

PROFILUL COMPARATIV AL UNOR TRANSCRIPTI DIN ANTERELE PLANTELOR HIBRIDE ȘI A LINIILOR PARENTALE DE FLOAREA-SOARELUI

CZU: 633.854.58:631.526.1:581.1

DOI: <https://doi.org/10.52673/18570461.23.4-71.02>Doctor în științe biologice **Angela PORT**E-mail: portang@yahoo.comORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-3994-8918>

Universitatea de Stat din Moldova

COMPARATIVE PROFILE OF TRANSCRIPTS FROM ANTERS OF HYBRID PLANTS AND PARENTAL LINES OF SUNFLOWER

Summary. Most heterosis research over the years has focused on increasing vigour and productivity, and less on the multitude of biochemical and molecular phenotypes as an expression of hybrid superiority under favourable or stressful conditions. Plant productivity depends on the microsporogenesis and microgametogenesis processes highly sensitive to unfavorable environmental conditions and other stress factors that often induce the androsterility. The paper presents the results of the expression polymorphism analysis (by RT-qPCR) of candidate genes with functions in DNA replication, recombination, repair, and mitochondrial morpho-functional organization processes in anthers of homozygous and heterozygous sunflower plants with phenotypic differences in male gametophyte (fertile/sterile). A particular interest in this research represented the identification of gene expression patterns in hybrid (F1) plants in norm, for possible associations of transcriptional response with heterozygous effect, and under conditions of induced stress (gibberellin treatment) as a factor in irreversible phenotype change of anthers from fertile to sterile. Thus, the high proportion of different non-additive and transgressive expression patterns in hybrid plants was established, revealing genetic divergence and expression polymorphisms in parental lines. The sterile anther phenotype of hybrid plants obtained by gibberellin treatment of the inflorescence at the buttoning phase is causally related to changes in allelic gene expression patterns at different phases of microsporogenesis.

Keywords: sunflower, gene expression, microsporogenesis, heterosis, sterility, gibberellins.

Rezumat. Cele mai multe cercetări efectuate de-a lungul timpului privind heterozisul sunt axate pe sporirea vigurozității și productivității, și mai puțin pe multitudinea de fenotipuri biochimice și moleculare ca expresie a superiorității hibride în condiții favorabile sau de stres. Productivitatea plantelor depinde de desfășurarea normală a microsporogenezei și microgametogenezei, procese foarte sensibile la condițiile nefavorabile de mediu și la alți factori de stres, ceea ce cauzează deseori androsterilitate. În lucrare sunt prezentate rezultatele analizei polimorfismului de expresie (prin RT-qPCR) a unor gene candidat, cu funcții în procese de replicare, recombinare, reparare ADN, precum și de organizare morfo-funcțională a mitocondriilor, în anterele plantelor homozigote și heterozigote de floarea-soarelui cu diferențe fenotipice ale gametofitului mascul (fertil/steril). Un interes deosebit în aceste cercetări a fost de a identifica modelele de expresie genică la plantele hibride (F₁) în normă, în scopul unor posibile asocieri ale răspunsului transcripțional cu efectul de heterozis, precum și în condiții de stres indus (tratament cu giberelină) ca factor de modificare ireversibilă a fenotipului anterelor din fertil în steril. Astfel, a fost stabilită ponderea mare a diferitor modele de expresie neaditivă și transgresivă la plantele hibride, relevând divergența genetică și polimorfismele de expresie la liniile parentale. Fenotipul steril al anterelor plantelor hibride obținut prin tratare cu giberelină a inflorescenței în faza de butonizare este relaționat cauzal cu modificări în modelele de expresie alelică a genelor în diferite faze ale microsporogenezei.

Cuvinte-cheie: floarea-soarelui, expresie genică, microsporogeneză, heterozis, sterilitate, gibereline.

INTRODUCERE

Variația expresiei genelor și a rețelelor de reglare constituie o sursă importantă de variabilitate biologică intra- și interspecifică, contribuind în mod semnificativ la diversitatea fenotipică și la apariția efectului de

heterozis. Acest fenomen la plante a fost și continuă să fie subiectul a numeroase cercetări, majoritatea axate pe sporirea vigurozității și productivității [1; 2], și mai puțin pe multitudinea de fenotipuri biochimice și moleculare ca expresie a superiorității hibride în condiții favorabile sau de stres [3; 4; 5].

Actualmente nu este un consens cu privire la baza genetică și fiziologică a heterozisului. Conform unor cercetări, una dintre cauzele polimorfismului de expresie a genelor la hibridi poate fi interacțiunea diferențiată a alelelor parentale moștenite cu regulatorii genici, rezultând astfel expresia specifică alelei [5; 6; 7; 8]. De asemenea, se consideră că fenotipurile la hibridi prezintă rezultatul efectului dozării unor gene reglatoare [9]. Prin urmare, identificarea genelor cu răspuns transcripțional modificat prin hibridare contribuie la cunoașterea bazei molecular-fiziologice de obținere și menținere a heterozisului în condițiile schimbătoare ale mediului, fapt relevant pentru selecția și ameliorarea varietăților adaptate regional, precum și pentru înțelegerea evoluției plantelor supuse frecvent evenimentelor de hibridizare intra- și interspecifică.

Progresele conceptuale și metodologice permit analiza polimorfismului de expresie atât la nivelul unor gene candidat sau cu funcții deja cunoscute, cât și la cel al transcriptomului în diferite faze ontogenetice [5; 10]. Structurile generative, inclusiv gametofitul masculin, sunt foarte susceptibile la fluctuațiile mediului de creștere. Astfel, plantele cu toleranță scăzută la stres prezintă sterilitate în diferite faze ale micro- sporogenezei/gametogenezei, determinanții moleculari fiind atât genele nucleare, cât și citoplasmice [1; 11].

Androsterilitatea citoplasmică (ASC), generată spontan sub acțiunea factorilor de stres și cea indusă (ASI) prin hibridizări, ca rezultat al unor efecte de incompatibilitate intergenomică [11; 12], sau prin aplicarea gametocidelor [13; 14], este utilizată în combinație cu genele nucleare restauratoare de fertilitate (R_f) în obținerea hibridilor comerciali la majoritatea culturilor agricole, inclusiv la floarea-soarelui [1]. Deși este evident că restaurarea fertilității polenului, asociată sau nu și cu efect de heterozis, este expresia fiziologică a interacțiunilor citonucleare de semnalizare și reglare a genelor, aceste aspecte sunt puțin elucidate. O cauză ar putea fi lacunele în informațiile de adnotare funcțională a genomului la plante, acesta fiind de dimensiuni și complexitate mai mare comparativ cu alte specii de organisme. De asemenea, datorită caracterului dinamic al expresiei genelor, contextul de mediu în care este analizat transcriptomul este o altă variabilă semnificativă în relaționarea cu fenotipul și poate prezenta o sursă de rezultate inconsistente. Chiar și în cazul acelorași genotipuri răspunsul transcripțional la semnalizare poate fi foarte eterogen.

În obținerea hibridilor comerciali de floarea-soarelui se utilizează preponderent citotipul ASC-Pet1, deși se cunosc mai mult de 70 de surse ASC [1; 2]. Anterior, prin investigații comparative ale anterelor fertile și sterile (ASC-Pet1) la linii consangvinizate

utilizate în combinațiile hibride autohtone, au fost observate meiocite cu dezvoltare inhibată în pachiten, conglomerate eterogene de microsporocite atipice, cu anomalii cromozomiale, în diferite etape ale microsporogenezei, relevând deficiențe în procesele de replicare și menținere a integrității materialului genetic [13]. Similar, fenotipul androsterilității induse prin tratare cu giberelină a inflorescenței de floarea-soarelui la diverse genotipuri fertile homozigote (linii B și Rf) și heterozigote (F_1) prezintă multiple anomalii în dezvoltarea meiocitelor, inclusiv acumularea transcriptului mitocondrial *orfH522* specific citotipului ASC-Pet1 [13; 15]. Este relevant că afectarea de către varii factorii de stres a căilor de semnalizare celulară mediate de gibereline determină sterilitatea masculină la numeroase specii de plante, ceea ce demonstrează rolul acestor hormoni în integrarea rețelelor reglatoare a genelor specifice dezvoltării organelor generative [16; 17].

În contextul celor expuse, sunt puse în discuție rezultatele analizei polimorfismului de expresie a 14 gene candidat, potențial implicate în procese de replicare, recombinare, reparare a ADN-ului, precum și de organizare morfo-funcțională a mitocondriilor, în anterele plantelor homozigote și heterozigote de floarea-soarelui cu diferențe fenotipice ale gametofitului masculin (fertil/steril). De asemenea, un interes deosebit a prezentat identificarea modelelor de expresie genică la plantele hibride (F_1) în normă, în scopul unor posibile asocieri ale răspunsului transcripțional cu efectul de heterozis, precum și în condiții de stres indus prin tratament cu giberelină, ca factor de modificare ireversibilă a fenotipului anterelor din fertil în steril.

MATERIALE ȘI METODE

Investigațiile au fost realizate pe material de floarea-soarelui prelevat de la plantele a două linii consangvinizate *Drofa Rf* și *Drofa ASC (Pet1)* și hibridul comercial *Drofa F₁* (AȘP Magroselect, Soroca, Republica Moldova) în fază reproductivă (R1-R3 [18]). Fenotipul ASI la plantele hibride a fost obținut prin tratare cu acid giberelic (AG_3 , 0,01 %) a inflorescenței în faza de butonizare, fiind analizat macro- și microscopic [13; 19].

Studiul nivelului de expresie genică prin Real-time PCR (*Maxima SYBR Green/ROX qPCR Master Mix, Real-Time cycler DT-96, DNA technology, Russia*) s-a efectuat pe ADNc obținut (*RevertAid Reverse Transcriptase, primeri hexameri arbitrari și oligo-dT₁₈*) din ARN-ul total extras (*TRI Reagent*) din antere în diferite etape ale microsporogenezei: pachiten (P), diviziuni (D), tetrade (T) și microspor (M). Nivelul expresiei

Tabelul 1

Funcțiile și procesele în care sunt implicate genele candidat (*H. annuus*)

GenBank: (<i>H. annuus</i>)	Notații conform ortologilor (<i>A. thaliana</i>)	Activitate/Proces biochimic
BU027250.1	MMH-1	ADN glicozilază/AP liază, reparare prin excizia bazelor modificate (BER)
GE512999.1	Nth	Endonuclează III, procese de replicare, recombinare, reparare
GE502158.1	OGG1	8-oxoguanină-ADN glicozilaza, procese de reparare, reparare prin excizia bazelor modificate (BER)
GE514261.1	MYH	Adenin glicozilaza A/G-specifică, procese de reparare, reparare prin excizia bazelor modificate (BER)
GE487746.1	MSH1	Repararea erorilor de împerechere (MMR), procese de menținere a stabilității genomului mitocondrial,
GE506904.1	RECA3	Repararea, recombinarea ADN-ului, metabolismul ADN-ului
DY925268.1	OSB2	Proteină (SSB), se leagă de ADN monocatenar, stabilizarea ADN-ului în procese de replicare și reparare
GE513407.1	WHY2	Proteină (SSB) mitocondrială, procese de reparare ADN
BU026262.1	MTSSB	Proteină (SSB), procese de replicare și reparare în mitocondrii
GE502378.1	ENDO1	Activitate endonucleazică specifică în mecanismul de reparare a erorilor de împerechere T / G, proces catabolic ADN
GE501301.1	MSH5	Repararea erorilor de împerechere (MMR), recombinare meiotică reciprocă
GE501868.1	DRP1C	Implicare în fisiunea mitocondriilor, organizarea morfo-funcțională a mitocondriilor, maturarea polenului
CD852591.1	VDAC1	Porină mitocondrială 1, schimb de metaboliți
BQ915164.1	MSP1	Hidrolază, implicare în metabolismul nucleotid trifosfaților, organizarea morfo-funcțională a mitocondriilor

relative a 14 gene candidat (tabelul 1) a fost calculat conform metodei $2^{-\Delta\Delta CT}$, gena de referință – actina (GenBank: AF282624.1) [20].

În lucrarea de față, rezultatele investigațiilor de expresie genică sunt prezentate prin asocierea convențională a transcripților după funcții în două grupuri notate (tabelul 1):

- RRR: procese de replicare, recombinare, reparare a ADN-ului (GenBank: GE514261; BU027250; GE512999; GE502158; GE487746; GE501301; GE506904; DY925268; GE513407; GE502378; BU026262);

- OMM: procese de organizare morfo-funcțională și activitate a mitocondriilor (GenBank: GE501868; CD852591; BQ915164).

Diferențe de expresie (*Fold Change*, FC) dintre genotipurile parentale și dintre acestea și hibrid au fost considerate valorile $FC \geq 1,5$, respectiv $\text{Log}_2(FC) \geq 0,58$, ele fiind semnificative ($p \leq 0,05$) potrivit testelor statistice ANOVA (Bonferroni).

Analiza modelelor de expresie aditivă/neaditivă a genelor în cazul hibridului F_1 a fost realizată conform Fujimoto și colab. [7].

REZULTATE

În calitate de polimorfisme de expresie au fost analizate următoarele diferențe cantitative: conținutul mai înalt/scăzut de transcripți între liniile parentale, la una dintre acestea și hibrid, la ambii genitori față de hibrid. De asemenea, o pondere mare în eterogenitatea profilului molecular revine diferențelor calitative, și anume tendințele liniare/nelineare de acumulare a transcripților pe parcursul etapelor de dezvoltare a meiocitelor/microsporilor.

Diferențe de expresie genică dintre liniile parentale ale hibridului *Drofa F₁* (*Drofa ASC vs Drofa R_p*). Studiul nivelului de expresie genică ($\text{Log}_2(FC)$) a pus în evidență diferențe semnificative *Drofa ASC vs Drofa R_f* în 69,64 % din totalul de 56 de cazuri investigate (transcripții a 14 gene în patru etape ale microsporigenezei), inclusiv valori mai mici la linia maternă comparativ cu cea paternă în 8,93 % dintre cazuri și mai mari în 60,71%.

De menționat că, deși este observat un grad înalt de coexpresie (figura 1), genotipurile homozigote cu fenotipul steril/fertil al anterelor se caracterizează printr-o dinamică foarte variată a acumulării trans-

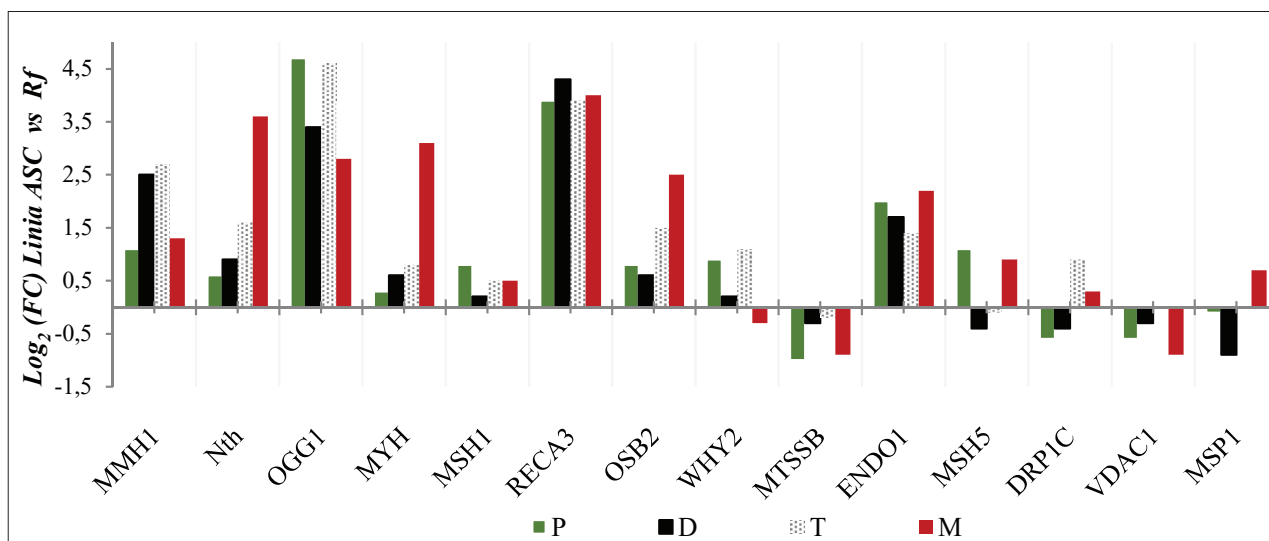


Figura 1. Expresia diferențiată a genelor dintre liniile parentale (*Drofa ASC vs Drofa R_f*) ale hibridului *Drofa F₁* în diferite etape ale microsporogenezei: pachiten (P), diviziuni (D), tetrade (T), microspor (M).

cripților, unele gene prezentând un polimorfism de expresie temporal înalt. De exemplu, la linia ASC, activitatea de transcripție a 6 gene: MMH, NTH, OGG, RECA3, OSB2, ENDO1 s-a menținut la un nivel ridicat pe întreaga perioadă a microsporogenezei, îndeosebi la transcripții OGG1 și RECA3 ($\text{Log}_2(\text{FC}) > 2,5$).

Totodată, valorile de expresie mai mari la linia ASC vs R_p doar în unele faze, precum este la MYH (D, T, M), MSH5 (P, M), WHY2 (P, T), MSH1 (P) și DRP1C (T), sau mai mici, așa ca la MtSSB și VDAC (P, M) relevă gradul înalt specific de reglare a activității de transcripție ca răspuns la starea fiziologică a gametofitului în dezvoltare.

Diferențele de expresie dintre liniile consangvinizate constituie preponderent un polimorfism cantitativ și doar în cazul ARNm-MSP1 au fost constatate atât valori mai mici (D), cât și mai mari (M) ale raportului ASC vs R_f. De menționat că diferențele de expresie, în puținele cazuri de subexpresie la linia ASC în raport cu linia R_f (MtSSB și VDAC în P, M; MSP1 în D), sunt mult mai mici ca intensitate ($\text{Log}_2(\text{FC}) \approx -1$) comparativ cu diferențele ($\text{Log}_2(\text{FC}) = [0,6; 5,0]$) relevate la genele RRR, fapt ce pune în evidență relația causală dintre activitatea sporită a genelor implicate în procesele de replicare/recombinare/reparare a leziunilor moleculelor de ADN și fenotipul steril al gametofitului masculin.

Diferențe de expresie genică dintre hibridul *Drofa F₁* și liniile parentale. Hibridul *Drofa F₁* prezintă unele particularități similare și mai multe divergențe de expresie față de ambele forme parentale, relevând variația genetică mare dintre genitori.

Drofa F₁ versus Drofa R_f. Profilul de transcripți în microsporogeneza plantelor hibride în comparație cu cel al plantelor paterne restauratoare de fertilitate

prezintă diferențe de expresie în 69,7 % dintre cazurile analizate, ponderea mai mare revenind variantelor cu valori mai mari ($F_1 > R_p$, 42,9%). Precizăm că și în cazul liniei materne numărul de variante cu valori de expresie $ASC > R_f$ este mult mai mare (în 60,7 % dintre variante).

Expresia genelor în anterele hibridului prezintă și anumite particularități individuale. De exemplu, valori de expresie $F_1 > R_f$ se mențin în toate fazele studiate ale microsporogenezei doar în cazul OGG1 și RECA3 dintre cele șase gene puse în evidență la linia maternă ($ASC > R_f$). Efecte unice de supraexpresie $F_1 > R_f$ au fost constatate în cazul MMH (D, T, M); OSB2 (P, M, T); NTH și MYH (T, M); ENDO1 (P, T). Dacă la formele parentale diferențele de expresie ASC vs R_f sunt eterogene doar la nivelul ARNm-MSP1, atunci la F₁ polimorfismul de expresie (modificări cantitative și calitative) în funcție de fază este observat la alți patru transcripți: MYH, WHY2, MTSSB, MSH5.

O altă caracteristică specifică a activității de transcripție în anterele F₁ sunt valorile mai mici ($F_1 < R_f$) ale conținutului de transcripți cu funcții în organizarea morfo-funcțională a mitocondriilor, în toate patru faze ale dezvoltării microsporocitelor la VDAC1 și MSP1 ($\text{Log}_2(\text{FC}) = [-0,6; -2,2]$), și în primele două faze: P și D la RP1C ($\text{Log}_2(\text{FC}) = [-1,5; -2,4]$).

Un caz deosebit este gena MSH1, la care a fost constatată doar o singură diferență statistic semnificativă, aceasta fiind de supraexpresie la F₁ față de linia paternă ($\text{Log}_2(\text{FC}) = 2,39$) – în faza de tetrade (figura 2, A). Faza de tetrade la plantele hibride se deosebește esențial de celelalte faze ale microsporogenezei prin expresia diferențiată a 13 dintre 14 gene și valori de supraexpresie $F_1 > R_f$ la toate 11 gene candidat din grupul RRR.

În concluzie, în majoritatea variantelor de studiu, valorile conținutului de transcripturi la F_1 , comparativ cu linia R_p , relevă supraexpresie la genele implicate în procese de replicare, recombinare și reparare, pe întreaga perioadă de dezvoltare de la meiocit la microspor și subexpresie la genele asociate cu morfogeneza și funcționalitatea mitocondriilor.

Drofa F_1 versus Drofa ASC. Analiza valorilor $\text{Log}_2(\text{FC})$ de expresie genică la hibrid în comparație cu linia maternă *Drofa ASC* (figura 2, B) indică un profil cu diferențe în 71,4 % dintre variante, iar față de R_f este mai variat în funcție de faza microsporogenezei.

Trebuie menționat că expresia relativă a genelor cu valori $F_1 > \text{ASC}$ s-a înregistrat doar în 21,4 % dintre variante, ceea ce este în contrast cu datele de expresie $F_1 > R_f$ (42,9 %). Perechea de comparație F_1 vs ASC se deosebește inclusiv după numărul de cazuri de subexpresie, relevate în 50,0 % dintre variante, ceea ce este în contrast cu doar 26,8 % dintre variantele analizate cu valori $F_1 < R_f$.

O altă particularitate specifică este și faptul că în anterile F_1 nu a fost observat niciun transcript al cărui conținut să se mențină la un nivel mai mare față de lina maternă, în toate cele patru faze studiate. Însă sunt gene la care valori $F_1 > \text{ASC}$ au fost constatate în trei (OGG, în D, T, M), două (SSB, în D și T) și o singură fază de dezvoltare a microsporocitelor (NTH, MYH, MSH1, RECA3, OSB3, BFN, MSH5 în T).

În cazul genelor cu funcții în morfogeneza și funcționalitatea mitocondriilor hibridul prezintă valori de expresie mai mici față de linia maternă. Similar, în cazul unor gene RRR sunt valori mai mici la hibrid față de linia maternă, în special la: MYH și RecA3 (P, T, M); MMH (P, D); MSH1 (P, M); Why (M, D); BFN (D, M); MSH5 (P, M). Trebuie menționat că doar în cazul a patru gene din categoria funcțională RRR: MMH, OGG, Why și MTSSB diferențele de expresie au fost cantitative (unisens, sub/supraexpresie), nu și calitative, adică fără fluctuații majore ale nivelului de expresie în cele patru faze de microsporogeneză analizate.

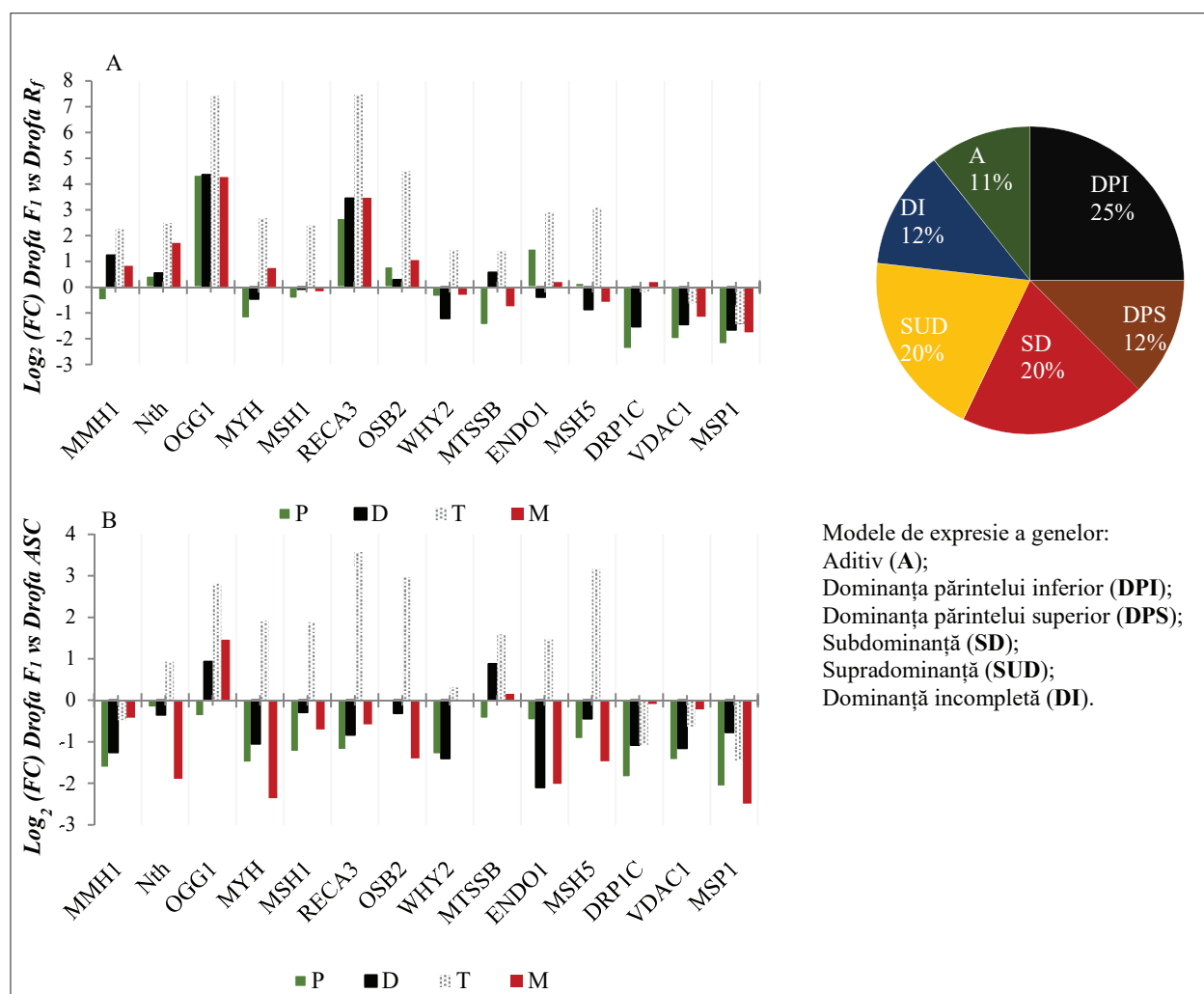


Figura 2. Expresia diferențiată a genelor *Drofa F_1 vs Drofa ASC* (A), *Drofa F_1 vs Drofa R_f* (B) în pachiten (P), diviziuni (D), tetrade (T) și microspor (M). Ponderea (%) modelelor de expresie a genelor moștenite de hibrid (C).

Profilul cu 7 gene: NTH, MYH, MSH1, RECA3, OSB2, ENDO și MSH5 este mult mai eterogen, cu diferențe cantitative și calitative la F_1 față de cel al liniei ASC.

De asemenea, după nivelul de expresie a genelor RRR, anterele F_1 în faza de tetrade se deosebește și de această linie parentală prin valori mai mari, cu excepția ARNm-Why2 și ARNm-MMH1. Mai mult ca atât, plantele hibride se diferențiază și la nivelul fazei pachiten prin ponderea mare și exclusivă a numărului de variante (9) cu valori mai mici ale transcripțiilor față de cele ale părintelui matern.

În concluzie, anterele F_1 se deosebesc de cele ale liniei ASC prin valori mai mici ale expresiei relative a genelor studiate, preponderent în cazul celor implicate în procesele de replicare, recombinare și reparare. Totodată, au fost stabilite și unele particularități distinctive ale hibridului față de ambele linii parentale. Astfel, în faza de tetrade a microsporogenezei este evidentă prevalența cazurilor de supraexpresie în profilul de transcripți al anterelor heterozigote comparativ cu ambele linii homozigote. O altă particularitate distinctivă dintre hibrid și ambele linii parentale sunt valorile de subexpresie a genelor implicate în morfogeneza și funcția mitocondriilor.

Modele de expresie genică la Drofa F_1 cu fenotipul fertil al anterelor. Diferențele de expresie genică dintre liniile parentale și dintre acestea și hibrid reflectă diferite modele de expresie aditivă și nonaditivă a genelor moștenite de hibrid (figura 2, C). Astfel, la hibridul cu fenotip androfertil modelele de expresie neaditivă (89,29 %) prevalează față de cea aditivă (10,71 %). Exemple de expresie aditivă au fost constatate la patru dintre cele 14 gene studiate: NTH (P, D), MSH1 și OSB2 (D), WHY2 și DRP1C (M). Tetradele reprezintă unica fază a microsporogenezei pentru care nu au fost constatate cazuri de expresie aditivă.

Dintre cazurile de expresie neaditivă, modelul transgresiv a fost identificat în 39,3 % (19,64 % SUD și 19,64 % SD) și cel de dominanță în 37,50 % (25,0 % DPI, 12,50 % DPS) dintre variantele de studiu. De asemenea, într-un număr mai mic de cazuri – 12,50 % a fost stabilit și modelul de DI.

Analiza separat pe gene a pus în evidență majoritatea cazurilor de SUD în faza de tetrade și doar în cazul celor din grupul RRR. Se remarcă OGG prin menținerea modelului de SUD în trei faze (D, T, M). În contrast, cele mai multe cazuri de SD sunt la genele cu funcții în activitatea și morfogeneza mitocondriilor în unele faze (VDAC, P-T; ADLC, P și D; MYH, P și WHY2, D) sau în toate patru, de exemplu, la gena MSP.

DPI se identifică predominant în expresia genelor în două faze: pachiten și microspor, și doar în cazul MSH5, pe întreaga perioadă analizată, cu excepția

fazei de tetrade (SUD). Modelul DPS s-a observat la genele: OGG, OSB2 și ENDO1 în pachiten, MTSSB în diviziuni, WHY2 în faza de tetrade, iar la gena MMH atât în faza de tetrade, cât și de microspor.

În cadrul acestui experiment, cele mai multe cazuri de DI (4 din 7) au fost identificate în faza de microspor a anterelor de floarea-soarelui.

În concluzie, un singur model de expresie a genelor în toate cele patru faze ale microsporogenezei analizate la hibridul F_1 cu fenotip fertil a fost identificat doar la o singură genă – MSP (SD). În contrast, cele mai multe modele de expresie diferite sunt constatate la 3 gene, toate din grupul de analiză RRR: MYH (SD, DPI, SUD, DI), OSB2 (DPS, A, SUD, DI) și WHY2 (DPI, SD, DPS, A).

De asemenea, au fost remarcate diferențe în modelele de expresie genică în funcție de fază microsporogenezei. De exemplu, în pachiten predomină modelele de dominanță parentală DPS/DPI, în diviziuni – de SD și expresia aditivă, în faza de tetrade – SUD, iar în faza de formare a microsporilor – DI și DPI. În cele mai multe cazuri, linia *Drofa* ASC a fost identificată ca părinte superior.

Trebuie specificat și faptul că nu a fost constatată o asociere dintre un anumit model în expresia genelor moștenite de hibrid și diferențele de expresie dintre liniile parentale. De exemplu, în anterele hibride au fost relevate diferite modele de expresie în cazul genelor cu valori de expresie mai mari la linia maternă față de cea paternă.

Modificarea modelelor de expresie a genelor la Drofa F_1 cu fenotipul steril (ASI-AG₃) al anterelor. La plantele cu fenotipul steril al anterelor, ca răspuns la tratamentul cu AG₃, cele mai multe cazuri (F_1 -ASI/ F_1) sunt de subexpresie – 35,71 % și doar 16,07 % – de supraexpresie (figura 3, A). Majoritatea efectelor de subexpresie sunt în faza de tetrade, în special la cele 11 gene din grupul RRR. Nu toate genele RRR au prezentat același răspuns transcripțional. De exemplu, efectul de inhibare indus de AG₃ a fost observat doar la etapa de formare a tetradelor, așa cum este în cazul OGG, MYH, MSH1 și MSH5, sau în mai multe faze ale microsporogenezei: OSB3 (P, D, T), MMH (D, T), NTH (P, T) și ReCa (T, M).

Un răspuns comparativ mai eterogen atât în aspect cantitativ, cât și calitativ, a fost pus în evidență prin variația conținutului de transcripți Why: efect de subexpresie în faza T urmat de supraexpresie în faza M. Similar se constată și la gena ENDO1: supraexpresie în fazele P și D, subexpresie în T și iarăși supraexpresie în faza M.

Spre deosebire de primul grup de gene analizat, răspunsul celor din grupul OMM este mult mai eterogen.

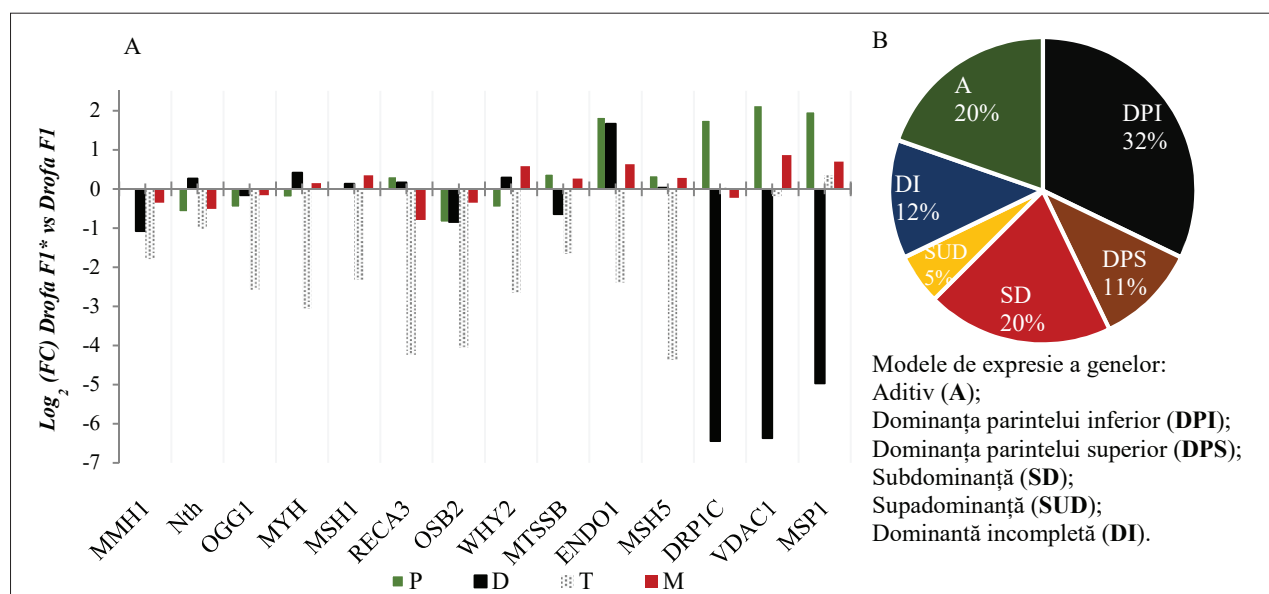


Figura 3. Expresia diferențiată a genelor Drofa F1* (ASI-AG3) vs Drofa F1 (A) în pachiten (P), diviziuni (D), tetrade (T) și microspor (M). Ponderea (%) modelelor de expresie a genelor la Drofa F1* (ASI-AG3) (B).

rogen, cu valori tranzitorii pe întreaga perioadă analizată. De exemplu, în cazul transcripților VDAC1 și MSP1 este supraexpresie în pachiten ($\text{LOG}_2(\text{FC}) \approx 2$), un efect puternic de subexpresie ($\text{LOG}_2(\text{FC}) = [-5; -6]$) în faza de diviziuni care scade în intensitate în faza de tetrade, astfel încât, la etapa de formare a microsporilor din nou este supraexpresie ($\text{LOG}_2(\text{FC}) = [0,7; 0,9]$).

Trebuie menționat că valorile mici ale conținutului de transcripți ca rezultat al unor efecte de subexpresie de intensitate mare, în cazul genelor cu funcții RRR, au fost observate în faza de tetrade, iar a celor cu funcții OMR, mai devreme, în etapa de diviziuni a meiocitelor.

Analiza comparativă a modelelor de expresie genică în anterele hibridului cu androsterilitate indusă de AG₃ cu cele ale hibridului cu fenotip fertil a relevat modificarea acestora în 30 dintre 56 de variante studiate (figura 3, B). Numărul de cazuri de expresie transgresivă cu model SUD s-a micșorat (de la 11 la 3), dar s-a majorat cel al cazurilor cu model aditiv (de la 6 la 11) și DPI (de la 14 la 18 cazuri). Respectiv, la hibridul cu fenotip ASI-AG₃ se diferențiază anterele în fazele D și M cu aceleași modele de expresie genică pretratament în 9 dintre 14 cazuri de analiză. Cele mai multe modificări ale modelelor de expresie sunt identificate în faza de tetrade (la 11 dintre 14 gene) și pachiten (la 9 dintre 14 gene).

Astfel, efectele de subexpresie a genelor RRR în faza de tetrade a anterelor la plantele hibride cu fenotip ASI-AG₃ sunt asociate cu modificarea modelului SUD în cele cu DPS/DPI, A, DI și SD. Nu a fost constatată o tendință generală de asociere a efectului indus de giberelină (supra/subexpresie) cu modifica-

rea modelului de expresie față de cel stabilit la plantele hibride cu fenotip fertil. De exemplu, în cazul genelor din categoria OMM, la variantele cu model SD (pachiten), după tratare a fost identificat DPI, DPS și A, toate asociate cu un răspuns de supraexpresie. În contrast, același tip de model SD rămâne neschimbat post-tratament, însă efectul este unul puternic de subexpresie.

În concluzie, fenotipul steril al anterelor plantelor hibride, produs prin tratarea cu AG₃ a inflorescenței în faza de butonizare, este relaționat cauzal cu modificări în modelele de expresie alelice a genelor în decursul microsporogenezei.

DISCUȚII

Cunoașterea polimorfismului de expresie este esențială pentru înțelegerea proceselor complexe în activitatea genelor și a factorilor de reglare. O perioadă îndelungată de timp s-a considerat [21] că expresia genelor la plante este reglată spațial și temporal într-un mod dependent de faza ontogenetică, de țesut/organ, cu caracteristici generale, comune, ce pot fi precis definite.

Diferențele de expresie dintre hibrid și liniile parentale. Investigațiile efectuate indică o pondere mare, de 69-71 %, a cazurilor de expresie diferențiată a 14 gene din profilul a două linii parentale homozigote și a hibridului *Drofa F*, în aceleași etape ale microsporogenezei. Aceste rezultate sunt în acord cu datele transcriptomice la diferite specii de plante: porumb [5; 22], orez [21], soia [8], arabidopsis [23] și demonstrează că activitatea de transcripție în ontogeneză variază larg la diferite genotipuri.

Cauzele polimorfismului de expresie genică sunt multiple. De exemplu, alelele parentale moștenite de hibrid în stare homozigotă pot avea o expresie diferențiată, indicând variații *trans*-regulatorii și efecte aditive în manifestarea fenotipului. Alelele în combinație heterozigotă în același genom, de asemenea, pot fi exprimate diferențiat, relevând activitate de reglare *cis*- sau variații de expresie specifică alelei [5; 22]. Astfel, modelele de expresie a genelor la hibridi sunt determinate de combinații complexe și de efecte asimetrice ale factorilor parentali divergenți *trans*-regulatori, rezultând activarea/inactivarea transcripției alelelor. Particularitățile specifice ale răspunsului transcripțional după hibridizare sunt determinate și de compatibilitatea rețelelor de reglare a genelor. Prin urmare, cu cât genomurile parentale sunt mai asemănătoare, cu atât probabilitatea ca factorii de transcripție să fie compatibili cu situs-urile de legare este mai mare.

Cercetările axate pe contribuția efectelor de reglare *cis*- și *trans*- în polimorfismul transcripțional și, respectiv, în generarea modelelor de expresie aditivă/neaditivă la hibridii heterotici la diferite specii de plante [3; 4; 5; 7; 8; 21; 22; 23] au pus în evidență faptul că heterozisul este rezultatul mai multor modele de expresie în combinații diferite, în funcție de țesut/organ și fază de dezvoltare, chiar în cadrul aceleiași specii.

În acord cu aceste concluzii sunt și datele obținute ce au arătat în 89,3 % dintre cazuri o expresie diferențiată a genelor cu efecte neaditive, indicând diferențe genomice semnificative dintre liniile parentale homozigote (*Drofa R_f* și *Drofa ASC*) și genotipul heterozigot *Drofa F₁*, în al cărui profil de transcripție se evidențiază mai multe modele de expresie. O pondere mai mare și aproximativ egală revine la două dintre ele: modelul transgresiv – 39,28 % (19,64 % – SUD și 19,64 % – SD) și de dominanță parentală 37,50 % (25,0 % – DPI și 12,50 % – DPS). Mai mult ca atât, au fost remarcate diferențe în modelele de expresie genică în funcție de faza microsporogenezei. Modelul transgresiv de supra-dominanță a fost constatat, preferențial, într-o singură fază a microsporogenezei, atunci când la fenotipurile fertile se formează tetradele de microspori, și doar în cazul genelor asociate proceselor de replicare, recombinare și reparare a leziunilor ADN. Tot la aceste gene au fost identificate cele mai multe modele de expresie, de exemplu la: MYH (SD, DPI, SUD, DI), OSB2 (DPS, A, SUD, DI) și WHY2 (DPI, SD, DPS, A), fapt sugestiv pentru variații *trans*-regulatorii. Contrar, modelul de subdominanță sau dominanță a părintelui inferior s-a remarcat în expresia genelor implicate în activitatea și organizarea morfo-funcțională a mitocondriilor pe întreaga perioadă a microsporogenezei, sugerând mai mult variații *cis*-regulatorii. Aceste rezultate de-

monstrează caracterul destul de dinamic al modelelor de expresie a genelor studiate, histo-specific conform fazei ontogenetice, în cazul de față – dezvoltarea gametofitului masculin.

În pofida acumulării datelor științifice care indică o asociere dintre modelele de supra/subdominanță cu efectul de performanță hibridă, nu se cunoaște cu certitudine dacă acestea influențează direct, fiind o cauză în manifestarea heterozisului, sau reprezintă consecințele acestui fenomen complex.

O altă concluzie relevantă a rezultatelor discutate în lucrarea dată constă în faptul că nu a fost identificat un anumit model de acțiune a genelor la *Drofa F₁* relaționat cu același tip de diferențe cantitative/calitative de expresie dintre liniile consangvinizate. De exemplu, în cazul unor gene cu valori mai mari de transcripție la linia maternă vs paternă au fost relevate modele diferite de expresie la hibrid.

În unele studii pe hibridi de porumb a fost constatată dominanța parentală la genele cu supraexpresie la linia maternă vs paternă și modelul aditiv în cazul superiorității valorilor la linia paternă [24]. Tot la această cultură agricolă a fost relevată o tendință de menținere a expresiei aditive la majoritatea genelor (63,9 %) studiate în două etape de dezvoltare a inflorescenței, în contrast cu modelul neaditiv, care ulterior se modifică în aditiv [25]. Autorii [25] cercetării au concluzionat că expresia diferențiată a genelor parentale este determinată preponderent de variația factorilor *cis*-de reglare, datorită cărui fapt în genomul hibridilor se menține nivelul de expresie specifică alelei, rezultând modele de expresie aditivă corelate pozitiv cu efectul de heterozis. Contrar, în unele investigații pe mai multe genotipuri ale aceleiași specii [24; 26; 27], sau diferite [3; 6; 8] a fost sugerat că modelul dominant și cel transgresiv (supra- și subdominant) este asociat cu trăsăturile de superioritate hibridă.

Variază larg și ponderea procentuală a genelor cu expresie diferențiată aditivă sau neaditivă la hibridii F_1 a diferitor specii. De exemplu, la unii hibridi de orez doar 5,9 % dintre genele studiate au fost exprimate diferențiat [28], pe când la lucernă heterozisul vegetativ a fost asociat cu majoritatea genelor expresate diferențiat [29]. Polimorfismul de expresie în diferite țesuturi și organe ale aceleiași plante hibride, de asemenea, a fost relaționat cu diferențele semnificative în nivelul de heterozis [30].

Așadar, este evident că rezultatele cercetărilor privind modelele de expresie în relație cauzală cu fenomenul de creștere a vigorii hibride rareori sunt convergente și diferă în funcție de un anumit caracter sau însușire fiziologică. Aceste neconcordanțe în rezultatele științifice se pot datora acțiunii corelative a

genelor codificatoare de proteine, foarte diverse funcțional, cu rol în manifestarea fenotipică a caracterului (heterozis pozitiv sau negativ). De exemplu, la orez [21] a fost stabilit un număr mult mai mare de secvențe expresate (*Est-uri*) asociate cu heterozis negativ, decât cu cel pozitiv. Genele care codifică proteine implicate în procese de replicare și reparare ADN au fost asociate, în mare parte, cu heterozis pozitiv, iar cele cu funcții în metabolismul carbohidraților, proteinelor, lipidelor, precum și proceselor energetice s-au evidențiat prin heterozis negativ. Rezultate similare au fost obținute și în cazul genelor cu funcții în procesele de transcripție, transducere a semnalelor, rezistență, transportul substanțelor, metabolismul aminoacizilor, care au prezentat asociere atât cu heterozis pozitiv, cât și negativ [21; 22; 30]. Mai mult ca atât, au fost remarcate și grupuri de gene care, fiind implicate în realizarea aceluiași proces biologic, și-au modificat activitatea în urma hibridizării la arabidopsis și porumb [27; 30]. Tot în acest context se menționează și datele transcriptomice obținute în cazul hibridilor *Senecio S. x baxteri*, la care genele implicate în activitatea mitocondriilor, în special, cele care codifică subunitățile ATP sintetazei, precum și *8-oxoguanine-DNA glycosylase 1* (OGG1) cu funcții în repararea leziunilor ADN au fost toate supraexpresate față de ambele forme parentale [3]. În acord cu rezultatele științifice menționate sunt și cele descrise în prezenta lucrare, fiind constatat modelul SUD în cazul expresiei ARNm-OGG1 (GE502158.1) în anterele hibridului Drofa în trei faze ale microsporogenezei din cele 4 studiate (D, T, M).

Astfel, datele de expresie diferențiată a unor gene în microsporogeneza plantelor de floarea-soarelui cu genotip homo- și heterozigot ale combinației hibride Drofa sunt convergente cu cele din literatură și sugerează susceptibilitatea diferită la hibridizare a genelor care codifică proteine asociate proceselor de modificare a secvenței de nucleotide, diviziunii celulare, activității mitocondriilor, dezvoltării organelor generative etc.

Modificarea modelelor de expresie genică la hibridul cu fenotip ASI-AG₃. Eterogenitatea și intensitatea variabilă a factorilor de mediu sporesc complexitatea mecanismelor de semnalizare celulară, rezultând polimorfisme înalte de expresie genică, ceea ce duce la dificultăți în asocierea specifică cu un anumit fenotip de interes. Astfel, integrarea datelor transcriptomice ale interacțiunilor genotip-mediu și din varii sisteme-model cu fenotipuri contrastante este relevantă în stabilirea unor elemente specifice sau comune, așa ca gene cu activitate transcripțională relativ constantă în diferite medii de creștere sau la diferite genotipuri în același context de semnalizare.

Din această perspectivă, un alt obiectiv de interes este de a determina dacă, și în ce măsură, sunt influențate modelele de activitate a genelor studiate la plantele hibride în condiții de stres indus prin varii tratamente chimice sau excitanți abiotici/biotici cu efect de modificare a fenotipului anterelor din fertil în steril. Importanța acestor investigații este argumentată și de faptul că micro-sporogeneza/gametogeneza la acțiunea a varii factori de stres răspunde prin reducerea parțială sau completă a fertilității. Totodată, la diverse specii de plante [31; 32; 33], inclusiv floarea-soarelui [34; 15], a fost demonstrat rolul giberinelor în dezvoltarea polenului, astfel încât afectarea căilor de semnalizare giberelinică a rezultat fenotipul steril.

În acest studiu de expresie a genelor în anterele Drofa F₁ cu fenotip steril indus prin tratament cu AG₃, în comparație cu cel al anterele fertile la același hibrid, a fost constatat un număr mare de cazuri de subexpresie (35,7 %) și comparativ mai mic de supraexpresie (16,1 %). Trebuie menționat că efectul inhibitor al giberelinei asupra activității genelor implicate în activitatea și organizarea morfo-funcțională a mitocondriilor s-a manifestat mai devreme (în etapa de diviziuni a meiocitelor) comparativ cu cele cu funcții în replicarea, recombinarea și repararea ADN-ului (tetrade). Respectiv, efectele tratamentului hormonal se reflectă și la nivelul modelelor de expresie alelică a genelor parentale moștenite, prin modificarea acestora în 53,57 % dintre variantele de studiu, cele mai multe la faza de tetrade și pachiten. Numărul cazurilor de expresie transgresivă s-a micșorat și a crescut cel cu model aditiv și de dominanță a părintelui inferior. Nu a fost constatată o asociere directă dintre efectul de sub-/supraexpresie și variația modelelor de activitate a genelor la hibridul cu fenotip ASI-AG₃.

Modificarea modelelor de expresie genică la hibridul cu fenotip ASI-AG₃ sugerează potențiale variații în regiunile de reglare *cis*-, în interacțiunile cu factorii de transcripție sau ARN-uri reglatoare (*trans*-), ca răspuns la stresul indus. Anterior a fost demonstrat că la genele cu modificări ale stării de echilibru (normă) și variații *cis*-reglatorii sunt valori mai mari ale diferențelor de expresie (FC) între liniile consangvinizate parentale decât în cazul celor cu variații *trans*-reglatorii [35; 36; 37].

Conform unor cercetări efectuate de A. Waters și colab. [4], genele cu variații *trans*-reglatorii în normă au prezentat variații *cis*-reglatorii în condiții de stres. Contrar, în cazul genelor cu variații de reglare *cis*- în normă, s-au menținut preponderent același tip de reglare și sub acțiunea factorilor de stres, fiind relevate și puține exemple de reglare *trans*. De remarcat faptul că în alte investigații pe plantule de porumb [4],

analiza contribuției variației de reglare *cis-* și *trans-* în răspunsul diferențiat dintre liniile parentale și hibrid sub acțiunea stresului termic indus nu a fost evidențiată o prevalență categorică pentru un anumit tip de reglare. Totuși, în cazul unor factori de transcripție din familia MYB și NAC au fost constatate doar variații în elementele de reglare *cis*.

Se consideră că variațiile alelice asociate cu expresia sensibilă la stresul indus într-un mod controlat sau cel de mediu ar putea fi cauzate de pierderea receptivității pentru una dintre alele, precum și de dobândire a unei noi capacități de răspuns față de anumite semnale, datorită polimorfismului (mutații mononucleotidice sau deleții) în situsurile de legare pentru factorii de transcripție sensibili la stres [10; 23; 38].

Prin urmare, rezultatele prezentei cercetări contribuie cu noi informații privind confirmarea funcției unor gene candidat la floarea-soarelui, natura dinamică a activității genelor, a variațiilor reglatorii tisular specifice, precum și a schimbărilor fiziologice de adaptare la factorii de stres. Elucidarea cauzalității dintre polimorfismele în transcriptom și diversitatea fenotipică rămâne un obiectiv de actualitate pentru a avansa în înțelegerea și expresia efectelor de heterozis în diferite condiții de creștere.

CONCLUZII

- Toate 14 gene candidat codificatoare de proteine cu funcții în procesele de replicare, recombinare și reparare ADN, organizare morfo-funcțională și activitate a mitocondriilor au fost expresate diferențiat în microsporogeneză la liniile parentale consangvinizate și hibridul de floarea-soarelui *Drofa* cu performanță heterotică.

- A fost stabilită ponderea mare a diferitor modele de expresie neaditivă și transgresivă la plantele hibride, relevând divergența genetică și polimorfismele de expresie la liniile parentale.

- Fenotipul steril al anterelor plantelor hibride obținut prin tratare cu giberelină a inflorescenței în faza de butonizare este relaționat cauzal cu modificări în modelele de expresie alelică a genelor în diferite faze ale microsporogenezei. Numărul cazurilor de expresie transgresivă s-a micșorat și a crescut cel cu model aditiv și de dominanță a părintelui inferior.

- Investigarea modificărilor neaditive în activitatea de transcripție a genelor la plantele heterozigote contribuie cu informații relevante pentru o mai bună înțelegere a fenomenului de heterozis, precum și a plasticității fenotipice în răspunsul adaptiv la varii factori de stres ce pot afecta procesul reproductiv și, astfel, potențialul de recoltă al plantelor.

BIBLIOGRAFIE

1. Duca M., Port A., Clapco S. Elemente de genetică și genomică la angiospermele de cultură (floarea-soarelui) și cele parazite (lupoaia), Universitatea de Stat din Moldova, Centrul Genetică Funcțională. Chișinău: S. n., 2022. 227 p.
2. Vear F. Changes in sunflower breeding over the last fifty years. OCL-Oilseeds and fats, Crops and Lipids. 2016, nr. 23. 8 p.
3. Hegarty M., Barker G., Brennan A., Edwards K., Abbott R., Hiscock S. Changes to gene expression associated with hybrid speciation in plants: further insights from transcriptomic studies in *Senecio*. In: *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2008, 27, 363(1506), 3055-3069.
4. Waters A., Makarevitch I., Noshay J., Burghardt L., Hirsch C., Hirsch C., Springer N. Natural variation for gene expression responses to abiotic stress in maize. In: *Plant J*. 2017, 89(4), 706-717.
5. Zhou P., Hirsch C., Brigg, S., Springer N. Dynamic Patterns of Gene Expression Additivity and Regulatory Variation throughout Maize Development. In: *Mol Plant*. 2019, 12(3), 410-425.
6. Zhang M., Tang Y., Qi J., Liu X., Yan D., Zhong N., et al. Effects of parental genetic divergence on gene expression patterns in interspecific hybrids of *Camellia*. In: *BMC Genomics*, 2019, 20 (1):828, 2-12.
7. Fujimoto R., Uezono K, Ishikura S, Osabe K, Peacock W., Dennis ES. Recent research on the mechanism of heterosis is important for crop and vegetable breeding systems. In: *Breed Sci*. 2018, 68(2), 145-158.
8. Taliercio E, Eickholt D, Rouf R, Carter T. Changes in gene expression between a soybean F1 hybrid and its parents are associated with agronomically valuable traits. In: *PLoS One*. 2017, 12(5). 18 p.
9. Birchler J., Riddle N., Auger D., Veitia R. Dosage balance in gene regulation: Biological implications. In: *Trends Genet*. 2005, vol. 21, 219-226.
10. Lovell J., Schwartz S., Lowry D. et al. Drought responsive gene expression regulatory divergence between upland and lowland ecotypes of a perennial C4 grass. In: *Genome Res*. 2016, vol. 26, 510-518.
11. Hanson M., Bentolila S. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development. In: *The Plant Cell*. 2004, vol.16, 154-169.
12. Chase C. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial-nuclear interactions. In: *TRENDS in Genetics*. 2006, vol. 23, 81-90.
13. Port A., Duca M. Aspecte de semnalizare și expresie genetică la plante. Universitatea de Stat „Dimitrie Cantemir”, Centrul Genetică Funcțională. Chișinău : S. n., 2020, 194 p.
14. Tripathi S., Mani S. Ethrel Induced Male Sterility in *Helianthus Annuus* L. In: *International Journal Mendel*. 2010, vol. 24 (3-4), 131-132.
15. Duca M., Port A., Orozco-Cardenas M., Lovat C. Gibberellin-Induced Gene Expression Associated With Cytoplasmic Male Sterility In Sunflower. In: *Biotechnology & Biotechnological Equipment*. 2008, vol. 22 (2), 691-698.

16. Gao X., Zhang Y., HE Z. Gibberellins. In: LI, J., LI, C., SMITH, S. M. (Eds.), *Hormone Metabolism and Signalling in Plants*. United States of America: Academic Press. 2017, 107-146.
17. Sharan A., Dkhar J., Singla-Pareek S., Pareek A. Crosstalk Between Gibberellins and Abiotic Stress Tolerance Machinery in Plants. In: *Mechanism of Plant Hormone Signaling under Stress*, G.K. Pandey (Ed.), 2017, 101-126.
18. Schneiter A. and Miller J.F. Description of Sunflower Growth Stages. In: *Crop Science*, 1981, 21, 901-903.
19. Duca M., Port A., Nechifor V. Corelarea dimensiunii florilor tubulare și anterelor cu fazele microsporogenezi și microgametogenezei la *Helianthus annuus* L. În: *Materialele Simpozionului Științific Internațional „Agricultura modernă – realizări și perspective” dedicat aniversării a 80 de ani de la fondarea UASM. Lucrări științifice: Agronomie și ecologie, Chișinău, 2013, vol. 39, 59-63.*
20. Livak K., Schmittgen T. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2(-Delta Delta C(T)) Method. In: *Methods*. 2001, 25(4), 402-408.
21. Huang Y., Zhang L., Zhang J. et al. Heterosis and polymorphisms of gene expression in an elite rice hybrid as revealed by a microarray analysis of 9198 unique ESTs. In: *Plant Mol Biol*, 2006, 62, 579-591.
22. Ding H., Qin C., Luo X., Li L., Chen Z., Liu H., et al. Heterosis in early maize ear inflorescence development: a genome-wide transcription analysis for two maize inbred lines and their hybrid. In: *Int J Mol Sci*. 2014, 11, 15(8), 13892-915
23. Cubillos F., Stegle O., Grondin C., et al. Extensive cis-regulatory variation robust to environmental perturbation in *Arabidopsis*. In: *Plant Cell*, 2014, 26, 4298-4310
24. Guo M., Rupe M., Yang X, Crasta O, Zinselmeier C, Smith OS, Bowen B. Genome-wide transcript analysis of maize hybrids: allelic additive gene expression and yield heterosis. In: *Theor Appl Genet*. 2006, 113, 831-845
25. Hu X., Wang H., Diao X. et al. Transcriptome profiling and comparison of maize ear heterosis during the spikelet and floret differentiation stages. *BMC Genomics*. 2016, 17:959. 18 p.
26. Stupar R., Gardiner J., Oldre A. et al. Gene expression analyses in maize inbreds and hybrids with varying levels of heterosis. *BMC Plant Biol*. 2008, 10, 8:33. 19 p.
27. Paschold A, Jia Y, Marcon C, Lund S, Larson NB, et al. Complementation contributes to transcriptome complexity in maize (*Zea mays* L.) hybrids relative to their inbred parents. In: *Genome Res*. 2012, 22(12), 2445-2454.
28. Song S., Qu H., Chen C., Hu S., Yu J. Differential gene expression in an elite hybrid rice cultivar (*Oryza sativa* L.) and its parental lines based on SAGE data. *BMC Plant Biol*. 2007, 7:49. 15 p.
29. Li X, Wei Y, Nettleton D, Brummer E. Comparative gene expression profiles between heterotic and non-heterotic hybrids of tetraploid *Medicago sativa*. *BMC Plant Biol*. 2009, 13, 9:107. 12 p.
30. Höcker N., Keller B., Muthreich N., Chollet D., Descombes P. et. al. Comparison of Maize (*Zea mays* L.) F1-Hybrid and Parental Inbred Line Primary Root Transcriptomes Suggests Organ-Specific Patterns of Nonadditive Gene Expression and Conserved Expression Trends. In: *Genetics*. 2008, 179, 1275-1283.
31. Hanamata S., Sawada J., Ono S., Ogawa K., Fukunaga T., et al. Impact of Autophagy on Gene Expression and Tapetal Programmed Cell Death During Pollen Development in Rice. In: *Frontiers in Plant Science*. 2020, vol. 11 (172), 1-19.
32. Bao S., Hua C., Shen L., YU H. New insights into gibberellin signaling in regulating flowering in *Arabidopsis*. In: *Journal of Integrative Plant Biology*. 2020, vol. 62, 118-131.
33. Plackett A., Thomas S., Wilson Z., Hedden P. Gibberellin control of stamen development: A fertile field. *Trends in Plant Science*. 2011, vol. 16, 568-578.
34. Duca M., Port A. IAA/GA3 quantitative ratio of some sunflower genotypes representing CMS-Rf system. In: 17th International Sunflower Conference, 8-12 June 2008: *Crop Production – Physiology: proc. Córdoba, 2008, 381-386.*
35. Holloway B., Luck S., Beatty M., Rafalski J., Li B. Genome-wide expression quantitative trait loci (eQTL) analysis in maize. *BMC Genom*. 2011, 12: 336. 12 p.
36. Li L., Petsch K., Shimizu, R. et al. Mendelian and non-Mendelian regulation of gene expression in maize. *PLoS Genet*. 2013, vol. 9. 17 p.
37. Stupar R., Springer N. Cis-transcriptional variation in maize inbred lines B73 and Mo17 leads to additive expression patterns in the F1 hybrid. In: *Genetics*, 2006, 173, 2199-2210
38. Makarevitch I., Waters A., West P., et al. Transposable elements contribute to activation of maize genes in response to abiotic stress. *PLoS Genet*. 2015, 11 (10). 12 p.

NOTĂ. Cercetările prezentate în lucrare au fost realizate în cadrul proiectului 20.80009.5107.01 *Studii genetico-moleculare și biotehnologice ale florii-soarelui în contextul asigurării managementului durabil al ecosistemelor agricole*, Program de Stat 2020–2023, finanțat de ANCD.