

## 综述 Reviews

## 寄生植物和寄主间的分子交流研究进展

赵琦琪, 刁鹏飞, 廖坚, 迟宇辰, 哈达\*

内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特010021

**摘要:** 寄生植物和寄主植物间存在广泛的物质、能量和信息交流事件。寄生植物通过吸器从寄主吸收所需的多种矿物质元素, 以及氨基酸、糖类、中间代谢产物等营养物质。此外, 寄生植物与其寄主还进行着诸如蛋白质、RNA等大分子物质, 及病毒、类病毒、植原体等微生物的交流。研究表明, mRNA在寄生植物和寄主间进行着大量的转移, 其结构和功能的特异性可能对转移起着决定性的作用。对寄生植物来说, 部分mRNA可能在寄生过程和调节自身生长发育过程中发挥着重要作用。本文对近年来寄生植物和寄主间的分子交流事件的相关报道进行综述, 其中着重讨论mRNA转移的研究进展, 以期对转移mRNA的结构和转移机理有进一步了解, 同时对mRNA转移在寄生植物-寄主系统中的角色进行定位, 为研究不同寄生系统中的mRNA转移奠定基础。

**关键词:** 寄生植物; 寄主; 物质交流; mRNA转移

寄生植物(parasitic plants)是自然界中广泛存在的一类被子植物。在长期的进化过程中, 寄生植物逐渐形成了许多与寄生性相关的特征, 如根或叶片的减小甚至完全退化消失、光合能力降低和缺失等; 而在所有与寄生性相关的特征中, 吸器(haustorium)是寄生植物最显著、最重要的特征。吸器形成以后, 寄生植物和寄主建立起了物理和生理通道, 这也使两个不同物种能够在细胞水平上直接进行连接。

寄生植物和寄主在许多方面都进行着相互作用, 研究人员已经对其中的一些问题进行了详细的解释和证明, 但仍然有很多未知问题存在。在对列当科(Orobanchaceae)种子萌发和吸器形成的研究中, 已经在寄主根的分泌物中发现了相关化学物质(Keyes等2001; Yoder 2001); Runyon等(2006)也对茎寄生植物菟丝子(*Cuscuta* sp.)吸器的产生进行过详细的描述。然而吸器形成以后, 寄生植物如何通过吸器与寄主在分子水平上进行相互作用的研究报道还比较少。虽然通过对寄主基因表达的研究发现了一些与寄生相关的应答基因(Dos Santos等2003; Griffiths等2004; Die等2007), 但是对于寄生植物和寄主间信号传递途径及分子机制的了解还是知之甚少。

事实上, 寄生植物和寄主间发生着频繁的RNA转移事件。五角菟丝子(*Cuscuta pentagona*)能够从寄主中吸收mRNA (Roney等2007; David-Schwartz

等2008); 寄主中表达的siRNA也能够抑制*Triphysaria versicolor* (Tomilov等2008)和列当(broomrape) (Aly 2007)中靶标基因的表达。这表明, RNA很可能是寄生植物和寄主间进行信息交流的信号分子。不难预测, 某些移动的RNA分子很可能携带某种信号到寄生植物中并发挥其功能, 寄生植物中的RNA也可能转移到寄主中发挥作用。本文详细叙述了寄生植物和寄主间的物质交流事件, 尤其是mRNA分子在寄生植物-寄主系统中的转移事件。

## 1 寄生植物

## 1.1 寄生植物的概念

寄生植物属于被子植物(Angiospermae), 由于缺少足够的叶绿体, 根系或叶片等部分退化, 不能独立完成自养生活, 因而其生长发育在不同程度上依赖于寄主。目前已经发现的寄生植物大约有22科、270个属、4 500多种, 占被子植物的1%左右。对寄生植物进行分类主要有两种依据。第一, 依据其是否能够进行光合作用, 可以将寄生植物分为全寄生(holoparasite)和半寄生(hemiparasite)两种类型。其中, 全寄生植物是指其细胞内不含或者只含有少量的叶绿素, 不能自主进行光合作用,

收稿 2017-07-14 修定 2018-03-25

资助 中国科学院“西部之光”人才培养项目和国家自然科学基金(31570142)。

\* 通讯作者(nmhadawu77@imu.edu.cn)。

生长需要的所有营养物质都从寄主获得; 半寄生植物是指其细胞内含有部分叶绿素, 具有一定的光合能力, 但仍需寄主植物提供部分养分。半寄生植物又可分为两类: 一类是指在没有寄主的情况下可以独立生活的, 称之为兼性半寄生植物(facultative hemiparasite plants); 另一类是只有依赖寄主才能生活的, 被称为专性半寄生植物(obligate hemiparasite plants)。第二, 依据其在寄主上寄生的位置, 可以将寄生植物分为根寄生植物和茎寄生植物两种类型。其中, 寄生在寄主根上的称为根寄生植物(rootparasite plants), 约占寄生植物的60%; 寄生在寄主茎叶上的称为茎寄生植物(stemparasite plants), 约占寄生植物的40% (Westwood等2010)。

### 1.2 吸器的形成和功能

营养合成从自养到异养模式的转变伴随着营养器官的退化。寄生植物从寄主获得营养物质和其它分子主要通过吸器完成, 该器官由寄生植物的根或茎维管束鞘初生组织细胞分化而来(Yoshida等2016), 能够穿透寄主植物的表皮、皮层, 最终与寄主植物维管束连接。吸器组织细胞中新陈代谢旺盛, 可以将由寄主植物进入吸器的碳、氮化合物及有机酸等加工成更易吸收的物质供寄生植物利用; 而吸器附近丰富的RNA也促进了寄生植物和寄主间RNA的转移。因此, 吸器成为了寄生植物从寄主体内吸收营养物质和两者进行信息交流的通道——生理桥。

吸器诱导因子(haustorial-inducing factors, HIFs)是调控吸器发生的主要因素, 它是寄主分泌的一类化学信号, 能被寄生植物识别并诱导寄生植物产生吸器。在根寄生植物-寄主系统中, 目前研究较多的HIFs主要包括醌类、酚类和类黄酮等化学物质, 2种类黄酮xenognosin A和xenognosin B (Lynn等1981)以及2,6-二甲氧基-对-苯醌(2,6-dimethoxy-1,4-benzoquinone, DMBQ) (Chang和Lynn 1986)都是已经被证实的吸器诱导因子。Runyon等人(2006)认为, 在一定距离内, 茎寄生植物五角菟丝子的幼苗能够利用寄主产生的挥发性化学物质对寄主进行定位并向其生长, 接触寄主后产生吸器, 并逐渐缠绕在寄主植物的茎上而产生更多的吸器。在分子水平上, Matvienko等人(2001)从DMBQ处理过的*Triphysaria versicolor*中分离出2个不同的醌氧化还原酶cDNAs序列Tv $QR1$ 和Tv $QR2$ ; 利用RNAi技术

对该寄生植物根部的Tv $QR1$ 进行干扰, 其吸器形成明显减少, 而Tv $QR2$ 被干扰时, 其吸器能够正常形成。Bandaranayake等人(2012)通过转录组学研究在*Triphysaria versicolor*中找到了对HIFs响应的基因Tv $Pirin$ , 利用RNAi技术对Tv $Pirin$ 进行干扰, 能够显著减少吸器的形成。

## 2 寄生植物和寄主间的物质交流

寄生植物和寄主间发生着大量的物质交流事件(表1)。寄生植物通过吸器从寄主吸收其所需的多矿物质元素, 以及氨基酸、糖类、中间代谢产物等营养物质。此外, 寄生植物和寄主间还发生着诸如蛋白质、RNA等大分子物质及病毒、类病毒、植原体等微生物的转移事件。

### 2.1 营养物质

大部分植物通过光合作用获得它们生长发育所需的全部营养; 而寄生植物却需要从寄主获得营养物质。寄生植物寄生在寄主的茎和根上, 通过吸器吸收寄主植物的水分和营养成分。以菟丝子为例, 作为全寄生植物, 菟丝子在接触寄主后通过特殊的转移细胞与寄主的韧皮部连接, 然后通过管胞与寄主的木质部连接, 进而使寄主的大量水分、营养物质和次生代谢产物流向自身(Jeschke等1994)。兼性半寄生植物如*Rhinanthus minor*、专性半寄生植物如独脚金属(*Striga* Lour.)和全寄生植物如列当属分别有约10%、30%和100%的碳源来自于它们的寄主(Hibberd 2001)。

### 2.2 多肽和蛋白质转移

一些短肽信号分子在植物维管系统中的存在、运输及其信号传递早已为我们所知(Matsubayashi和Sakagami 1996; Srivastava等2008)。系统素是个多肽分子, 它在植物系统获得性免疫反应中发挥着重要作用, 能够在病原侵染的叶片中合成并通过韧皮部运输到营养茎端(Narvaez-Vasquez和Ryan 2004)。番茄木质部中存在的脂质转运蛋白XSP10在脂类介导的防卫信号传递过程中起作用(Rep等2003; Krasikov等2011)。寄生植物和寄主间同样存在蛋白质转移现象。Jiang等(2013)发现183 aa的草丁膦乙酰转移酶(phosphinothricin acetyltransferase, PAT)能够从寄主向菟丝子转移, 导致菟丝子也具有了抗除草剂特性。Haupt等人(2001)以转基因烟草[绿色荧光蛋白(green fluorescent pro-

表1 寄生植物及其寄主间转移的分子或微生物类型

Table 1 The types of molecules and organisms that move between hosts and parasitic plants

转移物质种类	寄生植物(拉丁文学名)	寄主(拉丁文学名)	参考文献	
水	大花菟丝子( <i>Cuscuta reflexa</i> )	锦紫苏( <i>Coleus blumei</i> )	Jeschke等1997	
代谢物	糖类、氨基酸	大花菟丝子( <i>Cuscuta reflexa</i> )	白羽扇豆( <i>Lupinus albus</i> )	Jeschke等1994
蛋白质	绿色荧光蛋白	五角菟丝子( <i>Cuscuta pentagona</i> )	番茄( <i>Solanum lycopersicum</i> )	David-Schwartz等2008
信使RNA	草丁膦乙酰转移酶	五角菟丝子( <i>Cuscuta pentagona</i> )	大豆( <i>Glycine max</i> )	Jiang等2013
		五角菟丝子( <i>Cuscuta pentagona</i> )	番茄( <i>Lycopersicon esculentum</i> )	Roney等2007; David-Schwartz等2008; Kim等2014
			拟南芥( <i>Arabidopsis thaliana</i> )	
			紫花苜蓿( <i>Medicago sativa</i> )	
小干扰RNA	$\beta$ -葡萄糖苷酸酶基因小干扰RNA	<i>Triphysaria versicolor</i>	南瓜( <i>Cucurbita maxima</i> )	Tomilov等2008
		甘露糖-6-磷酸还原酶基因小干扰RNA	分枝列当( <i>Orobanchae aegyptiaca</i> )	番茄( <i>Solanum lycopersicum</i> )
DNA	类异胡豆苷合成酶基因	分枝列当( <i>Orobanchae aegyptiaca</i> ) 南方菟丝子( <i>Cuscuta australis</i> )	十字花科(Brassicaceae)	Zhang等2014
类病毒	马铃薯纺锤块茎病类病毒	<i>Orobanchae ramosa</i>	番茄( <i>Solanum lycopersicum</i> )	Vachev等2010
病毒	马铃薯Y病毒	大花菟丝子( <i>Cuscuta reflexa</i> )	栽培烟草( <i>Nicotiana tabacum</i> )	Birschwilks等2006
植原体	黄化病	<i>Cuscuta odorata</i>	长春花( <i>Catharanthus roseus</i> )	Marccone等1997

tein, GFP)能够在伴胞特异性启动子 $AtSUC2$ 作用下在伴胞中特异性表达]和菟丝子为材料,最终在菟丝子库组织的韧皮部中检测到了GFP蛋白,这证明了GFP蛋白可以在寄生植物和寄主之间转移。

### 2.3 病毒和类病毒转移

在寄生植物和寄主间的病毒转移研究中,菟丝子常被用作不同植物间植物病毒传递的载体。据报道,有56种病毒可以通过菟丝子进行传递(Hosford 1967)。还有研究发现,马铃薯病毒PVY<sup>N</sup>可以通过大花菟丝子的桥梁作用在2株栽培烟草之间进行转移,但与病毒受体的寄主相比,菟丝子本身只有很少的病毒积累,这表明病毒在转移的过程中并没有在菟丝子中进行繁殖(Birschwilks等2006)。寄生植物和寄主间不仅存在病毒转移,还存在着类病毒的转移。马铃薯纺锤块茎病类病毒(PSTVd)可以由寄主番茄转移到列当科寄生植物*Orobanchae ramosa*的茎中(Vachev等2010),证明了类病毒也可以从寄主转移到寄生植物中。

### 2.4 siRNA转移

Tomilov等人(2008)基于RNAi技术,将*Triphysaria versicolor*(表达 $\beta$ -葡萄糖苷酸酶基因, *GUS*)寄生在表达*GUS* siRNA的寄主上,发现寄生植物吸器附近的根组织中*GUS*染色减少,这表明了沉默信

号从寄主到寄生植物的传递。分枝列当生长需要大量的甘露醇,寄生到番茄的根部后会导致番茄的产量和质量受到严重损失。Aly等(2009)利用这一点,将甘露糖-6-磷酸还原酶(*mannose 6-phosphate reductase, M6PR*)基因mRNA中特异性的277 bp片段反向重复序列在番茄中过表达,之后在其R<sub>1</sub>代中检测到了*M6PR* siRNA。在转基因番茄上生长的分枝列当中*M6PR* mRNA表达量减少了60%~80%,同时甘露醇水平明显降低,这也证明了siRNA可以通过这种寄生关系进行转移。

### 2.5 水平基因转移

水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT),通常也被称作横向基因转移,是一种生物体通过除生殖方式以外的其他方式获得另一种生物的遗传信息的过程。水平基因转移事件已经在菊类植物和买麻藤属(*Gnetum* L.)植物、苔藓植物和蕨类植物之间有所报道(Won和Renner 2003; Li等2014),而在寄生植物中水平基因转移发生的频率更高(Davis和Wurdack 2004; Davis等2005)。虽然不排除寄生植物与寄主间的基因水平转移是由病毒或其它微生物介导引起的,但是通过直接接触发生基因水平转移的可能性更大。日本RIKEN研究所的Ken Shirasu团队在2010年首次证明寄生植物

和寄主间存在核基因的水平转移(Yoshida等2010)。中国科学院昆明植物研究所Zhang等人(2014)发现,一个在十字花科中起源的类异胡豆苷合成酶(*strictosidine synthase-like, SSL*)基因分别转移到了根寄生植物埃及列当和茎寄生植物南方菟丝子中,并且这个基因在根寄生的列当中受到了明显的正向选择。*SSL*基因在这两种寄生植物的不同发育阶段和不同组织样品中都具有比较高的转录水平,尤其在营养生长阶段和吸器中的表达量显著提高,这不仅证明了寄生植物和其寄主之间存在着水平基因转移,更证明了该基因在新的寄主中仍然执行着重要的功能。

### 2.6 植原体等的转移

植原体(phytoplasma)是韧皮部中存在的没有细胞壁的细菌,通常通过刺吸式昆虫传播,寄生植物也可以从寄主获得植原体并作为它们的传播载体。研究发现,植原体细菌能够穿过菟丝子感染健康的寄主长春花;菟丝子连接4个月后,长春花就会表现出患病表型(Marcone等1997)。寄生植物菟丝子在不同寄主间转移植原体(Kaminska和Korbin 1999)。

## 3 mRNA在寄生植物-寄主系统中的转移

真核细胞中mRNA的寿命短的仅有20 min,而长的则可能达到24 h (LeBlanc等2013);而且植物本身具有短距离和长距离运输mRNA的能力,因此更易于以mRNA作为信号分子,这也是寄生植物和寄主间能够进行mRNA交流的前提。作为信号分子,有些mRNA可能携带序列特异的信息,而有些则可能翻译成蛋白质后精确激活或抑制基因的表达,甚至还可能通过细胞自主或非自主方式降解。

### 3.1 寄生植物-寄主间mRNA转移

最早发现寄生植物和寄主间RNA转移的例子是RNA病毒通过菟丝子从被感染的寄主中转移到未受感染的寄主中,这一点与自然界中通过虫子传播植物病毒很相似(Smith 1958)。后来发现,植物体内自身的mRNA也可以由寄主植物番茄、南瓜和苜蓿向寄生植物菟丝子转移(Roney等2007; David-Schwartz等2008)。通过Microarray分析, Roney等(2007)发现了474个由番茄向菟丝子转移的mRNA,其中60% (284个)得到了RT-PCR实验的验证。David-Schwartz等(2008)在寄生植物韧皮部

的薄壁细胞中发现了寄主mRNA,暗示mRNA可能是通过薄壁细胞间的共质体连接来转移的。在番茄-菟丝子寄生系统中,由番茄向菟丝子转移的mRNA出现在距连接部位30 cm的菟丝子茎部,而且在移除番茄8 h后仍然存在(LeBlanc等2013),这说明mRNA不仅能够转移,而且还可以在寄生植物中稳定存在。Thieme等人(2015)也发现,不仅植物不同组织器官间存在mRNA转移,寄生植物和寄主间同样也存在mRNA转移。他们在拟南芥-菟丝子寄生系统中发现了2 000多个转移的mRNAs,而这些发生转移的mRNA很可能是通过韧皮部进行的。

2014年以前,人们普遍认为mRNA的转移只限于由寄主到寄生植物。但是,Westwood课题组通过对菟丝子-拟南芥系统深度测序发现,在靠近连接处的区域内,大约1%寄生植物茎的Illumina reads来源于寄主,而0.6%寄主茎的Illumina reads与寄生植物mRNA有关(Kim等2014)。这一发现说明寄生植物和寄主之间不仅有遗传物质的转移,而且这种转移是双向的。该研究还发现,当菟丝子的寄主为番茄时,两物种间转移mRNA的数量和范围要小于以拟南芥为寄主的菟丝子-拟南芥寄生系统。这也说明寄生植物和寄主的特异性互作在mRNA转移中发挥着重要作用。利用mRNA在寄生植物和寄主间的双向转移现象,寄主可以寄生植物为桥梁来进行不同个体间的信息交流。中国科学院昆明植物研究所吴建强课题组利用菟丝子将不同寄主植物进行连接,形成“微群落”;当对其中1株寄主植物做昆虫取食处理后发现,被取食叶片产生的系统性抗虫信号通过菟丝子转移到“微群落”中的其它寄主植物中,从而诱导其它寄主植物转录组和代谢物响应并提高其抗虫性(Hettenhausen等2017)。

由寄主向寄生植物转移的mRNA有以下几个特点。第一,以非特异性方式转移的mRNA在吸器附近浓度很高(Kim等2014),而转录本丰富程度与其移动性的关系在嫁接系统中同样得到了证实(Thieme等2015; Yang等2015);还有一些mRNA的转移具有选择性,这有三方面的证据:(1)只有少数的韧皮部mRNA发生转移;(2)虽然*GAI (Gibberellic Acid Insensitive)* mRNA在南瓜和番茄韧皮部中均存在,但是菟丝子只能从番茄中获得*GAI* mRNA,却不能从南瓜中获得,这说明mRNA转移具有寄主

特异性(Roney等2007); (3)在番茄-菟丝子寄生系统中, 菟丝子能够同时吸收*GAI* mRNA和*PI* (*Cathepsin D Proteinase Inhibitor*) mRNA, 但是吸收率不同, 这也说明转移的mRNA具有特异性(LeBlanc等2013)。第二, 转移的mRNA必须进行适当的转录后剪接。如番茄*LeMOBI*基因有未剪切和剪切后变短的两种转录本, 其中只有剪接后的剪接异构体能够从番茄转移到菟丝子(Roney等2007)。第三, 转移mRNA中50%为转录因子和钙调蛋白等调节基因的转录物, 这远远超出了基因组上已知的调节基因比例, 如真菌、拟南芥、动物基因组上转录因子编码基因的比例为2%~10% (Kurata等2005)。

### 3.2 mRNA的转移条件

虽然已经发现mRNA可以通过吸器在寄生植物和寄主间发生转移, 但是mRNA转移的具体细胞途径还不清楚。一般来讲, 吸器的形成意味着寄生关系建立的开始。吸器形成以后, 吸器细胞侵入寄主组织(根或茎), 穿过寄主细胞最终到达寄主的维管组织(Vaughn 2003), 之后与寄主木质部接触的吸器细胞将会分化成木质部束(xylem strands), 而与寄主韧皮部接触的吸器细胞则会分化成韧皮部细胞(phloem cells) (Vaughn 2006)。韧皮部连接在寄生植物和寄主间转移mRNA长距离运输发挥着积极作用(Birschwilks等2006, 2007)。从寄主到菟丝子转移的mRNA的原位杂交实验也表明, mRNA转移在寄主薄壁细胞和寄生植物的搜索菌丝体(searching hyphae)间进行, 并最后进入寄生植物的韧皮部进行长距离运输(David-Schwartz等2008)。寄生植物细胞和寄主细胞间还会形成胞间连丝, 进一步将两类细胞的整合水平扩展到共质体连接(Vaughn 2003; Birschwilks等2006), 最终在mRNA的短距离运输过程中发挥作用。

韧皮部中大量存在mRNA也是其能够在寄生植物和寄主间转移的基本条件。韧皮部中mRNA的存在早在40多年前被发现, 当时认为可能是从周围细胞到筛管的污染物(Kollmann等1970)。对从车前属(*Plantago* L.)和芹菜(*Apium graveolens*)韧皮部中分离的上千个基因的EST分析发现, 它们主要参与离子平衡、胁迫应答及蛋白降解等生物过程(Vilaine等2003; Pommerrenig等2006)。通过激光捕获显微切割术在拟南芥和葫芦韧皮部汁液里发现了2 400多个mRNAs, 在玉米木质部里也发现

了几百个mRNAs (Nakazono等2003)。然而韧皮部中存在的mRNAs并非全都会移动, 异源嫁接实验就表明只有少数韧皮部mRNAs才会转移到接穗(scion)中, 而与其浓度无关, 说明这是一个特异性运输过程(Omid等2007)。另外, 韧皮部中无核糖体结构, 转移的mRNA不能进行翻译; 其汁液也缺乏RNase活性, 韧皮部中的mRNA是稳定的, 这也是mRNA能够在韧皮部中长距离运输的一个重要因素。还有生物信息学分析表明, 南瓜和黄瓜(*Cucumis sativus*)韧皮部中mRNA的编码基因启动子区域存在CT/GA模体结构, 这一结构可能调节导管系统中的基因特异性表达, 对于不易获得韧皮部组织的植物, CT/GA模体结构有可能成为研究mRNA转移的有力工具(Ruiz-Medrano等2011)。

RNA结合蛋白(RNA-binding proteins)与mRNA运输有关。通常可移动mRNA的UTRs区域结合一些蛋白质来促进其转运, 并且与其稳定性和翻译效率有关, 没有这些RNA结合蛋白, 细胞内裸露的RNA很容易被降解(Shyu等2008)。第一个被发现的韧皮部RNA结合蛋白是南瓜的PP16 (Xoconostle-Cazares等1999), 该蛋白与自身的mRNA形成RNA-蛋白复合物而进行长距离运输。南瓜的CmRBP50是个与动物的PTB (polypyrimidine tract binding)蛋白同源的RNA结合蛋白, 与mRNA和其它韧皮部蛋白均结合, 从而形成复杂的由6个mRNAs和16个蛋白质组成的RNA-蛋白复合物, 介导mRNA的转运。还有研究表明tRNA来源的茎环结构也能够赋予mRNA长距离运输能力(Zhang等2016)。因此在RNA结合蛋白和tRNA介导mRNA转运的前提下, 寄生植物和寄主间的mRNA转移很可能同样依赖这两种物质的参与。

mRNA作为信号分子运输的原因有三个: (1)长距离运输分子以其无活性的mRNA而不是以蛋白质形式运输, 从而只能在靶细胞中发挥作用; (2)很多韧皮部蛋白质受到糖基化和磷酸化修饰, 而以mRNA形式运输能够避免这些修饰的干扰; (3)一个mRNA分子翻译为多个蛋白分子, 因此以mRNA运输提高了转运效率, 也有利于节约能量(Li等2011)。

### 3.3 转移mRNA的作用

关于寄生植物-寄主系统中mRNA转移的一个关键问题是, 转移的mRNA在到达终点以后其最终命运如何呢? 理论上讲, 因为寄生植物需要从寄

主吸收营养物质才能生长, 所以由寄主向寄生植物转移的大量mRNA很可能通过降解方式为寄生植物提供营养。然而, 转移mRNA被寄生植物特异性降解并作为营养物质的前提, 是在寄生植物中存在一套准确区分外源mRNA和自身mRNA的机制, 从而能够特异性降解来自寄主的mRNA, 但是目前还没有在寄生植物中发现这种机制。所以, 由寄主向寄生植物转移的mRNA即使可能作为营养物质, 但也可能在寄生植物中发挥某些特定功能。

转移mRNA最重要的作用可能是翻译成蛋白质后发挥功能, 最终影响寄生植物的代谢途径或参与基因表达调控。支持这一假说的证据来源于嫁接实验, Notaguchi等人(2012)利用转基因手段将GUS报告基因和IAA18在嫁接植物的接穗中融合表达, 之后在野生型拟南芥砧木中检测到了GUS酶活性, 因为GUS蛋白本身不会移动, 所以该研究证明了GUS mRNA发生转移并在终点进行了翻译; Zhang等人(2016)利用转基因烟草表达DISRUPTION OF MEIOTIC CONTROL 1 (DMC1)的突变型基因, 当该基因和具有转移性的基因序列在嫁接的转基因烟草砧木中融合表达时, 最终导致野生型接穗出现花粉管畸形的表型, 这为转移mRNA在其终点翻译以后发挥功能提供了更有力的证据。另外, 寄生植物可能通过来源于寄主的mRNA感知寄主的生长发育状态(如开花还是衰老等), 判断寄主所处的生长阶段并及时完成其生长周期(LeBlanc等2012)。反过来讲, 寄生植物的mRNA转移到寄主后也可以影响寄主的生理状态而更有利于其寄生。对于寄生植物来说, 及时感知寄主并将其生命周期与寄主同步化非常重要。

#### 4 展望

寄生植物在自然界中分布广泛。有些寄生植物由于其自身的药用价值和经济价值而受到人们的青睐, 但是由于其生长很大程度上依赖于寄主, 对其人工栽培造成了不小的困难, 而寄生关系的研究将有利于解决这些困难。还有些寄生植物专门寄生在农作物上, 会造成农作物大面积减产, 如向日葵列当专性寄生在向日葵上, 使向日葵产量大面积减少。就这两方面来讲, 从分子水平研究寄生植物和寄主间进行的物质交流, 其理论价值

和实际意义不言而喻。最重要的是, 寄生植物和寄主之间通过吸器进行着活跃的物质交流, 这些物质除了水分、糖类、氨基酸等小分子代谢产物, 还包括很多大分子物质如蛋白质和病毒等。研究表明, 寄生植物菟丝子与其寄主之间能够转移大量的mRNA, 为我们从分子水平上来探索植物彼此的沟通机制提供了新的思路。

目前, 关于寄生植物-寄主间分子交流的研究非常少, 仅有的几个例子均使用的是菟丝子及其模式植物寄主如拟南芥和番茄等。将来在不同的寄生植物-寄主系统中, 越来越多的大分子物质转移事件将会被探索, 其运输方式、转移后的生物学功能也将会受到重视。同时, 通过寄生植物和寄主间RNA转移事件的研究, 对了解某一个体中RNA转移的机制也会有一定的推动作用。随着生物技术的不断发展以及研究手段的不断丰富, 基因组学、转录组学、生物信息学等将在研究寄生植物和寄主间的物质交流, 尤其是RNA转移事件的过程中起到重要的作用。而在mRNA转移问题的研究中, 由于两种植物间的序列具有差异性, 相比一个植物体内的mRNA转移, 两个植物间的mRNA转移更易于检测。因此, 嫁接和寄生植物模型成为研究两种植物间mRNA转移的最佳模型。

植物通过可移动的信号分子如激素、多肽、RNA来协调细胞内的代谢、基因表达及系统发育过程(如开花等)。如FT蛋白是个分子量较小(20 kDa)的诱导开花的小分子可移动蛋白, 它是否转移至寄生植物而诱导其开花呢? 这个问题值得探讨。信号分子的转移使油杉寄生属(*Arceuthobium*)、大花草属(*Rafflesia*)等寄生植物的生活周期与其寄主同步化, 还可以直接诱导寄生植物的生理反应或通过复杂的调控途径来完成它们的功能, 犹如免疫级联反应中异型生物物质引起的适应性(Jones和Dangl 2006)。然而到底哪些基因在这个过程中发挥作用, 其作用方式又是什么, 这些问题都需要进一步的研究。

#### 参考文献(References)

- Aly R (2007). Conventional and biotechnological approaches for control of parasitic weeds. *In Vitro Cell Dev Biol Plant*, 43 (4): 304–317

- Aly R, Cholakh H, Joel DM, et al (2009). Gene silencing of mannose 6-phosphate reductase in the parasitic weed *Orobanchae aegyptiaca* through the production of homologous dsRNA sequences in the host plant. *Plant Biotechnol J*, 7 (6): 487–498
- Bandaranayake PC, Tomilov A, Tomilova NB, et al (2012). The *TvPirin* gene is necessary for haustorium development in the parasitic plant *Triphysaria versicolor*. *Plant Physiol*, 158 (2): 1046–1053
- Birschwilks M, Haupt S, Hofius D, et al (2006). Transfer of phloem-mobile substances from the host plants to the holoparasite *Cuscuta* sp. *J Exp Bot*, 57 (4): 911–921
- Birschwilks M, Sauer N, Scheel D, et al (2007). *Arabidopsis thaliana* is a susceptible host plant for the holoparasite *Cuscuta spec*. *Planta*, 226 (5): 1231–1241
- Chang M, Lynn DG (1986). The haustorium and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms. *J Chem Ecol*, 12 (2): 561–579
- David-Schwartz R, Runo S, Townsley B, et al (2008). Long-distance transport of mRNA via parenchyma cells and phloem across the host-parasite junction in *Cuscuta*. *New Phytol*, 179 (4): 1133–1141
- Davis CC, Wurdack KJ (2004). Host-to-parasite gene transfer in flowering plants: phylogenetic evidence from Malpighiales. *Science*, 305 (5684): 676
- Davis CC, Anderson WR, Wurdack KJ (2005). Gene transfer from a parasitic flowering plant to a fern. *Proc Biol Sci*, 272 (1578): 2237–2242
- Die JV, Dita MA, Krajinski F, et al (2007). Identification by suppression subtractive hybridization and expression analysis of *Medicago truncatula* putative defence genes in response to *Orobanchae crenata* parasitization. *Physiol Mol Plant Pathol*, 70 (1–3): 49–59
- Dos Santos CV, Letousey P, Delavault P, et al (2003). Defense gene expression analysis of *Arabidopsis thaliana* parasitized by *Orobanchae ramosa*. *Phytopathology*, 93 (4): 451–457
- Griffitts AA, Cramer CL, Westwood JH (2004). Host gene expression in response to Egyptian broomrape (*Orobanchae aegyptiaca*). *Weed Sci*, 52 (5): 697–703
- Haupt S, Oparka KJ, Sauer N, et al (2001). Macromolecular trafficking between *Nicotiana tabacum* and the holoparasite *Cuscuta reflexa*. *J Exp Bot*, 52 (354): 173–177
- Hettenhausen C, Li J, Zhuang H, et al (2017). Stem parasitic plant *Cuscuta australis* (dodder) transfers herbivory-induced signals among plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114 (32): E6703–E6709
- Hibberd JM (2001). Solute flux into parasitic plants. *J Exp Bot*, 52 (363): 2043–2049
- Hosford RM (1967). Transmission of plant viruses by dodder. *Bot Rev*, 33 (4): 387–406
- Jeschke WD, Baig A, Hilpert A (1997). Sink-stimulated photosynthesis, increased transpiration and increased demand-dependent stimulation of nitrate uptake: nitrogen and carbon relations in the parasitic association *Cuscuta reflexa*-*Coleus blumei*. *J Exp Bot*, 48 (4): 915–925
- Jeschke WD, Baumel P, Rath N, et al (1994). Modelling of the flows and partitioning of carbon and nitrogen in the holoparasite *Cuscuta reflexa* Roxb. and its host *Lupinus albus* L. II. Flows between host and parasite and within the parasitized host. *J Exp Bot*, 45 (6): 801–812
- Jiang L, Qu F, Li Z, et al (2013). Inter-species protein trafficking endows dodder (*Cuscuta pentagona*) with a host-specific herbicide-tolerant trait. *New Phytol*, 198 (4): 1017–1022
- Jones JD, Dangl JL (2006). The plant immune system. *Nature*, 444 (7117): 323–329
- Kaminska M, Korbin M (1999). Graft and dodder transmission of phytoplasma affecting lily to experimental hosts. *Acta Physiol Plant*, 21 (1): 21–26
- Keyes WJ, Taylor JV, Apkarian RP, et al (2001). Dancing together. Social controls in parasitic plant development. *Plant Physiol*, 127(4): 1508–1512
- Kim G, LeBlanc ML, Wafula EK, et al (2014). Genomic-scale exchange of mRNA between a parasitic plant and its hosts. *Science*, 345 (6198): 808–811
- Kollmann R, Dorr I, Kleinig H (1970). Protein filaments-structural components of the phloem exudate: I. Observations with *Cucurbita* and *Nicotiana*. *Planta*, 95 (1): 86–94
- Krasikov V, Dekker HL, Rep M, et al (2011). The tomato xylem sap protein XSP10 is required for full susceptibility to Fusarium wilt disease. *J Exp Bot*, 62 (3): 963–973
- Kurata T, Okada K, Wada T (2005). Intercellular movement of transcription factors. *Curr Opin Plant Biol*, 8 (6): 600–605
- LeBlanc M, Kim G, Patel B, et al (2013). Quantification of tomato and *Arabidopsis* mobile RNAs trafficking into the parasitic plant *Cuscuta pentagona*. *New Phytol*, 200 (4): 1225–1233
- LeBlanc M, Kim G, Westwood JH (2012). RNA trafficking in parasitic plant systems. *Front Plant Sci*, 3: 203
- Li FW, Villarreal JC, Kelly S, et al (2014). Horizontal transfer of an adaptive chimeric photoreceptor from bryophytes to ferns. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (18): 6672–6677
- Li P, Ham BK, Lucas WJ (2011). CmRBP50 protein phosphorylation is essential for assembly of a stable phloem-mobile high-affinity ribonucleoprotein complex. *J Biol Chem*, 286 (26): 23142–23149
- Lynn DG, Steffens JC, Kamut VS, et al (1981). Isolation and characterization of the first host recognition substance for parasitic angiosperms. *J Am Chem Soc*, 103: 1868–1870
- Marcone C, Ragozzino A, Seemuller E (1997). Dodder transmission of alder yellows phytoplasma to the experimental

- host *Catharanthus roseus* (periwinkle). *Eur J For Pathol*, 27 (6): 347–350
- Matsubayashi Y, Sakagami Y (1996). Phytosulfokine, sulfated peptides that induce the proliferation of single mesophyll cells of *Asparagus officinalis* L. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93 (15): 7623–7627
- Matvienko M, Torres MJ, Yoder JI (2001). Transcriptional responses in the hemiparasitic plant *Triphysaria versicolor* to host plant signals. *Plant Physiol*, 127 (1): 272–282
- Nakazono M, Qiu F, Borsuk LA, et al (2003). Laser-capture microdissection, a tool for the global analysis of gene expression in specific plant cell types: identification of genes expressed differentially in epidermal cells or vascular tissues of maize. *Plant Cell*, 15 (3): 583–596
- Narvaez-Vasquez J, Ryan CA (2004). The cellular localization of prosystemin: a functional role for phloem parenchyma in systemic wound signaling. *Planta*, 218 (3): 360–369
- Notaguchi M, Wolf S, Lucas WJ (2012). Phloem-mobile *Aux/IAA* transcripts target to the root tip and modify root architecture. *J Integr Plant Biol*, 54 (10): 760–772
- Omid A, Keilin T, Glass A, et al (2007). Characterization of phloem-sap transcription profile in melon plants. *J Exp Bot*, 58 (13): 3645–3656
- Pommerrenig B, Barth I, Niedermeier M, et al (2006). Common plantain. A collection of expressed sequence tags from vascular tissue and a simple and efficient transformation method. *Plant Physiol*, 142 (4): 1427–1441
- Rep M, Dekker HL, Vossen JH, et al (2003). A tomato xylem sap protein represents a new family of small cysteine-rich proteins with structural similarity to lipid transfer proteins. *FEBS Lett*, 534 (1–3): 82–86
- Roney JK, Khatibi PA, Westwood JH (2007). Cross-species translocation of mRNA from host plants into the parasitic plant dodder. *Plant Physiol*, 143 (2): 1037–1043
- Ruiz-Medrano R, Xoconostle-Cazares B, Ham BK, et al (2011). Vascular expression in *Arabidopsis* is predicted by the frequency of CT/GA-rich repeats in gene promoters. *Plant J*, 67 (1): 130–144
- Runyon JB, Mescher MC De, Moraes CM (2006). Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science*, 313 (5795): 1964–1967
- Shyu AB, Wilkinson MF, van Hoof A (2008). Messenger RNA regulation: to translate or to degrade. *EMBO J*, 27 (3): 471–481
- Smith KM (1958). Transmission of plant viruses by Arthropods. *Annu Rev Entomol*, 3: 469–482
- Srivastava R, Liu JX, Howell SH (2008). Proteolytic processing of a precursor protein for a growth-promoting peptide by a subtilisin serine protease in *Arabidopsis*. *Plant J*, 56 (2): 219–227
- Thieme CJ, Rojas-Triana M, Stecyk E, et al (2015). Endogenous *Arabidopsis* messenger RNAs transported to distant tissues. *Nat Plants*, 1 (4): 15025
- Tomilov AA, Tomilova NB, Wroblewski T, et al (2008). Trans-specific gene silencing between host and parasitic plants. *Plant J*, 56 (3): 389–397
- Vachev T, Ivanova D, Minkov I, et al (2010). Trafficking of the potato spindle tuber viroid between tomato and *Orobancha ramosa*. *Virology*, 399 (2): 187–193
- Vaughn KC (2003). Dodder hyphae invade the host: a structural and immunocytochemical characterization. *Protoplasma*, 220 (3–4): 189–200
- Vaughn KC (2006). Conversion of the searching hyphae of dodder into xylem and phloem hyphae: a cytochemical and immunocytochemical investigation. *Int J Plant Sci*, 167 (6): 1099–1114
- Vilaine F, Palauqui JC, Amselem J, et al (2003). Towards deciphering phloem: a transcriptome analysis of the phloem of *Apium graveolens*. *Plant J*, 36 (1): 67–81
- Westwood JH, Yoder JI, Timko MP, et al (2010). The evolution of parasitism in plants. *Trends Plant Sci*, 15 (4): 227–235
- Won H, Renner SS (2003). Horizontal gene transfer from flowering plants to Gnetum. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (19): 10824–10829
- Xoconostle-Cazares B, Yu X, Ruiz-Medrano R, et al (1999). Plant paralog to viral movement protein that potentiates transport of mRNA into the phloem. *Science*, 283 (5398): 94–98
- Yang Y, Mao L, Jittayasothorn Y, et al (2015). Messenger RNA exchange between scions and rootstocks in grafted grapevines. *BMC Plant Biol*, 15: 251
- Yoder JI (2001). Host-plant recognition by parasitic Scrophulariaceae. *Curr Opin Plant Biol*, 4 (4): 359–365
- Yoshida S, Maruyama S, Nozaki H, et al (2010). Horizontal gene transfer by the parasitic plant *Striga hermonthica*. *Science*, 328 (5982): 1128
- Yoshida S, Cui S, Ichihashi Y, et al (2016). The Haustorium, a specialized invasive organ in parasitic plants. *Annu Rev Plant Biol*, 67: 643–667
- Zhang D, Qi J, Yue J, et al (2014). Root parasitic plant *Orobancha aegyptiaca* and shoot parasitic plant *Cuscuta australis* obtained Brassicaceae-specific *strictosidine synthase-like* genes by horizontal gene transfer. *BMC Plant Biol*, 14: 19
- Zhang W, Thieme CJ, Kollwig G, et al (2016). tRNA-related sequences trigger systemic mRNA transport in plants. *Plant Cell*, 28 (6): 1237–1249



## Research progresses in molecular communication between parasitic plants and hosts

ZHAO Qi-Qi, DIAO Peng-Fei, LIAO Jian, CHI Yu-Chen, HA Da\*

*School of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China*

**Abstract:** Wide range of material exchange occurs between parasitic plants and their hosts. The parasitic plants absorb variety of necessary mineral elements and also nutrient substances such as amino acids, sugars and intermediate metabolites from the host through haustoria. In addition, parasitic plants and their hosts exchange viruses, viroids, phytoplasma and large molecules such as proteins and RNA. Recent studies have shown that some mRNAs are exchanged between parasitic plants and their hosts. As a signal molecule, mRNA may play an important role in the process of parasitism, and the specificity of its structure and function may also play a crucial role in its transfer event. At the same time, the absorbed RNA from hosts might regulate growth and development of parasitic plants. This paper reviewed the recent reports on the molecular transfer between host and parasite and highlighted the research progress in mRNA exchange. Our aim is to lay the foundation for the study of RNA exchange in different parasitic systems by illustrating the structure and mechanism of transfer RNA and orientating their roles in parasite-host systems.

**Key words:** parasitic plant; host; material exchange; mRNA transfer

---

Received 2017-07-14 Accepted 2018-03-25

This work was supported by CAS "Light of West China" Program, the National Natural Science Foundation of China (31570142).

\*Corresponding author (nmhadawu77@imu.edu.cn).