

寄生植物コシオガマの吸器形成機構

若竹 崇雅^{1,2}, 吉田 聡子^{3,4}, 白須 賢^{1,2}

¹東京大学大学院 理学系研究科

〒113-0033 東京都文京区本郷 7-3-1

²理化学研究所 環境資源科学研究センター

〒230-0051 神奈川県横浜市鶴見区末広町 1-7-22

³奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス研究科

〒630-0192 生駒市高山町 8916-5

⁴奈良先端科学技術大学院大学 研究推進機構

〒630-0192 生駒市高山町 8916-5

Developmental study of haustorium in the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*

Key words: Auxin, Haustorium, Parasitic plant, Root development

Takanori Wakatake^{1,2}, Satoko Yoshida³, Ken Shirasu^{1,2}

¹Graduate School of Science, The University of Tokyo

7-3-1 Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo, 113-0033, Japan

²RIKEN Center for Sustainable Resource Science

1-7-22 Suehiru-cho, Tsurumi-ku Yokohama 230-0045, Kanagawa, Japan

³Graduate School of Biological Sciences, Nara Institute of Science and Technology

8916-5 Takayama, Ikoma, Nara 630-0192, Japan

⁴Institute for Research Initiatives, Division for Research Strategy, Nara Institute of Science and Technology, 8916-5, Takayama-cho, Ikoma, Nara, 630-0192, Japan

1. はじめに

他の植物から栄養を奪う独特な生存戦略をとる寄生植物は、被子植物の系統樹上に広く分布しており、少なくとも独立に 11 回進化したと考えられている (Barkman et al., 2007)。その中でも、ハマウツボ科に属する根寄生植物は精力的に研究が進められている。その理由の一つは、農業に与える経済的な損害が非常に大きいからである。ハマウツボ科に属する *Striga* 属と *Orobanche* 属はさまざまな農業作物に寄生し、収量を大幅に減収させる。とりわけアフリカでの *Striga* 属による被害は深刻で、25 ヶ国合わせて 1 億もの人が影響を受け、その被害額は一年で 10 億ドルにも上ると推計されている (reviewed in Spallek et al., 2013)。現在、これら寄生植物の効果的な除去手段はなく、早急な解決方法の開発が望まれている。もう一つの理由としては、ハマウツボ科には異なる宿主依存度の寄生植物が属しているということが

ある。寄生植物は、宿主への依存度合いによって、条件的半寄生（光合成能を持ち独立して生活できるが、宿主植物が近傍にいる場合には寄生を開始する）、絶対半寄生（光合成能を持つが、生活には宿主の存在が不可欠）、絶対全寄生（光合成能をもたず、栄養は完全に宿主依存）と分類される。ハマウツボ科には、条件的半寄生に分類される *Trypysaria* 属、絶対半寄生に分類される *Striga* 属、絶対全寄生に分類される *Orobanche* 属などすべてのクラスの寄生植物がそろっている。これらに加えて、非寄生植物である *Lindenbergia* 属があるので、寄生形質の獲得から光合成能を失うまでの進化の過程を、同じ科に属する現生種を用いて研究することができる。このことから、進化の研究の非常に良いモデルとなっている。私たちの研究グループで扱っているのは主に、ストライガ (*Striga hermonthica*, *Striga asiatica*) とコシオガマ (*Phtheirospermum japonicum*) の3種で、いずれもハマウツボ科に属する寄生植物である。

ハマウツボ科植物を含めた寄生植物全般に共通するのは、他植物に付着し、その組織に侵入するための特別な器官を発達させてきたことである。これらの器官を総称して「吸器 (haustorium)」と呼んでいる。ハマウツボ科寄生植物は、自らの根の一部を吸器へと変形し宿主植物に寄生する。この総説では根系構築の一例として、根寄生植物の吸器形成について、これまでの知見を概説した後、私たちの研究グループでの最近の研究成果について紹介する。

2. ハマウツボ科寄生植物を用いた吸器の研究

2-1. 吸器誘導メカニズム

効率よく寄生を行うには宿主植物の存在を適切に認識する必要がある。絶対寄生植物にとって宿主は必要不可欠な存在なので、宿主の存在しないところで発芽することは自殺行為になってしまう。寄生植物の持つ宿主植物認識機構として、宿主植物の分泌するストリゴラクトンを用いた発芽制御がある。枝分かれを制御する植物ホルモンであるストリゴラクトンは、もともとストライガの種子の発芽を誘導する物質 (Strigol) として、ワタの根から同定された (Cook et al., 1966)。土壌中では不安定なストリゴラクトンを発芽のシグナルとして利用することで、宿主植物のごく近傍での発芽が可能となっている。

同様に、他の植物がないところに吸器を形成しても意味がなく、どこに他の植物が存在するかを適切に認識することは吸器形成においても重要である。寄生植物がどのように宿主植物を認識し吸器を形成するのか調べるために、根の滲出液や抽出液から吸器誘導物質 (HIF: haustorium inducing factor) を単離、同定する研究が行なわれてきた。その結果、ソルガムの根の抽出液から 2,6-dimethoxy-1,4-benzoquinone (DMBQ) が *S. asiatica* の吸器を誘導する物質として同定された (Chang and Lynn, 1986)。一般にベンゾキノン類は、植物内でシキミ酸経路、フェノール酸の酸化脱炭酸、ペルオキシダーゼやラッカーゼによる細胞壁フェノールの分解などによって生じる (Caldwell and Steelink, 1969)。しかし、DMBQがソルガムの根から検出されたのは、ソルガムの根を物理的に磨り潰した時か、ストライガと共培養した時だけであった (Chang and Lynn, 1986)。このことから、寄生植物が動的にHIFの生成を制御することで、宿主植物の近傍での吸器形成を可能にしていることが考えられた。その後の研究から、ストライガ根端で生成された H_2O_2 が宿主植物のペルオキシダーゼを活性化し、

このペルオキシダーゼが細胞壁のフェノールを酸化することでHIFが生成されるというメカニズムが提唱されている (Kim et al., 1998, Keyes et al., 2007)。

DMBQ が吸器誘導能をもつ物質として同定されたことから、他のフラボノイドやキノンなどのフェノール誘導体が同じように吸器誘導活性を持つかどうかテストされた。その結果、活性に差はあるものの、シリング酸やバニリン酸やクマル酸などの単純な構造を持つフェノール類、ペオニジンやペラルゴニジンなどのフラボノイドも吸器を誘導できることが分かった (Albrecht et al., 1999)。DMBQ を含むベンゾキノンのアナログのうち、吸器誘導活性を持つものが特定の範囲の酸化還元電位を持つことから、HIF シグナリングには酸化還元サイクルが関わっていることが示唆されている (Smith et al., 1996)。ハマウツボ科条件的半寄生植物の *Tryphysaria versicolor* から単離されたキノン還元酵素をコードする *TvQR1* をノックダウンした際、誘導される吸器の数が減少することが示された (Bandaranayake et al., 2010) ことから、吸器形成を開始するシグナルとして、酸化還元シグナルが関わっていることが現在のモデルとなっている。

2-2. 吸器の発生と組織学

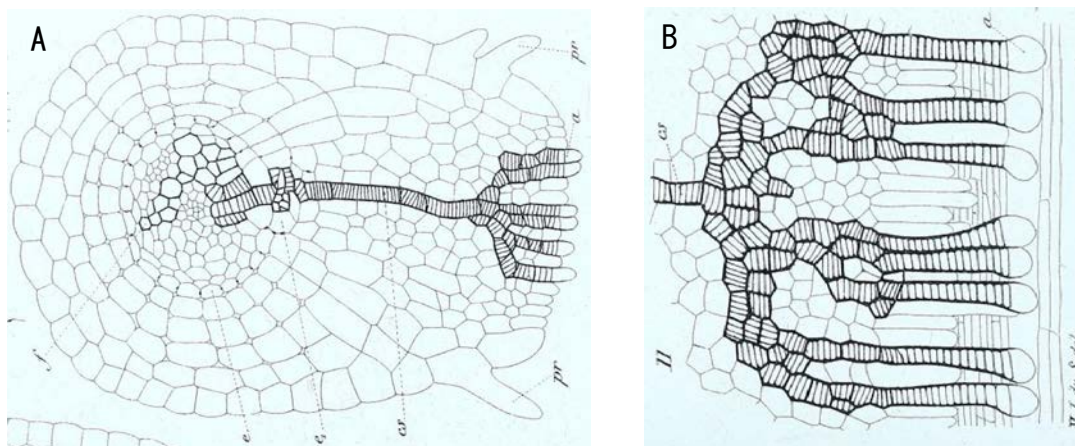


図 1 *Pedicularis sylvatica* (シオガマギク属) における吸器横断切片の模式図 (A)右側に向かって伸びる吸器の全体像。(B)宿主とのインターフェイス部分の拡大図。Sablon ML du, 1887 Figure 9, 11 より再掲。縞模様を持つ細胞は道管要素を表す。

寄生植物が吸器を介してどのように宿主植物の組織に侵入するかを理解するため、吸器を構成する細胞の特性や構造、その発生についての研究が行われてきた。1887年には既にシオガマギク属の半寄生植物における吸器の構造が研究されており、道管要素が寄生植物の維管束から宿主植物の方向へと連なっている様子が描かれている (図 1A) (Sablon ML du, 1887)。この吸器の中に作られる、寄生植物の維管束と宿主植物の維管束をつなぐ構造は *xylem bridge* と呼ばれており、他の科の寄生植物が寄生する際にもしばしば観察される。また、*xylem bridge* に沿ってサイズの小さい細胞が分化しており、特殊な細胞種である可能性を示唆している。宿主植物と接する部分には長く伸びた独特な形状をした細胞が描かれている (図 1B) (Sablon ML du, 1887)。宿主とのインターフェイス部分には特殊な細胞が分化してくることが知られ

ており、これらの細胞のうち一部は宿主の道管要素の細胞壁のピット部分を貫通した後に道管要素へと分化することで、道管要素同士の完全な連結を可能としていることが *Striga asiatica* で示されている (Dörr, 1997)。

吸器の発生初期については、同じハマウツボ科の *Agalinis purpurea* という半寄生植物を使って詳細に調べられている (Baird and Riopel, 1984)。HIF に最も高い感受性を示すのは根端のメリステム領域と伸長領域が切り替わる領域であり、最初に形態上の変化が観察されるのは内側の皮層である。皮層細胞は液胞化し、放射方向へと体積を増大する。根が側方向へと膨らむのが目で確認できるようになる頃、表皮細胞では垂層分裂が起こり、内側の皮層や内鞘細胞などの深部ではまず並層分裂が起こる。その後、細胞分裂を繰り返しこぶ状の吸器を形成していくが、細胞数が多くなっていくため、並層分裂か垂層分裂かの区別は難しくなっている。ただし、表皮及び外側の皮層は HIF 処理後 48 時間までは並層分裂をせず、層を保っている様子が観察されている (Baird and Riopel, 1984)。吸器の発生には吸器毛(haustorial hair) と呼ばれる根毛細胞と似た構造を持つ細胞の分化が伴う。この細胞は粘着物質を分泌し、宿主植物への密着に機能していると考えられている (Baird and Riopel, 1983, Heide-Jorgensen and Kujit, 1995)。最近になって、コシオガマ変異体の解析から、この吸器毛の発生は根毛と同じ発生プログラムを介していることが遺伝学的に証明された (Cui et al., 2016)。興味深いことに、コシオガマの根毛変異体は吸器毛を作ることはできないが、吸器を形成し宿主内に侵入することができる。変異体における吸器の内部構造は野生型と変わりなく、インターフェイス部分の伸長した細胞層の形成は根毛の伸長とは異なるプログラムで制御されていることが明らかになった。吸器の形成は、既存の発生プログラムの流用と寄生植物にユニークな遺伝的プログラムの獲得が組み合わせられることで成立したと考えられる。

2-3. 吸器のトランスクリプトーム解析

アメリカの研究チームを中心として Parasitic Plant Genome Project (<http://ppgp.huck.psu.edu/>) が立ち上げられている。このプロジェクトでは、寄生形質獲得に寄与した変化と、寄生形質の獲得の結果起こった変化をゲノムワイドに明らかにすることを目的として、比較ゲノム解析が行われている。具体的には、ハマウツボ科に属する非寄生植物である *Lindenbergia* 属、条件的半寄生植物の *Triphysaria* 属、絶対半寄生植物の *Striga* 属、絶対全寄生植物の *Orobanch* 属などのトランスクリプトーム解析が精力的になされている。このプロジェクト中では吸器が寄生をするうえで重要な役割を担うとし、吸器の発生段階ごとのトランスクリプトームデータを得ることに焦点を当てている。さまざまな宿主依存度を持つ植物種を使った比較トランスクリプトーム解析から、宿主との接触後に発現が上昇する 180 遺伝子が同定されており、これらの遺伝子群にはプロテアーゼ、細胞壁修飾酵素、細胞外分泌タンパク質が特に多く含まれている。宿主と接触する前の段階で、HIF に応答する 100 遺伝子も同定しており、前の 180 遺伝子と合わせてハマウツボ科寄生植物における“parasitism genes”と定義されている (Yang et al., 2014)。

3. モデル植物としてのコシオガマ



図2 コシオガマ (*Phtheirospermum japonicum*) (A)植物体, (B)(C)花, (D)果実

私たちの研究グループではコシオガマをハマウツボ科寄生植物の吸器研究のモデル植物としている (図2)。コシオガマはハマウツボ科コシオガマ属の条件的半寄生植物で、東アジアに自生する。日本国内でも見つけることができ、花の色の異なるエコタイプも観察されている。コシオガマは自家受粉をする短日植物で、人工気象器の中で容易に栽培することができ、約3ヶ月で次世代の種子が得られる。人工的に交配させる方法も確立しており、遺伝学に適している。私たちの研究グループでは、岡山県で採取されたコシオガマを研究室環境で数世代自殖させ、野生型として研究に使用している。この野生型をもとに、EMSを変異原としたスクリーニングから、吸器にさまざまな表現型を示す変異体の単離にも成功している (Cui et al., 2016)。当研究グループではゲノムの解析も進んでおり、ゲノムリシーケンスによる変異体原因遺伝子の同定も可能となっている。また、*Agrobacterium rhizogenes* を用いた形質転換法を確立しており、誘導された毛状根を用いた分子生物学的解析をともなった寄生実験も可能である (Ishida et al., 2011)。コシオガマは *T. versicolor* と同様に、幅広い植物種を宿主とすることができる。これまでのところ、シロイヌナズナ、イネ、ソルガム、トマト、ササゲ豆に寄生できるが、ミヤコグサとダイズには寄生できないことを確認している。吸器の発生過程は、先行研究のあるハマウツボ科条件的半寄生植物である *A. purpurea* や *T. versicolor* とほとんど同じである。宿主植物、またはDMBQなどのHIFを用いて *in vitro* で吸器の誘導ができる (図3)。

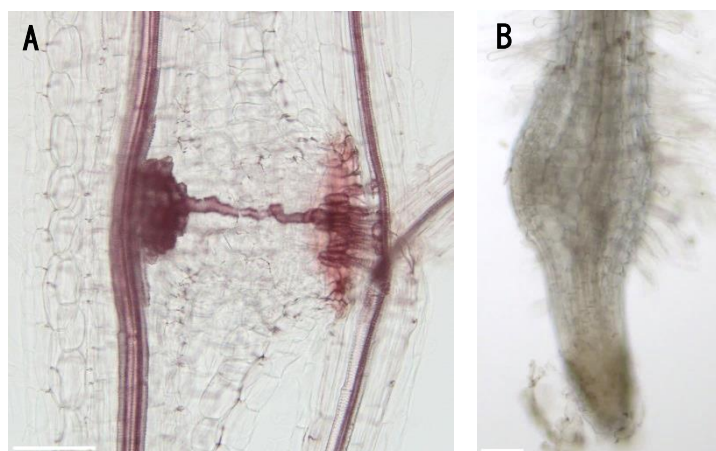


図3 コシオガマ吸器 (A)シロイヌナズナ根(右)に寄生するコシオガマ吸器(左)。サフラニン染色で道管要素が赤く染まって見える。(B)DMBQによって誘導されたコシオガマ吸器。Bars = 100 μ m

4. 吸器形成とオーキシン

indole-3-acetic acid (IAA) に代表される植物ホルモンのオーキシンは、植物における器官発

生で重要な役割を持つことが知られている。例えば、オーキシンの濃度勾配の極大点が茎頂分裂組織では葉原基の、根の内鞘細胞では側根原基の発生パターンを制御している。そして、植物体内でのオーキシンの濃度勾配は、細胞間輸送と生合成や異化などの代謝によって制御されている。ハマウツボ科寄生植物を使った先行研究から、オーキシンが吸器の形成に関わることが示唆されている。オーキシン輸送阻害剤、抗オーキシン剤と過剰量のオーキシンが寄生効率を減少させることが完全寄生植物の *Orobanche aegyptiaca* で示されている (Bar-Nun et al., 2008)。 *T. versicolor* では、オーキシン輸送阻害剤と抗オーキシン剤が吸器の発生を減少させることが報告され、また、*IAA2* オーキシン応答性プロモーターの活性が *DMBQ* に応答して上昇することが示されている (Tomilov et al., 2005)。

私たちはコシオガマでのトランスクリプトーム解析から、*DMBQ* 応答遺伝子として *PjYUC3* を同定した (Ishida et al., submitted)。 *YUCCA* ファミリー遺伝子はフラビンモノオキシゲナーゼをコードしている遺伝子であり、オーキシン生合成の主要経路で働く鍵遺伝子である (Zhao et al., 2001, Mashiguchi et al., 2011)。シロイヌナズナでは 11 遺伝子が *YUCCA* ファミリーに属しており、3 重変異体や 4 重変異体では著しい発生の阻害が引き起こされる (Cheng et al., 2006)。これらのことから、*YUCCA* ファミリー遺伝子によるオーキシンの時間的な生合成の制御は、発生過程で重要な役割を担っていると考えられている。*PjYUC3* をコシオガマで過剰発現させると、側根の形成が促進され根が短くなるという昂進されたオーキシン応答の表現型がみられることと、実際に *IAA* の内生量が増加していることから、*PjYUC3* はシロイヌナズナ *YUCCA* ファミリーと同様に、オーキシン生合成に関与していることが示唆された。*PjYUC3* プロモーターは *HIF* 処理や宿主植物の根によって吸器毛を含む表皮細胞で発現が誘導され、吸器の発生が進むと吸器の頂端部分で最も強い発現を示した。オーキシン応答のマーカーである *DR5* プロモーターの発現パターンを解析すると、*PjYUC3* と同様に吸器の頂端部分で強い発現がみられた。吸器頂端で作られた新たなオーキシン応答の極大点は、吸器頂端が宿主植物の組織に侵入していく段階まで維持されている様子が観察されている。また、*PjYUC3* を *RNAi* 法でノックダウンすると寄生効率が減少し、*PjYUC3* を表皮特異的に発現誘導すると表皮での細胞分裂と吸器毛様の細胞の誘導ができ、吸器発生の初期に起こるイベントを再現することができたことから、*PjYUC3* はオーキシン生合成に関わる遺伝子で、吸器発生初期特異的に機能するということがいえる。これまでのところ、4 つのコシオガマ *YUCCA* ファミリーの遺伝子を同定しており、そのうち *PjYUC2* と *PjYUC4* はシロイヌナズナの *YUCCA* ファミリーのうち根で発現がみられる *AtYUC3,5,7,8,9* と遺伝子系統樹上で同じクレードに属する。*PjYUC3* はこのクレードのちょうど外側に位置している。*S. asiatica*, *O. aegyptiaca*, *T. versicolor* の EST 配列から同定したそれぞれの種における *PjYUC3* のホモログは、地上部や吸器誘導前の根では発現がなく、吸器誘導後のみ発現がみられることから、他のハマウツボ科寄生植物においても吸器発生時に同様の機能を有することが示唆された。シロイヌナズナの研究からは、オーキシン応答の極大点の形成には、*PIN* ファミリーや *AUX/LAX* ファミリーなどのオーキシン輸送体による細胞間極性輸送が重要な役割を持つことが示されている。そのため、吸器頂端でのオーキシン応答の極大点の形成と維持にも、今回同定された *PjYUC3* による生合成だけでなく、オーキシン輸送体による極性輸送が

関与している可能性が考えられる。YUCCA ファミリー遺伝子やオーキシン輸送体などのオーキシン関連遺伝子の進化が、吸器形成能の獲得にどれだけ寄与しているのか興味深い点である。

5. おわりに

次世代シーケンサーの登場によって、分子遺伝学の対象となる生物種の幅は飛躍的に広がった。私たちの研究グループでは、ハマウツボ科の根寄生植物であるストライガとコシオガマについて、ゲノム情報、トランスクリプトーム情報、形質転換法の確立などによって研究環境を整備してきた。これらのリソースを用いた研究から、吸器という寄生植物にユニークな器官の発生的一端が、オーキシンという一般的な植物ホルモンのユニークな制御によって、遂行されていることが明らかになりつつある。根系の構築という観点からみると、吸器の形成は環境に応答した器官発生の一例とみることができるであろう。寄生植物は宿主植物が近くにいるという環境を認識し、それに対する応答として吸器を形成するのである。今のところ、HIFを用いた宿主植物認識システムと、オーキシンを介した器官発生のシステムがどのようにつながっているのか不明である。今後の研究の大きな課題の一つであろう。

多様な植物種を研究することで、従来行われてきたモデル植物の研究からだけではわからない、植物が持つ普遍性や、それぞれの種の持つ特殊性が明確になっていくのではないだろうか。今後寄生メカニズムの詳細が明らかになっていけば、寄生雑草の防除法の確立が可能になるかもしれない。

6. 謝辞

本稿で紹介した著者らの研究は、JSPS DC1 の支援を得て遂行した。

7. 引用文献

- Albrecht, H., Yoder, J.I., & Phillips, D.A. 1999. Flavonoids promote haustoria formation in the root parasite *Triphysaria*. *Plant Physiol.* 119: 585-591.
- Bandaranayake, P.C.G., Filappova, T., Tomilov, A., Tomilova, N.B., Jamison-McClung, D., Ngo, Q., Inoue, K., & Yoder, J.I. 2010. A single-electron reducing quinone oxidoreductase is necessary to induce haustorium development in the root parasitic plant *Triphysaria*. *Plant Cell* 22: 1404-1419
- Baird, V.W.M., & Riopel, J.L. 1983. Experimental studies of the attachment of the parasitic angiosperm *Agalinis purpurea* to a host. *Protoplasma* 118: 206-208
- Baird, V.W.M., & Riopel, J.L. 1984. Experimental studies of haustorium initiation and early development in *Agalinis purpurea* (L.) RAF. (*Schrophulariaceae*). *Amer. J. Bot.* 71 (6) : 803-814
- Barkman, T.J., McNeal, J.R., Lim, S., Coat, G., Croom, H.B., Young, N.D., & dePamphilis, C.W. 2007. Mitochondrial DNA suggests at least 11 origins of parasitism in angiosperms and reveals genomic chimerism in parasitic plants. *BMC Evol. Biol.* 7: 248
- Bar-Nun, N., Sachs, T., & Mayer, A.M. 2008. A role for IAA in the infection of *Arabidopsis thaliana* by *Orobancha aegyptiaca*. *Ann. Bot.* 101: 261-5

- Caldwell, E.S., & Steelink, C. 1969. Phenoxy radical intermediate in the enzymatic degradation of lignin model compounds. *Biochim. Biophys. Acta.* 184: 420-431.
- Chang, M. & Lynn, D.G. 1986. The haustorium and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms. *J. Chem. Ecol.* 12 (2) : 561-579.
- Cheng, Y., Dai, X., & Zhao, Y. 2006. Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in *Arabidopsis*. *Genes Dev.* 20: 1790–9.
- Cook, C.E., Whichard, L.P., Turner, B., & Wall, M.E. 1966. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.) : isolation and properties of a potent stimulant. *Science.* 154: 1189-1190.
- Cui, S., Wakatake, T., Hashimoto, K., Saucet, S.B., Toyooka, K., Yoshida, S., & Shirasu, K. 2016. Haustorial hairs are specialized root hairs that support parasitism in the facultative parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. *Plant Phys.* 170: 1492-1503
- Dörr, I. 1997 How *Striga* parasitizes its host: a TEM and SEM study. *Annals of Botany* 79:463–472.
- Heide-Jorgensen, H.S., & Kuijt, J. 1993 Epidermal derivatives as xylem elements and transfer cells: a study of the host-parasite interface in 2 species of *Triphysaria* (Scrophulariaceae). *Protoplasma* 174: 173-183
- Ishida, J.K., Yoshida, S., Ito, M., Namba, S., & Shirasu, K. 2011 *Agrobacterium rhizogenes*-mediated transformation of the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. *PLoS ONE* 6: e25802
- Keyes, W.J., Palmer, A.G., Erbil, W.K., Taylor, J.V., Apkarian, R.P., Weeks, E.R., & Lynn, D.G. 2007. Sernagenesis and the parasitic angiosperm *Striga asiatica*. *Plant J.* 51: 707-716.
- Kim, D., Kocz, R., Boone, L., Keyes, W.J., & Lynn, D.G. 1998. On becoming a parasite: Evaluating the role of wall oxidase in parasitic plant development. *Chem. Biol.* 5: 103-117.
- Mashiguchi, K., Tanaka, K., Sakai, T., Sugawara, S., Kawaide, H., Natsume, M., Hanada, A., Yaeno, T., Shirasu, K., Yao, H., McSteen, P., Zhao, Y., Hayashi, K., Kamiya, Y., & Kasahara, H. 2011 The main auxin biosynthesis pathway in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108:18512-7
- Sablon ML du. 1887 Recherches sur les organes d'absorption des ptantes parasites (Rhinanthées et Santalacées). *Ann. Sci. Nat. Ser. 7 [Bot]* 6:90-117 + 3 plates
- Smith, C.E., Ruttledge, T., Zeng, Z., O'Malley, R.C., & Lynn, D.G. 1996. A mechanism for inducing plant development – the genesis of a specific inhibitor. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92: 11786-11790.
- Spallek, T., Mutuku, J.M., & Shirasu, K. 2003. The genus *Striga*: a witch profile. *Mol. Plant Pathol.* 14: 861-869.
- Tomilov, A.A., Tomilova, N.B., Abdallah, I., & Yoder, J.I. 2005. Localized Hormone Fluxes and Early Haustorium Development in the Hemiparasitic Plant. *Plant phys.* 138: 1469–1480.
- Yang, Z., Wafula, E.K., Honaas, L.A., Zhang, H., Das, M., Fernandez-Aparicio, M., Huang, K., Bandaranayake, P.C.G., Wu, Biao., Der, J.P., Clarke, C.R., Ralph, P.E., Landherr, L., Altman, N.S., Timko, M.P., Yoder, J.I., Westwood, J.H., & dePamphilis, C.W. 2014. Comparative transcriptome analyses reveal core parasitism genes and suggest gene duplication and repurposing as sources of structural novelty. *Mol. Biol. Evol.* 32(3): 767–790

Zhao, Y., Christensen, S.K., Fankhauser, C., Cashman, J.R., Cohen, J.D., Weigel, D., & Chory, J. 2001.
A role for flavin monooxygenase-like enzymes in auxin biosynthesis. *Science* 291: 306–9