. SAMIGULLIN, T., LOGACHEVA, M., PENIN A., VALLEJO-ROMAN, C. Complete Plastid Genome of the Recent Holoparasite *Lathraea squamaria* Reveals Earliest Stages of Plastome Reduction in *Orobanchaceae*, In: *Plos one*, March 2, 2016, DOI.org/10.1371/journal.pone.0150718
14. TALVE, T., MCGLAUGHLIN, M., HELENURM, K., WALLACE L., OJA, T. Population genetic diversity and species relationships in the genus *Rhinanthus* L. based on microsatellite markers. In: *Plant Biology*, 2014, Volume 16, Issue 2, p.495-502. ISSN 1438-8677
15. ESTEP, M., GOWDA, B., HUANG, K., TIMKO, M., BENNETZEN, J. Genomic Characterization for Parasitic Weeds of the Genus *Striga* by Sample Sequence Analysis. In: *The Plant Genome*, 2012, vol.5, no.1, p.30-41. ISSN 1940-3372
16. McDONALD, J. *Transposable Elements and Evolution*. Springer, 1992. 346 p. ISBN 978 94-10-48922
17. JOHNSON, N., WILSON, G., BOWKER, M., WILSON, J., MILLERD, M. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses, In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America Vols.*, 2010, no.2, 107(5), p.2093-2098, ISSN 0027-8424
18. LEITCH, A., LEITCH, I. Ecological and genetic factors linked to contrasting genome dynamics in seed plants. In: *New Phytologist*, 2012, no.194, p.629-646. ISSN 1469-8137
19. LEITCH, I., BENNETT, M. Genome downsizing in polyploid plants. In: *Biological Journal of the Linnean Society*, 2004, no.82, p.651-663. ISSN 1095-8312
20. WICKE, S., SCHNEEWEISS, G., de PAMPHILIS, C., MÜLLER, K., QUANDT, D. The evolution of the plastid chromosome in land plants: gene content, gene order, gene function. In: *Plant Molecular Biology*, 2011, no.76 (3-5), p.273-297. ISSN 0167-4412
21. GRUZDEV, E., MARDANOV, A., BELETSKY, A., KOCHIEVA, E., RAVIN, N., SKRYABIN, K. The complete chloroplast genome of parasitic flowering plant *Monotropa hypopitys*: extensive gene losses and size reduction. In: *Mitochondrial DNA. Part B: Resources*, 2016, vol.1, no.1, p.212-213. ISSN 2470-1394
22. ALKATIB, S., FLEISCHMANN, T., SCHARFF, L., BOCK, R. Evolutionary constraints on the plastid tRNA set decoding methionine and isoleucine. In: *Nucleic Acids Research*, 2012, no.40, p.6713-6724. ISSN 0305-1048
23. MORDEN, C., WOLFE, K., DEPAMPHILIS, C., PALMER, J. Plastid translation and transcription genes in a nonphotosynthetic plant – Intact, missing and pseudogenes. In: *The EMBO Journal*, 1991, no.10, p.3281-3288. ISSN 1460-2075
24. WOLFE, K., MORDEN, C., PALMER, J. Function and evolution of a minimal plastid genome from a nonphotosynthetic parasitic plant. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America Vols.*, 1992, no.89, p.10648-1065. ISSN 0027-8424
25. WICKE, S., MULLER, K., De PAMPHILIS, C., QUANDT, D., WICKETT, N., ZHANG, Y., RENNER, S., SCHNEEWEISS, G. Mechanisms of functional and physical genome reduction in photosynthetic and nonphotosynthetic parasitic plants of the broomrape family. In: *Plant Cell.*, 2013, vol.20, no.10, p.3711-3725. ISSN 1531-298X

26. De PAMPHILIS, C., PALMER, J. Loss of photosynthetic and chlororespiratory genes from the plastid genome of a parasitic flowering plant. In: *Nature*, 1990, vol.348, p.337-339. ISSN 0028-0836
27. DELAVAUULT, P., RUSSO, N., LUSSON, N., THALOUARN, P. Organization of the reduced plastid genome of *Lathraea clandestina*, an achlorophyllous parasitic plant. In: *Plant Physiology*, 1996, vol.96, p.674-682. ISSN 0032-0889
28. LEEBENS-MACK, J., de PAMPHILIS, C. Power analysis of tests for loss of selective constraint in cave crayfish and nonphotosynthetic plant lineages. In: *Molecular Biology and Evolution*, 2002, no.19, p.1292-1302. ISSN 0737-4038
29. WOLFE, A., de PAMPHILIS, C. Alternate paths of evolution for the photosynthetic gene *rbcL* in four nonphotosynthetic species of *Orobanchae*. In: *Plant Molecular Biology*, 1997, vol.33, p.965-977. ISSN 1573-5028
30. WOLFE, K., LI, W.-H., SHARP, P. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs (plant molecular evolution/molecular clock/mutation rate/organelle DNA/inverted repeat). In: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1987, vol.84, p.9054-9058. ISSN 1091-6490
31. DELAVAUULT, P., THALOUARN, P. The obligate root parasite *Orobanche cumana* exhibits several *rbcL* sequences. In: *Gene*, 2002, vol.297, p.85-92. ISSN 1879-0038
32. WICKE, S. *Assessing the Evolutionary Patterns of Plastid Genome Reduction in a Group of Non-Photosynthetic Parasitic Angiosperms (Orobanchaceae)*. Ph. D. Thesis, Wien University. Wien, 2012. 246 p.
33. DAVIS, C., XI, Z. Horizontal gene transfer in parasitic plants. In: *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, vol.26, p.14-19. ISSN 1369-5266
34. KNOOP, V., VOLKMAR, U., HECHT, J., GREWE, F. Mitochondrial genome evolution in the plant lineage. In: Kempten F. (ed). *Advances in plant biology – mitochondrial genomes*. New York: Springer Science & Business, 2011, p.3-29. ISBN 978-0-387-89780-6
35. BARKMAN, T., MCNEAL, J., LIM, S.-H., COAT, G., CROOM, H., YOUNG, N. Mitochondrial DNA suggests at least 11 origins of parasitism in angiosperms and reveals genomic chimerism in parasitic plants. In: *BMC Evolutionary Biology*, 2007, no.7, p.1-15. ISSN 1471-2148
36. FILIPOWICZ, N., RENNER, S. The worldwide holoparasitic *Apodanthaceae* confidently placed in the *Cucurbitales* by nuclear and mitochondrial gene trees. In: *BMC Evolutionary Biology*, 2010, no.10, p.219. ISSN 1471-2148
37. MOWER, J., STEFANOVIC, S., HAO, W., GUMMOW, J., JAIN, K., AHMED, D., PALMER, J. Horizontal acquisition of multiple mitochondrial genes from a parasitic plant followed by gene conversion with host mitochondrial genes. In: *BMC Biology*, 2010, vol.8, no.150, p.2-16. ISSN 1741-7007
38. ZHANG, Y. *Horizontal gene transfer studies in parasitic plants of the Orobanchaceae*. Ph. D. Thesis, The Pennsylvania State University, SUA, 2013. 232 p.
39. WESTWOOD, J., RONEY, J., KHATIBI, P., STROMBERG, V. RNA translocation between parasitic plants and their hosts. In: *Pest Management Science*, 2009, vol.65(5), p.533-542. ISSN 1526-4998
40. XI, Z., BRADLEY, R., WURDACK, K., WONG, K., SUGUMARAN, M., BOMBLIES, K., REST, J., DAVIS, C. Horizontal transfer of expressed genes in a parasitic flowering plant. In: *BMC Genomics*, 2012, no.13, p.227. ISSN 1471-2164
41. PARK, J.-M., MANEN, J.-F., SCHNEEWEISS, G. Horizontal gene transfer of a plastid gene in the non-photosynthetic flowering plants *Orobanche* and *Phelipanche* (*Orobanchaceae*). In: *Mol. Phyl. Evol.*, 2007, no.43, p.974-985. ISSN 1055-7903

Prezentat la 15.07.2016