

根寄生植物吸器发育及其调控的研究进展

李元汐 白雨 韩雪莹 张媛媛 董海洋 乌云苏都 陈贵林*

(牧草与特色作物生物学教育部重点实验室, 内蒙古自治区中蒙药材规范化生产工程技术研究中心,

内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010020)

摘要 很多根寄生植物是重要的杂草, 严重影响农业生产。吸器是寄生植物与寄主连接的特异性器官, 是寄生植物与寄主间信号和物质交流的“桥梁”, 而吸器诱导因子在诱导吸器发育过程中扮演着重要角色。该文针对寄生植物吸器的发育过程, 吸器诱导因子的种类、信号转导和基因调控, 寄生植物如何避免寄主的防御这三方面的进展进行了综述, 以期为进一步揭示寄生植物识别寄主的信号物质的分子机制提供参考。

关键词 根寄生植物; 吸器; 化学识别; 吸器诱导因子

Research Progress on the Development of Root Parasitic Plants Haustorium and Its Regulation

LI Yuanxi, BAI Yu, HAN Xueying, ZHANG Yuanyuan, DONG Haiyang, Wuyun Sudu, CHEN Guilin*

(Key Laboratory of Herbage & Endemic Crop Biology, Ministry of Education, the Good Agriculture Practice Engineering

Technology Research Center of Chinese and Mongolia Medicine in Inner Mongolia, School of Life Science,

Inner Mongolia University, Hohhot 010020, China)

Abstract Several root parasitic plants are among the most devastating agriculture weeds. Haustorium is the specific organ connecting parasitic plants and hosts, and it is the bridge of signal and material communication between parasitic plants and host. Haustorium-inducing factors plays important roles in the process of haustorium development. This paper reviewed the development process of haustorium in parasitic plants, the types of haustorium-inducing factors, signal transduction and gene regulation, and how parasitic plants avoid host defense. This review is expected to provide a reference for further revealing the molecular mechanism of host recognition signal substances in parasitic plants.

Keywords root parasitic plant; haustorium; chemical recognition; haustorium-inducing factors

寄生植物种类约占被子植物总数的1%(3 500~4 000种), 它们的生长发育依赖于寄主的营养供应^[1]。其中列当科植物中的列当属(*Orobanch*)和独脚金属(*Striga*)可以寄生在番茄、向日葵和谷类作物上, 对

非洲和欧洲地区的农业生产带来严重影响^[2-4]。寄生杂草独特的生活史^[5-6]给其防除工作带来困难^[7-9], 目前仍无有效的防除方法。而一些寄生植物在我国也是重要的中药材, 例如锁阳和肉苁蓉等^[10]。

收稿日期: 2021-01-10

接受日期: 2021-03-11

国家自然科学基金(批准号: 30660015)、内蒙古科技成果转化项目(批准号: CGZH2018127)、高等学校博士点基金(批准号: 20091501110002)和内蒙古大学生创新创业训练计划项目(批准号: 201914326、201714319)资助的课题

*通讯作者。Tel: 15848903629, E-mail: guilichen61@163.com

Received: January 10, 2021

Accepted: March 11, 2021

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No.30660015), the Scientific and Technological Achievements Transformation Project of Inner Mongolia (Grant No.CGZH2018127), the Specialized Research Fund for Doctoral Programs in Colleges and Universities (Grant No.20091501110002) and the College Students' Innovative Entrepreneurial Training Plan Program of Inner Mongolia University (Grant No.201914326, 201714319)

*Corresponding author. Tel: +86-15848903629, E-mail: guilichen61@163.com

寄生植物的共同特征是形成多细胞的入侵器官——吸器,并通过吸器从寄主中获取营养物质,建立两者间的联系^[11-13]。吸器对于寄生植物的生长发育至关重要^[14-17],所以吸器一直是寄生植物研究中的重点问题。近年来围绕吸器的研究取得了一些重要进展,但有些机制还不明确。本文综述了近年来有关根寄生植物的吸器发育、吸器诱导因子及寄生植物与寄主的化学识别机制方面的研究工作。

1 吸器发育

根寄生植物的种子很小,储存的营养物质有限。所以种子萌发后,必须尽快与寄主根部建立联系以便获得寄主的营养和水分供应,从而维持其生长发育^[18-19]。而刺激这些寄生植物种子萌发的最常见的化合物是独角金内酯(strigolactones, SLs),它存在于包括谷物在内的许多植物的根系分泌物中^[20-21]。寄生植物种子萌发后,胚根具有趋化性寄主根方向生长的特点,之后通过诱导形成吸器吸附在寄主上,吸器的形成是由自养生长阶段向异养生长阶段(寄生状态)转变的重要步骤(图1)^[22-23]。吸器通过与寄主根部的维管组织联结,与寄主竞争水分、养分及生长激素,供寄生植物生长、开花与结实^[24-25]。

1.1 形成根毛状结构或小乳突状突起

吸器发生最早的形态学特征包括寄生植物的根停止生长、皮层膨大以及表皮细胞分化为根毛状结构或小乳突状突起^[26-27]。

在列当科植物中的帚地黄属(*Agalinis*)、直果草属(*Triphysaria*)、黑草属(*Buchnera*)、*Aureolaria*和独脚金属(*Striga*),它们的吸器在发育时会出现根毛状结构。有实验表明,用2,6-二甲氧苯醌(2,6-dimethoxybenzoquinone, DMBQ)处理直果草属(*Triphysaria versicolor*) 4~8 h, *T. versicolor*根尖或根尖后面的区域皮层细胞体积增大,细胞体积的增大开始于内部的细胞然后遍及到外部细胞,且生长素参与该过程^[28-29]。吸器外部皮层细胞呈高度液泡化,而吸器内部皮层细胞组成吸器中央薄壁细胞的核心。中央薄壁细胞的细胞质浓厚,具有分裂能力,与吸器入侵到寄主根并与其建立维管联系有关。位于幼根顶部的表皮细胞在诱导后约10 h开始分裂,在幼根尖端形成一群密集的表皮细胞^[28],之后延伸形成根毛状结构,它们在贴附寄主中起作用^[30-31]。而发育到此时的吸器便可以附着在寄主上了^[28]。

而在列当科的列当属中,它们的吸器表皮有很小的延伸,其胚根尖端肿胀,表皮细胞扩展形成小乳突状突起,该结构具有与半寄生植物的吸器类似的附着功能^[31-32]。此外,与普通根毛不同,根毛状结构和小乳突状突起均分泌胶状物质帮助吸器贴附到寄主根部,并且通过给寄主组织提供机械压力帮助寄生植物入侵到寄主中^[31,33]。

1.2 吸器入侵到皮层并到达寄主根部的维管柱

一旦寄生植物稳固地贴附在寄主根部表面,吸器则会入侵到寄主根部。吸器顶端的表皮细胞开始

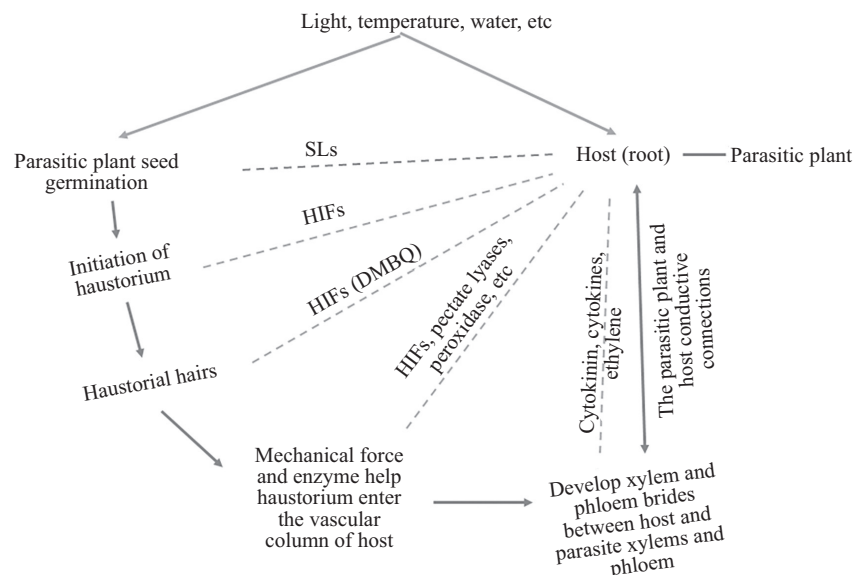


图1 根寄生植物吸器发育的影响因素

Fig.1 Factors affecting the development of root parasitic haustorium

改变, 细胞质浓缩, 细胞核增大, 随后这些细胞延伸, 形成特殊的细胞即入侵细胞^[31,34]。这些入侵细胞组成了寄主与寄生植物的相互作用界面, 并且在寄主细胞间延伸到达维管组织。近年来的研究发现, 入侵过程是在酶促活动和机械压力的共同参与下完成的。在酶促活动下, 列当属植物通过机械压力推动寄主细胞间的空隙使吸器入侵到寄主^[35-38], 之后到达寄主根部的维管柱。

生化分析证实, 膨胀素^[39-40]基因、细胞壁松弛基因在*T. versicolor*中均高水平表达^[36,41]。转录组学分析证实, 吸器中降解植物细胞壁的酶(plant cell wall-degrading enzymes, PCWDEs)的基因高表达^[42]。例如可以在瓜列当(*Phelipanche aegyptiaca*)中监测到多聚半乳糖醛酸酶、纤维素酶和木聚糖酶的活动^[36,43]。此外, 吸器还能分泌果胶分解酶、多聚半乳糖、鼠李糖和过氧化物酶, 从而降解寄主的细胞壁^[44]。同时, 也证实了一些寄生植物中编码水解酶的基因上调^[45]。除了酶促过程外, 机械压力也参与其中, 那是因为寄主与寄生植物相互作用界面存在被挤压和被压缩的寄主细胞。

1.3 与寄主根部建立维管联系

寄生植物吸器到达寄主的维管柱后, 入侵过程近乎完成, 因为寄生植物必须与寄主维管组织建立联系, 而维管系统的发育对于吸器的成熟至关重要并且决定吸器最终的吸收能力^[46]。

吸器到达寄主的木质部后, 一些入侵细胞在顶端穿孔, 形成管状结构, 进而转变为木质部导管分子, 在珍珠粟独脚金(*Striga hermonthica*)中这种结构被称为吸盘。负责吸器早期发育的皮层内部核心细胞开始分裂并分化为原形成层或直接分化为木质部成分, 进而建立寄生植物与寄主间的维管组织联系^[47-48]。除木质部联系之外, 向日葵列当等寄生植物在吸器中形成韧皮部细胞, 与寄主的韧皮部建立联系^[49]。至此, 吸器发育成熟。

2 吸器诱导因子

2.1 吸器诱导因子的种类

寄生植物吸器的发育需要诱导因子, 这些因子被叫作 xenogensin 或吸器诱导因子(haustorium-inducing factors, HIFs)^[50-52]。首先被确定的 xenognosin 是黄酮类 xenognosin A 和 xenognosin B, 随后, ALBRECHT 等^[53]确定了黄酮类物质芍药素是*T.*

*versicolor*吸器形成的诱导因子。唯一从寄主根部分离到的吸器诱导因子是DMBQ, 该物质最早是从高粱组织提取物中分离出来的, 并且由丁香酸氧化而成, 丁香酸可以是木质素的氧化降解产物^[54-55]。确定DMBQ以后, 学者们发现, 许多DMBQ的结构类似物也可以诱导寄生植物形成吸器, 例如丁香酸、香草酸和阿魏酸, 而酚、苯醌(BQs)、类黄酮在体外可诱导吸器的形成^[53,55-56]。现有研究表明, 类黄酮、酚酸、醌、细胞分裂素和环己烯氧化物这五类分子已被鉴定为有活性的吸器诱导因子^[22]。

2.2 吸器诱导因子的信号转导

许多酚酸和醌是吸器诱导因子, 酚酸只有氧化成醌才具有活性, 而醌的氧化还原能力与寄生植物的吸器诱导活动密切相关。有实验表明, 在醌和酚状态之间的氧化还原循环过程中形成的半醌中间体可以启动对氧化还原敏感的信号通路, 导致吸器发育^[57-58]。氧化还原反应所产生的活性氧在吸器发育中起着重要的作用。外源DMBQ处理*S. hermonthica*后, 其吸器诱导率达90%以上, 而施加过氧化氢酶后, 使DMBQ对吸器的诱导率降低到60%。由此说明吸器在被DMBQ诱导时, 过氧化氢酶可能以活性氧(reactive oxygen species, ROS)清除剂的方式影响吸器的形成^[59]。

ROS/苯酚/苯醌是诱导吸器发育的信号网络^[59-60]。在该过程中, 寄生植物根尖产生ROS, 形成了一种化学物质浓度梯度, 该浓度梯度从过氧化物酶和苯酚浓度均很低的寄生植物的表皮细胞扩散到土壤溶液中到达富含这两种物质的寄主细胞。寄主细胞中的过氧化物酶被寄生植物提供的过氧化氢激活, ROS和过氧化物酶共同作用将寄主根部细胞壁的苯酚氧化为BQs, DMBQ就是其中的一种^[51,55,61-62]。在松蒿(*Phosirospermum japonicum*)(一种根寄生的植物)中, DMBQ会在根中通过富含亮氨酸的重复受体样激酶来传递醌信号, 以启动Ca²⁺信号传导^[63]。之后醌的积累建立了相同的浓度梯度, 又扩散回寄生植物细胞, 结合到与吸器发育有关的基因的调控元件上, 使这些基因表达, 并产生醌的氧化还原酶等^[29]。其中*T. versicolor*的醌氧化还原酶2(quinone oxidoreductase 2, QR2)通过两个电子的同时转移减少醌。*T. versicolor*的QR1通过单个电子的转移减少醌, 在该过程中产生了高活性的半醌, 有氧气存在时, 半醌会促进超氧阴离子的产生, 半醌或ROS激活了对氧化还

原敏感的信号转导通路, 导致根寄生植物根部形成吸器^[64]。同时在该过程中产生的对苯二醌(H₂Q)会与分子氧反应进一步产生更多的ROS, ROS浓度的增加会进一步放大信号, 产生级联反应。由ROS和BQs一同导致的氧化还原信号网络会在时间和空间上调控根寄生植物贴附到寄主根部^[60,64-66]。

在对独脚金(*Striga asiatica*)施加DMBQ后0.5 h, 有三个编码扩展蛋白的基因*saExp1*、*saExp2*和*saExp3*水平上调^[67], 其蛋白在吸器发育早期起到根尖重塑的作用。此时, 寄生植物中的NADPH氧化酶以及过氧化物酶的基因下调, 且*QR2*基因显著上调(>7倍)。在吸器发育早期, 除了以上基因出现变化外, 编码参与生长素生物合成的功能性黄素单加氧酶(flavin monooxygenase, YUC)的基因*YUC3*会在*P. japonicum*接触宿主根的根表面上特异性地高表达^[68]。在对*Phelipanche ramosa*进行转录组分析时, 发现细胞分裂素相关的基因也在吸器早期发育过程中高表达, 并且诱导吸器发育。生长素和细胞分裂素是具有拮抗作用的植物激素, 两者在吸器发育早期高表达从而调节吸器发育^[69]。

在吸器发育入侵皮层并到达寄主维管柱的这段过程中, 在*S. asiatica*中三个编码扩展蛋白的基因*saExp1*、*saExp2*和*saExp3*仍被上调, 而延伸因子1和 α -微管蛋白显著下调, 这表明蛋白质合成速率与微管组装在调节吸器发育过程中有一定关系^[67]。

在吸器从开始发育直到成熟阶段, *YUC3*和细胞分裂素相关的基因会持续表达, 以调节吸器发育。对于*YUC3*而言, 当*P. japonicum*的吸器发育到18 hpi时, 吸器的根毛状结构可最早检测到*YUC3*的启动子活性, 在25 hpi时, 会发现吸器与寄主根的接触面有*YUC3*的启动子活性。在之后的时间里表皮细胞也会一直表达*YUC*, 而在吸器形成后期48 hpi, 加入生长素抑制剂后, 则寄主与寄生植物间的木质部桥难以形成, 从而影响吸器发育成熟^[68,70]。而对于一些全寄生植物, 如*P. ramosa*, 细胞分裂素对于其吸器的启动是至关重要的。使用DMBQ处理*P. ramosa*对吸器诱导效果不显著, 而当使用细胞分裂素类似物处理*P. ramosa*后, 他们发现其吸器诱导率为60%~70%。通过该研究推测, *P. ramosa*吸器形成的信号通路涉及CRE1/AHK4和AHK3同源的组氨酸激酶受体^[69], 而最近的研究表明外源施加细胞分裂素可高效诱导锁阳愈伤组织分化为初生吸器^[71]。

除了对于生长素和分裂素研究之外, 通过对两种突变型的*P. japonicum*进行研究发现, 乙烯信号在早期诱导吸器发育期间是不可或缺的, 但在没有寄主的情况下其反而会终止吸器的发育^[72]。

在吸器发育过程中, 醌氧化还原酶发挥着重要的作用。从*T. versicolor*根部分离到编码醌的氧化还原酶的基因, 基于序列比较和生化分析表明, *TvQR1*编码的醌氧化还原酶通过单个电子的转移减少醌^[27,49,73-74]; 而*TvQR2*编码的醌氧化还原酶通过两个电子的同时转移减少醌^[58]。通过RNAi使*Triphysaria*根部的*TvQR1*和*TvQR2*沉默, 发现*TvQR1*沉默的转化株与对照组相比形成更少的吸器, 而*TvQR2*沉默的转化株与对照组形成的吸器在同一水平。该研究表明, *TvQR1*是启动吸器发育信号转导通路中的重要基因^[75]。

尽管不同寄生植物的*QR*基因起源相同, 但是不同寄生植物中两个基因的表达模式不同。例如在栗寄生植物(*Pseudixus japonicum*)中, *Pj-QR1*在接触寄主根系分泌物和DMBQ后表达并不上调, 但在响应这两种处理时, *PJ-QR2*表达上调, 这与*T. versicolor*中两个基因的表达模式不同^[58]。即在*T. versicolor*中, *TvQR1*在诱导形成吸器中起重要作用, 而在*P. japonicum*中, *Pj-QR2*起重要作用。此外, *TvQR1*并不是诱导吸器发育特异的基因, 它还有其他功能, 因为叶发育也可以招募该基因, 该基因可能参与叶发育, 同时它还可以响应非吸器诱导因子^[43]。所以, *QR1*基因参与植物响应氧化压力信号, 吸器发育只是其中一部分。

此外, 与转录因子有关的蛋白TvPirin对形成有功能的吸器至关重要。Pirin首次被关注是作为人的蛋白在酵母双杂交系统中与转录因子核因子I(nuclear factor I, NFI)相互作用。在另一个酵母双杂交系统中, 该蛋白与原癌基因编码的蛋白Bcl3结合, 调节转录因子NF- κ B的活性^[76]。在*T. versicolor*中, TvPirin是共转录因子, 调节响应DMBQ或不响应DMBQ的基因表达。*T. versicolor*根部接触寄主根分泌物后TvPirin的转录迅速上调。通过RNAi抑制TvPirin的转录发现形成的吸器数也减少了^[36,75,77]。系统分析学表明, TvPirin的同源物在大多数开花植物中, 并不是寄生植物特异的, 所以TvPirin是普遍存在的共转录因子, 与许多基因的表达有关, 其中一些基因响应吸器诱导因子, 与诱导吸器发育有关^[76]。

氧化还原信号转导通路在植物和动物中普遍存在。植物可以感知、转换该信号成为合适的细胞响应, 并通过影响基因表达及信号转导通路从而影响自身的生长发育。例如, 苯醌和醌在植物根部周围广泛存在, 它们作为信号分子在植物根部与其他有机物间起作用。这些分子的生物活动经常与它们的氧化还原水平相关, 并且在某些情形下, 生物活动是氧化还原循环本身的一个功能。但是苯醌和醌大量存在也会对植物产生细胞毒性。植物已经进化出解毒机制, 该机制限制氧化还原循环中产生的毒性, 它在寄生植物中也具有同样的作用。然而, 寄生植物又进一步进化, 它们一方面消除这些物质对其造成的细胞毒性, 另一方面它们使用有氧化活性的分子作为信号来启动吸器的发育。

3 寄生植物如何避免寄主的防御

病原菌入侵到寄主组织后, 寄主有许多抵抗性机制以限制它们的生长。抵抗性机制包括ROS的产生、超敏响应(hypersensitivity, HR)中寄主细胞的死亡、高水平的氧化酶活性、蛋白酶抑制剂的产生、寄主内皮层的木质化等^[78-80]。寄生植物入侵寄主时也会激活植物抗病防御机制。烟草被*P. aegyptiaca*寄生后, 烟草类异戊二烯途径中的3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶A还原酶(3-hydroxy-3-methylglutaryl-coenzyme A reductase, *HMGR*)基因被诱导表达, 与响应病原菌入侵一致^[81]。在拟南芥被*P. ramosa*寄生后, 拟南芥中编码ACC合酶的*acc2*基因被诱导表达, *acc2*基因是乙烯合成途径的关键基因; 此外, 在拟南芥中合成茉莉酸类化合物的基因*lox*和*aos*表达显著上调。这表明, 拟南芥通过诱导乙烯和茉莉酸类化合物对*P. ramosa*作出防御响应^[82], 而葡萄孢属(*Botrytis spp.*)和欧文氏菌属(*Erwinia spp.*)也可以激活相同的防御机制。当*S. hermonthica*寄生到高粱后, 高粱中茉莉酸途径的基因发生上调从而激活植物免疫机制^[83]。

“寄生植物如何设法通过寄主的天然屏障并且避免激活寄主防御机制?”这个问题在寄生植物研究中尚不清楚。在大多数植物中, 寄主的细胞并不将外源细胞当作异物, 对它们的“入侵”也不作出响应, 即“入侵生长”。入侵植物可能模仿花粉管的生长, 使花粉管生长过程中降解果胶的果胶酶基因^[84]以及使母本细胞壁松弛的膨胀素基因在吸器中表达^[14,40,43,85],

从而避免防御系统的激活^[36,86]。

关于寄主未对寄生植物入侵作出响应, Mayer假设了两种可能。一是由于两者间生理生化具有相似性, 它们都是高等植物, 导致寄主无法将寄生植物识别为异物。该假设的可能性较小, 因为早已观察到在入侵期间, 根寄生植物在寄主根部制造了伤口, 寄生植物通过伤口进入寄主根部, 将根部细胞分离。寄主植物可以通过伤口感知寄生植物的入侵^[14]。*P. aegyptiaca*入侵寄主后会诱导*PRB-1b*的表达, 该基因编码与病原菌相关的蛋白并在响应伤口时表达^[87]。二是寄主植物可能通过根部的伤口感知了寄生植物的入侵, 但是寄生植物中存在一种寄生机制阻碍寄主的响应。例如, 已知与寄主建立联系的寄生植物干扰寄主激素水平, 并干扰脱落酸的正常流动和合成^[88]。因此, 在寄主受感染位点植物激素平衡的改变可能使防御响应延迟或无效。近期研究表明, 豇豆(*Vigna unguiculata*)中存在一种典型的具有核苷酸结合位点(nucleotide binding site, NBS)-富含亮氨酸重复区(leucine rich repeat, LRR)结构的免疫传感器蛋白, 是植物抗病基因所编码的蛋白, 使其对*Striga gesnerioides*有抵抗性^[31,89-90]。

4 结语与展望

寄生植物种类约占被子植物总数的1%, 其中许多是对农业生产危害严重的恶性杂草, 但也有些是重要的中药材。寄生植物发育的重要阶段是形成吸器, 吸器的形成受自身遗传因素的控制以及寄主吸器诱导因子的诱导。诱导作用与氧化还原机制密切相关。现在已经就吸器形成过程以及寄生植物对寄主信号物质的识别进行了大量研究, 确定了吸器形成的形态变化以及吸器诱导因子的种类, 但是吸器诱导因子的作用机制、信号转导通路仍需深入研究探讨。对吸器形成、寄生植物与寄主的化学识别机制的深入研究可以更加明确地对有害或有益的寄生植物进行人为调控, 尤其是对农业生产危害较大的寄生杂草的防治具有重要意义。

参考文献 (References)

- [1] YODER J I. Host-plant recognition by parasitic *Scrophulariaceae* [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4(4): 359-65.
- [2] FERNÁNDEZ-APARICIO M, REBOUD X, GIBOT-LECLER C. *S. broomrape* weeds underground mechanisms of parasitism and associated strategies for their control: a review [J]. *Front Plant Sci*,

- 2016, 7: 135.
- [3] SPALLEK T, MUTUKU M, SHIRASU K. The genus *Striga*: a witch profile [J]. Mol Plant Pathol, 2013, 14(9): 861-9.
 - [4] PARKER C. Observations on the current status of *Orobanche* and *Striga* problems worldwide [J]. Pest Manag Sci, 2009, 65(5): 453-9.
 - [5] ECHEVARRÍA-ZOMEÑO S, PÉREZ-DE-LUQUE A, JORRÍN J, et al. Pre-haustorial resistance to broomrape (*Orobanche cumana*) in sunflower (*Helianthus annuus*): cytochemical studies [J]. J Exp Bot, 2006, 57(15): 4189-200.
 - [6] ORTIZ-BUSTOS C M, PÉREZ-BUENO M L, BARÓN M, et al. Use of blue-green fluorescence and thermal imaging in the early detection of sunflower infection by the root parasitic weed *Orobanche cumana* Wallr [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 833.
 - [7] 张默靖, 李美佳, 君睿红, 等. 列当寄生对不同品种向日葵幼苗生长及抗氧化酶活性的影响[J]. 西北植物学报(ZHANG M J, LI M J, JUN R H, et al. Effect of *Orobanche cumana* parasitization on growth and antioxidant enzymes activity of different helianthus annuus varieties in seedling stage [J]. Acta Bot Bor-Occid Sin), 2013, 33(7): 1403-8.
 - [8] 君睿红, 陈贵林, 李美佳, 等. 不同列当抗性的向日葵品种根系分泌物对向日葵列当种子萌发的影响[J]. 西北植物学报(JUN R H, CHEN G L, LI M J, et al. Effect of different resistant sunflower varieties root exudates on germination of *Orobanche cumana* seeds [J]. Acta Bot Bor-Occid Sin), 2014, 34(7): 1397-403.
 - [9] 王焕, 马永清, 田丰, 等. 小麦、蚕豆和油菜对向日葵列当种子萌发的影响[J]. 中国农业大学学报(WANG H, MA Y Q, TIAN F, et al. Effect of wheat (*Triticum aestivum* L.), broadbean (*Vicia faba* L.), oil seed rape (*Brassica napus* var. annua) on the germination of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) seeds [J]. J China Agric Univ), 2016, 21(9): 33-9.
 - [10] 陈贵林, 安天悦, 靳尚武, 等. 锁阳种子特性及活力的研究[J]. 种子(CHEN G L, AN T Y, JIN S W, et al. Study on seed characters and vigor of *Cynomorium songaricum* Rupur. [J]. Seed), 2011, 30(1): 21-3.
 - [11] EKAWA M, AOKI K. Phloem-conducting cells in haustoria of the root-parasitic plant *Phelipanche aegyptiaca* retain nuclei and are not mature sieve elements [J]. Plants (Basel), 2017, 6(4): 60.
 - [12] MCNEAL J R, BENNETT J R, WOLFE A D, et al. Phylogeny and origins of holoparasitism in *Orobanchaceae* [J]. Am J Bot, 2013, 100(5): 971-83.
 - [13] MORAWETZ J J. A clearing protocol for whole tissues: an example using haustoria of *Orobanchaceae* [J]. Appl Plant Sci, 2013, 1(1): 1200361.
 - [14] MATVIENKO M, WOJTOWICZ A, WROBEL R, et al. Quinone oxidoreductase message levels are differentially regulated in parasitic and non-parasitic plants exposed to allelopathic quinones [J]. Plant J, 2001, 25(4): 375-87.
 - [15] YODER J I. A species-specific recognition system directs haustorium development in the parasitic plant *Triphysaria* (*Scrophulariaceae*) [J]. Planta, 1997, 202(4): 407-13.
 - [16] TORRES M J, MATVIENKO M, YODER J I. Agricultural genomics and subterranean plant-plant communications [J]. J Cell Biochem, 2000, 80(2): 203-7.
 - [17] SHEN H, YE W, HONG L, et al. Progress in parasitic plant biology: host selection and nutrient transfer [J]. Plant Biol (Stuttg), 2006, 8(2): 175-85.
 - [18] TSUCHIYA Y, YOSHIMURA M, HAGIHARA S. The dynamics of strigolactone perception in *Striga hermonthica*: a working hypothesis [J]. J Exp Bot, 2018, 69(9): 2281-90.
 - [19] SCHOLLES J D, PRESS M C. *Striga* infestation of cereal crops: an unsolved problem in resource limited agriculture [J]. Curr Opin Plant Biol, 2008, 11(2): 180-6.
 - [20] YONEYAMA K. How do strigolactones ameliorate nutrient deficiencies in plants [J]? Cold Spring Harb Perspect Biol, 2019, 11(8): a034686.
 - [21] ALICHE E B, SCREPANTI C, DE MESMAEKER A, et al. Science and application of strigolactones [J]. New Phytol, 2020, 227(4): 1001-11.
 - [22] CLARKE C R, TIMKO M P, YODER J I, et al. Molecular dialog between parasitic plants and their hosts [J]. Annu Rev Phytopathol, 2019, 57: 279-99.
 - [23] FERNÁNDEZ-APARICIO M, DELAVAUULT P, TIMKO M P. Management of infection by parasitic weeds: a review [J]. Plants (Basel), 2020, 9: 1184.
 - [24] HACHAM Y, HERSHENHORN J, DOR E, et al. Primary metabolic profiling of *Egyptian broomrape* (*Phelipanche aegyptiaca*) compared to its host tomato roots [J]. J Plant Physiol, 2016, 205: 11-9.
 - [25] GAUDIN Z, CERVEAU D, MARNET N, et al. Robust method for investigating nitrogen metabolism of ¹⁵N labeled amino acids using AccQ•Tag ultra performance liquid chromatography-photodiode array-electrospray ionization-mass spectrometry: application to a parasitic plant-plant interaction [J]. Anal Chem, 2014, 86(2): 1138-45.
 - [26] HEIDE-JØRGENSEN H S, KUIJT J. Epidermal derivatives as xylem elements and transfer cells: a study of the host-parasite interface in two species of *Triphysaria* (*Scrophulariaceae*) [J]. Protoplasma, 1993, 174(3): 173-83.
 - [27] SPARLA F, TEDESCHI G, TROST P. NAD(P)H:(quinone-acceptor) oxidoreductase of tobacco leaves is a flavin mononucleotide-containing flavoenzyme [J]. Plant Physiol, 1996, 112(1): 249-58.
 - [28] TOMILOV A A, TOMILOVA N B, ABDALLAH I, et al. Localized hormone fluxes and early haustorium development in the hemiparasitic plant *Triphysaria versicolor* [J]. Plant Physiol, 2005, 138(3): 1469-80.
 - [29] ISHIDA J K, YOSHIDA S, ITO M, et al. Agrobacterium rhizogenes-mediated transformation of the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum* [J]. PLoS One, 2011, 6(10): e25802.
 - [30] WESTWOOD J H, YODER J I, TIMKO M P, et al. The evolution of parasitism in plants [J]. Trends Plant Sci, 2010, 15(4): 227-35.
 - [31] CUI S, WAKATAKE T, HASHIMOTO K, et al. Haustorial hairs are specialized root hairs that support parasitism in the facultative parasitic plant *Phtheirospermum japonicum* [J]. Plant Physiol, 2016, 170(3): 1492-503.
 - [32] JOEL D M, LOSNER-GOSHEN D. The attachment organ of the parasitic angiosperms *Orobanche cumana* and *O. aegyptiaca* and its development [J]. Can J Plant Sci, 1994, 72(5): 564-74.
 - [33] VAUGHN K C. Dodder hyphae invade the host: a structural and immunocytochemical characterization [J]. Protoplasma, 2003, 220(3/4): 189-200.

- [34] WAKATAKE T, YOSHIDA S, SHIRASU K. Induced cell fate transitions at multiple cell layers configure haustorium development in parasitic plants [J]. *Development*, 2018, 145(14): dev164848.
- [35] SHIMIZU K, AOKI K. Development of parasitic organs of a stem holoparasitic plant in *Genus cuscuta* [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 1435.
- [36] MITSUMASU K, SETO Y, YOSHIDA S. Apoplastic interactions between plants and plant root intruders [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 617.
- [37] STRIBERNY B, KRAUSE K. Cell wall glycoproteins at interaction sites between parasitic giant dodder (*Cuscuta reflexa*) and its host *Pelargonium zonale* [J]. *Plant Signal Behav*, 2015, 10(11): e1086858.
- [38] JOHNSEN H R, STRIBERNY B, OLSEN S, et al. Cell wall composition profiling of parasitic giant dodder (*Cuscuta reflexa*) and its hosts: a priori differences and induced changes [J]. *New Phytol*, 2015, 207(3): 805-16.
- [39] O'MALLEY R C, LYNN D G. Expansin message regulation in parasitic angiosperms: marking time in development [J]. *Plant Cell*, 2000, 12(8): 1455-65.
- [40] HONAAS L A, WAFULA E K, YANG Z, et al. Functional genomics of a generalist parasitic plant: laser microdissection of host-parasite interface reveals host-specific patterns of parasite gene expression [J]. *BMC Plant Biol*, 2013, 13: 9.
- [41] NIKOLOV L A, STAEDLER Y M, MANICKAM S, et al. Floral structure and development in *Rafflesiaceae* with emphasis on their exceptional gynoeceia [J]. *Am J Bot*, 2014, 101(2): 225-43.
- [42] ZHANG X, BERKOWITZ O, TEIXEIRA D A, et al. RNA-Seq analysis identifies key genes associated with haustorial development in the root hemiparasite *Santalum album* [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 661.
- [43] YANG Z, WAFULA E K, HONAAS L A, et al. Comparative transcriptome analyses reveal core parasitism genes and suggest gene duplication and repurposing as sources of structural novelty [J]. *Mol Biol Evol*, 2015, 32(3): 767-90.
- [44] VERONESI C, BONNIN E, CALVEZ S, et al. Activity of secreted cell wall-modifying enzymes and expression of peroxidase-encoding gene following germination of *Orobancha ramosa* [J]. *Biologia Plantarum*, 2007, 51(2): 391-4.
- [45] REHKER J, LACHNIT M, KALDENHOFF R. Molecular convergence of the parasitic plant species *Cuscuta reflexa* and *Phelipanche aegyptiaca* [J]. *Planta*, 2012, 236(2): 557-66.
- [46] HIBBERD J M, JESCHKE W D. Solute flux into parasitic plants [J]. *J Exp Bot* 2001, 52(363): 2043-9.
- [47] YOSHIDA S, SHIRASU K. Multiple layers of incompatibility to the parasitic witchweed, *Striga hermonthica* [J]. *New Phytol*, 2009, 183(1): 180-9.
- [48] YOSHIDA S, SHIRASU K. Plants that attack plants: molecular elucidation of plant parasitism [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15(6): 708-13.
- [49] BANDARANAYAKE P C, FILAPPOVA T, TOMILOV A, et al. A single-electron reducing quinone oxidoreductase is necessary to induce haustorium development in the root parasitic plant *Triphysaria* [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(4): 1404-19.
- [50] ESTABROOK E M, YODER J I. Plant-plant communications: rhizosphere signaling between parasitic angiosperms and their hosts [J]. *Plant Physiol*, 1998, 116(1): 1-7.
- [51] KIM D, KOCZ R, BOONE L, et al. On becoming a parasite: evaluating the role of wall oxidases in parasitic plant development [J]. *Chem Biol*, 1998, 5(2): 103-17.
- [52] CUI S, WADA S, TOBIMATSU Y, et al. Host lignin composition affects haustorium induction in the parasitic plants *Phtheirospermum japonicum* and *Striga hermonthica* [J]. *New Phytol*, 2018, 218(2): 710-23.
- [53] ALBRECHT H, YODER J I, PHILLIPS D A. Flavonoids promote haustoria formation in the root parasite *triphyssaria versicolor* [J]. *Plant Physiol*, 1999, 119(2): 585-92.
- [54] ZHOU W J, YONEYAMA K, TAKEUCHI Y, et al. *In vitro* infection of host roots by differentiated calli of the parasitic plant *Orobancha* [J]. *J Exp Bot*, 2004, 55(398): 899-907.
- [55] CHANG M, LYNN D G. The haustorium and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms [J]. *J Chem Ecol*, 1986, 12(2): 561-79.
- [56] FERNÁNDEZ-APARICIO M, MASI M, MADDAU L, et al. Induction of haustorium development by *Sphaeropsidones* in radicles of the parasitic weeds *Striga* and *Orobancha*. A structure: activity relationship study [J]. *J Agric Food Chem*, 2016, 64(25): 5188-96.
- [57] JAMISON D S, YODER J I. Heritable variation in quinone-induced haustorium development in the parasitic plant *Triphysaria* [J]. *Plant Physiol*, 2001, 125(4): 1870-9.
- [58] ISHIDA J K, YOSHIDA S, SHIRASU K. Quinone oxidoreductase 2 is involved in haustorium development of the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum* [J]. *Plant Signal Behav*, 2017, 12(7): e1319029.
- [59] WADA S, CUI S, YOSHIDA S. Reactive oxygen species (ROS) generation is indispensable for haustorium formation of the root parasitic plant *Striga hermonthica* [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 328.
- [60] FULLER A W, YOUNG P, PIERCE B D, et al. Redox-mediated quorum sensing in plants [J]. *PLoS One*, 2017, 12(9): e0182655.
- [61] JEON J R, BALDRIAN P, MURUGESAN K, et al. Laccase-catalysed oxidations of naturally occurring phenols: from *in vivo* biosynthetic pathways to green synthetic applications [J]. *Microb Biotechnol*, 2012, 5(3): 318-32.
- [62] KEYES W J, PALMER A G, ERBIL W K, et al. Semagenesis and the parasitic angiosperm *Striga asiatica* [J]. *Plant J*, 2007, 51(4): 707-16.
- [63] LAOHAVISIT A, WAKATAKE T, ISHIHAMA N, et al. Quinone perception in plants via leucine-rich-repeat receptor-like kinases [J]. *Nature*, 2020, 587(7832): 92-7.
- [64] KEYES W J, O'MALLEY R C, KIM D, et al. Signaling organogenesis in parasitic angiosperms: *Xenognosin* generation, perception, and response [J]. *J Plant Growth Regul*, 2000, 19(2): 217-31.
- [65] KEYES W J, TAYLOR J V, APKARIAN R P, et al. Dancing together social controls in parasitic plant development [J]. *Plant Physiol*, 2001, 127(4): 1508-12.
- [66] GOYET V, WADA S, CUI S, et al. Haustorium inducing factors for parasitic *Orobanchaceae* [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 1056.
- [67] O'MALLEY R C, LYNN D G. Expansin message regulation in parasitic angiosperms: marking time in development [J]. *Plant Cell*, 2000, 12(8): 1455-65.

- [68] ISHIDA J K, WAKATAKE T, YOSHIDA S, et al. Local auxin biosynthesis mediated by a YUCCA flavin monooxygenase regulates haustorium development in the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum* [J]. *Plant Cell*, 2016, 28(8): 1795-814.
- [69] GOYET V, BILLARD E, POUVREAU J B, et al. Haustorium initiation in the obligate parasitic plant *Phelipanche ramosa* involves a host-exuded cytokinin signal [J]. *J Exp Bot*, 2017, 68(20): 5539-52.
- [70] WAKATAKE T, OGAWA S, YOSHIDA S, et al. An auxin transport network underlies xylem bridge formation between the hemi-parasitic plant *Phtheirospermum japonicum* and host *Arabidopsis* [J]. *Development*, 2020, 147(14): dev187781.
- [71] 岳鑫, 陈贵林. 寄生植物锁阳种子萌发方法及愈伤组织、初生吸器诱导研究[J]. 植物研究(YUE X, CHEN G L. *In vitro* germination, callus induction and primary haustorium organogenesis in the parasitic plant *Cynomorium songaricum* [J]. *Bull Bot Res*, 2020, 40(6): 846-54.
- [72] CUI S, KUBOTA T, NISHIYAMA T, et al. Ethylene signaling mediates host invasion by parasitic plants [J]. *Sci Adv*, 2020, 6(44): eabc2385.
- [73] PALMER A G, CHEN M C, KINGER N P, et al. Parasitic angiosperms, semagenesis and general strategies for plant-plant signaling in the rhizosphere [J]. *Pest Manag Sci*, 2009, 65(5): 512-9.
- [74] PÉREZ D, RUBIALES D, CUBERO J I, et al. Interaction between *Orobancha crenata* and its host legumes: unsuccessful haustorial penetration and necrosis of the developing parasite [J]. *Ann Bot*, 2005, 95(6): 935-42.
- [75] NGO Q A, ALBRECHT H, TSUCHIMATSU T, et al. The differentially regulated genes TvQR1 and TvPirin of the parasitic plant *Triphysaria* exhibit distinctive natural allelic diversity [J]. *BMC Plant Biol*, 2013, 13: 28.
- [76] BANDARANAYAKE P C, TOMILOV A, TOMILOVA N B, et al. The TvPirin gene is necessary for haustorium development in the parasitic plant *Triphysaria versicolor* [J]. *Plant Physiol*, 2012, 158(2): 1046-53.
- [77] EIZENBERG H, SHTIENBERG D, SILBERBUSH M, et al. A new method for *in-situ* monitoring of the underground development of *Orobancha cumana* in sunflower (*Helianthus annuus*) with a mini-rhizotron [J]. *Ann Bot*, 2005, 96(6): 1137-40.
- [78] NEURATH H. Evolution of proteolytic enzymes [J]. *Science*, 1984, 224(4647): 350-7.
- [79] SCHNEIDER K T, VAN DE MORTEL M, BANCROFT T J, et al. Biphasic gene expression changes elicited by *Phakopsora pachyrhizi* in soybean correlate with fungal penetration and haustoria formation [J]. *Plant Physiol*, 2011, 157(1): 355-71.
- [80] DODDS P N, LAWRENCE G J, CATANZARITI A M, et al. The melampsora lini AvrL567 avirulence genes are expressed in haustoria and their products are recognized inside plant cells [J]. *Plant Cell*, 2004, 16(3): 755-68.
- [81] WESTWOOD J H, YU X, FOY C L, et al. Expression of a defense-related 3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductase gene in response to parasitization by *Orobancha spp* [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 1998, 11(6): 530-6.
- [82] DOS SANTOS C V, LETOUSEY P, DELAVAUULT P, et al. Defense gene expression analysis of *Arabidopsis thaliana* parasitized by *Orobancha ramosa* [J]. *Phytopathology*, 2003, 93(4): 451-7.
- [83] HIRAOKA Y, SUGIMOTO Y. Molecular responses of sorghum to purple witchweed (*Striga hermonthica*) parasitism [J]. *Weed Sci*, 2008, 56(3): 356-63.
- [84] WING R A, YAMAGUCHI J, LARABELL S K, et al. Molecular and genetic characterization of two pollen-expressed genes that have sequence similarity to pectate lyases of the plant pathogen *Erwinia* [J]. *Plant Mol Biol*, 1990, 14(1): 17-28.
- [85] RANJAN A, ICHIHASHI Y, FARHI M, et al. *De novo* assembly and characterization of the transcriptome of the parasitic weed dodder identifies genes associated with plant parasitism [J]. *Plant Physiol*, 2014, 166(3): 1186-99.
- [86] MUTUKU J M, YOSHIDA S, SHIMIZU T, et al. The WRKY45-dependent signaling pathway is required for resistance against *Striga hermonthica* parasitism [J]. *Plant Physiol*, 2015, 168(3): 1152-63.
- [87] SESSA G, YANG X Q, RAZ V, et al. Dark induction and sub-cellular localization of the pathogenesis-related PRB-1b protein [J]. *Plant Mol Biol*, 1995, 28(3): 537-47.
- [88] JIANG F, JESCHKE W D, HARTUNG W. Absciscic acid (ABA) flows from *Hordeum vulgare* to the hemiparasite *Rhinanthus minor* and the influence of infection on host and parasite absciscic acid relations [J]. *J Exp Bot*, 2004, 55(406): 2323-9.
- [89] LI J, TIMKO M P. Gene-for-gene resistance in *Striga-cowpea* associations [J]. *Science*, 2009, 325(5944): 1094.
- [90] HUANG K, MELLOR K E, PAUL S N, et al. Global changes in gene expression during compatible and incompatible interactions of cowpea (*Vigna unguiculata* L.) with the root parasitic angiosperm *Striga gesnerioides* [J]. *BMC Genomics*, 2012, 13: 402.