

寄生植物对寄主植物的化学识别

胡 飞, 孔垂华 *

(华南农业大学热带亚热带生态研究所, 广州 510642)

摘要:植物间寄生关系的研究近年来受到了广泛的重视。大量的研究表明, 寄主释放的次生物质对植物间寄生关系的建立和维持起了重要的调节作用。寄主植物的次生物质对寄生植物的化学防御和昆虫授粉等生态功能起重要的作用, 寄主植物次生物质对寄生植物生理与生态的调节作用是受寄生植物基因调节的。更为重要的是寄主植物释放的次生物质成为寄生植物的种子萌发和吸器发生的异源识别物质。能够刺激寄生植物种子萌发的次生物质主要是倍半萜和氢醌类物质, 而诱导吸器发生的物质则是酚酸、醌和黄酮类化合物, 诱导吸器发生的核心结构是对苯醌。这些异源识别物质大多是寄主植物释放的化感抑制物质, 显示寄生植物在化学防御方面要比寄主植物高级。异源识别化合物的活性与其氧化潜力显著相关。由于寄生植物中存在一抑制异源识别物质诱导吸器发生的调节过程, 因此吸器的产生与寄生植物根部接触异源识别物质的浓度与时间呈正相关关系, 这一调节过程对寄生植物准确识别寄主并寄生其上是十分重要的。对寄生植物和寄主植物间的化学识别关系的揭示有助于人们防治有害寄生植物和开发利用有价值的寄生植物资源。

关键词:寄生植物, 次生物质, 吸器, 化学识别

Parasite plants chemical recognition to host

HU Fei, KONG Chui-Hua (Institute of Tropical and Subtropical Ecology, South China Agricultural University, Guangzhou, 510642, China). *Acta Ecologica Sinica*. 2003, 23(5): 965~971.

Abstract: Parasitic plants are found throughout the world and encompass a huge diversity of ecological niches, growth habitats and host associations. The one commonality among parasitic angiosperms is their ability to penetrate neighboring plant tissues and to acquire water, carbohydrates, and mineral nutrients from their hosts through invasive structures called haustoria. More and more studies have repeatedly demonstrated that the host plants secondary metabolites, which be acquired by the parasite, will affect the establishment and maintaining parasitic relationship, and their ecological interactions in natural ecosystem. Most plants are susceptible to one or more parasites, and the host range of any given parasitic species can be quite specific. So, the host secondary metabolites into parasitic plants not only broaden their ecological adaptability that is encoded by parasitic plants genomes, but especially also some host secondary metabolites can activated developmental programs in parasitic plants, such as stimulating seed germination, and inducing haustoria, these kinds of secondary metabolites termed xenognosins.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30070130, 30170182); 国家“十五”攻关资助项目(2001BA509B07)

收稿日期:2002-04-09; **修订日期:**2002-11-12

作者简介:胡飞(1966~), 男, 安徽霍山人, 副教授, 主要从事化学生态学研究。

* **通信作者** Author for correspondence, E-mail: chkong@scau.edu.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 30070130, 30170182) and the National “Tenth Five-year Plan” Key Program of Science and Technology(No. 2001BA 509B07)

Received date: 2002-04-09; **Accepted date:** 2002-11-12

Biography: HU Fei Associate professor, mainly engaged in the plant chemical ecology. E-mail: hufeia@pub. guangzhou. gd. cn

Xenognostic molecules that trigger the transduction from autotrophic to heterotrophic growth by signaling haustorium development are phenolic acids, quinones and flavonoids. The core molecule that induces haustorium is 1, 4-benzoquinones. Although stimulating molecules are structurally distinct from haustorium-inducing ones, the bioactivities of both are related to their oxidation potentials. The xenognostic molecules used by parasitic to identify hosts originally evolved in the hosts to deter the growth of neighboring plants, which termed allelochemicals. These revealed parasite plants are more evolved and sophisticated than their hosts in chemical defense mechanism. The parasitic plant haustorium induced by xenognostic molecules depend on xenognosin concentrations and the parasitic plants root exposure time to it. It suggested that there is a mechanism to inhibit the haustorium development program induced by xenognostic molecules in parasitic plants. In fact, there are two transcripts encoding distinct quinone reductases are regulated by xenognosins in parasitic plants, TvQR1 fulfills functions to haustorium signaling in parasitic lineages, and TvQR2-related enzymes function in many plants to detoxify small allelopathic xenobiotics. This mechanism is very important to parasitic plants to find and parasite its host. To study the chemical relationship between parasitic plants and their hosts will help to reduce the parasitic plants negative effects in managed ecosystems and increase the positive effects on mankind benefits.

Key words: parasitic plant; secondary metabolite; haustoria; chemical recognition

文章编号:1000-0933(2003)05-0965-07 中图分类号:Q948.9 文献标识码:A

一些植物在不同程度上依靠吸收其它活体植物的营养来维持自己的生命过程,这些植物被称为寄生植物(parasitic plant)。不论是自然生态系统还是人工生态系统,植物间的寄生和伴生都是非常普遍的现象,尤其是寄生植物几乎遍及全球。寄生植物对寄主植物的影响是巨大的,多数情况危害甚至致死寄主植物。寄生植物和寄主植物间的化学关系非常复杂,并受多种因素影响。近来寄生植物和寄主植物间的化学作用关系引起广泛注意^[1~8]。许多研究显示,部分寄生植物对寄主植物的识别是通过寄主植物释放的化学信号实现的,而且寄生植物能否识别寄主植物释放的化学信号分子是其实现异养生长的关键。现已发现寄生植物对寄主植物的化学识别主要有两种方式:一是寄生植物种子在温湿条件适宜时预先萌发生长,萌发后寄生植物根部感受到寄主植物释放的化学信号,即产生吸器(haustorium)固定到寄主植物上,完成由寄生识别到异养生长的过程。通过这一过程的寄生植物种子萌发后若不能接受到寄主植物的化学信号,将不能完成寄生过程,导致其因无法吸取寄主植物的营养而死亡。危害十分严重的寄生杂草菟丝子(*Cuscuta* spp.)就属于这种方式。二是寄生植物的种子在没有接受到寄主植物释放的刺激其萌发的化学信号前一直处于休眠状态(休眠期有的可长达数十年),一旦这些种子感受到寄主植物的化学信号后,立即开始萌发,其根部感受到寄主植物的化学信号后产生吸器完成寄生过程。对禾本科作物危害极大的独脚金(*Striga* spp.)就属于这种方式。但无论寄生植物是以何种方式完成寄生过程的,一些寄生植物必须要有寄主植物释放的化学信号来调节产生吸器,以吸收寄主的营养。因此,吸器的产生过程是研究寄生植物的中心课题^[9]。本文在分析寄主植物次生物质对寄生植物生态功能影响的基础上着重对寄生植物吸器产生和种子萌发过程中寄主植物释放次生物质的化学信号功能加以评述。

1 寄主植物次生物质对寄生植物生态功能的影响

自然界中大部分植物都能成为一些寄生植物的寄主,但是,对特定的寄生植物而言,寄主植物是有选择性的^[10]。寄生植物对寄主植物的选择是由以下特性或因素确定的:①寄生植物的识别和吸器侵入能力,②寄主植物防御寄生植物侵入的能力,③寄主植物资源对寄生植物生长的适宜程度。许多研究表明不同的寄生植物在特定的寄主上的寄生过程表现是有差异的,虽然寄生植物对寄主植物基础代谢合成物质的吸收没有明显的差异,但寄主植物中被寄生植物吸收的次生代谢物质在自然环境中却不仅影响寄生植物与寄主植物间的养分交换过程,而且对寄生植物的生态功能也产生了影响^[11]。例如半寄生植物火焰草(*Castilleja* spp.)能够寄生在羽扇豆属植物白羽扇豆(*Lupinus albus*)上,白羽扇豆有两种不同的基因型,一

种含有较高的生物碱喹诺里西啶(quindizidine),一种则含量极低。当火焰草寄生在白羽扇豆生物碱含量较高的基因型上时,昆虫对火焰草的取食大大低于其寄生在生物碱含量较低的基因型上。而传播花粉的昆虫对火焰草的访问次数和其生命周期以及种子的产量均高于寄生在较低生物碱含量的的基因型上,因此,火焰草倾向于寄生在生物碱含量较高的基因型上以增加自身的化学防御能力^[5]。显然,寄生植物吸收了寄主植物产生的次生物质后生态适应性增强了,而这种对环境适应能力的增强显然不是由寄生植物的基因调控的。寄主植物次生物质对寄生植物的这种影响无疑是寄生植物选择寄主的重要因素之一,而且这种选择能力是由寄生植物自身基因调节的。

在自然生态系统中,同一类次生信号物质对不同受体的生态功能有很大的差异,例如,豆科植物发出的化学信号能活化根瘤菌的固氮基因并在根上形成根瘤,这些信号多由黄酮类化合物引发。如豌豆的三羟黄酮(apigenin)是根瘤菌(*Phizobium legumiosarum*)的信号,但作为寄生植物萌发的信号物质异黄酮,如 xenognisin B(图 1)却能终止根瘤的形成过程,因而寄生植物和根瘤菌对豆科植物根部发出的这些很类似的化学信号反应是不同的^[12]。同时,一些非自然寄主植物释放的自毒化感物质,却成为寄生植物萌发的化学信号,进而对寄主植物产生影响。例如:棉花是独脚金的非自然寄主,但其根分泌的两个类酯的萜类化合物独脚金酚(strigol,图 2)却对独脚金的萌发和生长有利,而对棉花自身却有害。更有一些寄生植物在寄生过程对寄主植物的一些重要的生理指标在一定的生长发育阶段有明显的促进作用,例如:菟丝子(*Cuscuta reflexa*)寄生在洋紫苏(*Coleus blumei*)上后,在相当长的阶段洋紫苏的光合作用、蒸腾速率和氮营养的吸收均比没有被菟丝子寄生的要高^[13]。所有这些表明,植物间寄生关系的形成是在复杂的信号传递与识别过程中实现的,化学信号起着一个非常重要的作用。

2 寄生植物识别寄主植物的异源分子(xenogostic molecule)

一些寄生植物识别寄主植物是通过寄主植物根部释放的次生物质实现的。能被寄生植物识别的寄主植物释放的次生物质称异源识别分子,这些异源识别分子能激活寄生植物的发生进程,特别是吸器的形成过程^[14]。因而,异源识别分子是植物化感物质(allelochemical)的一个子系(subset)^[15]。异源识别分子通过向寄生植物传达信号引发吸器的产生,并导致寄生植物由自养生长向异养生长的转变,这一现象早在 1978 年就被 Atsatt 等^[16]在实验中观察到,并鉴别出的能诱导寄生植物吸器发生的天然化合物是 XenognisinA、Xenognisin B、5,8-二羟基苯萘、2,6-二甲氧基-对-苯醌和甲基花青素(图 1)^[3,14,17,18,20]。随后,人们又鉴定了大量的能诱导寄生植物吸器产生的异源识别物质,这些化合物包括多种酚酸、醌和酮类物质^[3,19,20]。有趣的是,寄主植物根分泌物中能够诱导寄生植物吸器产生的异源识别物质都是寄主植物在进化中能够用来抑制邻近植物生长的化感物质,这些物质不仅没有对寄生植物的生长产生抑制作用,反而被寄生植物利用,成为寄生过程中关键器官吸器产生的异源识别信号物质,可见寄生植物在化学防御方面要比其寄主高级得多,因而其在生存竞争中处于有利地位。由于诱导吸器发生的异源信号物质大多是化感抑制物质,而大多数寄主植物都能释放不止一种,甚至不止一类化感物质,因而寄主植物释放引发寄生植物吸器产生的异源信号物质种类多,对吸器的发生而言似乎存在冗余现象^[10]。

值得一提的是同种寄生植物 *Triphysaria pusilla* 不同基因型的植株对特定的产生吸器的异源信号物质 2,6-二甲氧基-对-苯醌的反应也有差异。在只有 2,6-二甲氧基-对-苯醌存在的条件下只有部分基因型的吸器能被诱导发生,而有相当部分基因型的植株的吸器不能被诱导,但 *Triphysaria pusilla* 的所有基因型都能对寄主植物释放的含有 2,6-二甲氧基-对-苯醌的根分泌液产生响应,而发生吸器^[21],这说明寄生植物对寄主植物释放的异源信号化学物质诱导寄生植物产生吸器的作用是多种物质共同起作用的结果,诱导物质间存在协同作用,这与化感物质对受抑植物的作用相似^[22]。

3 寄生植物对异源识别物质的识别机制

最近研究发现,诱导寄生植物吸器产生的异源识别物质的核心结构是对苯醌,对苯醌分子中引入甲氧基等活性基团诱导活性加强,但若引入甲基等非活性基团,则诱导活性消失。主要原因在于对苯醌诱导吸器产生,涉及电子转移,是一个在相对狭窄电位范围内的氧化还原过程,对苯醌分子中取代基直接影响其氧化还原电位,而导致诱导活性改变。进一步用 2,6-二甲氧基-对苯醌对寄生植物吸器产生的诱导过程

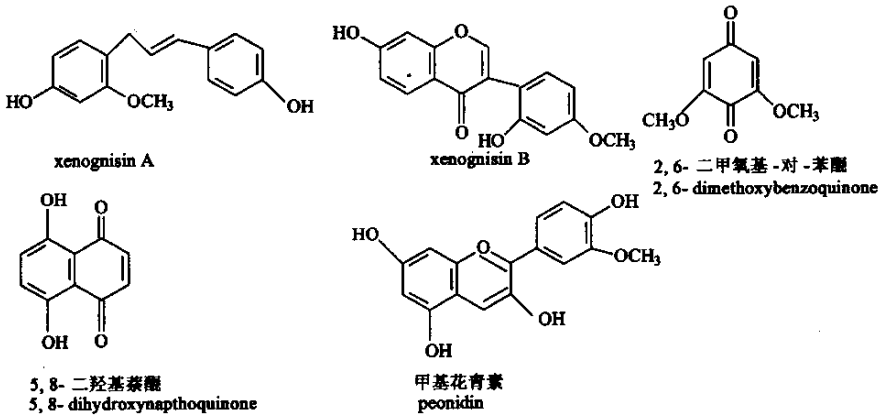


图1 诱导吸器产生的异源识别分子

Fig. 1 Haustoria-inducing xenogynsintic molecules

证明:寄生植物对 2,6-二甲氧基-对-苯醌的识别存在一个重复氧化还原循环过程,寄生植物主要识别对-苯醌单电子的还原中间体单醌而产生吸器,若对-苯醌的还原中间体不能循环,而是直接还原成稳定的酚,寄生植物的吸器则不能产生。

就专性寄生植物(obligate parasite plant)而言,在其种子萌发后数天内就必须获得特定的寄主植物的营养,否则就会死去。一些专性寄生植物就通过其种子识别寄主释放的异源识别物质而感知到寄主的存在并迅速萌发这一精巧的机制来维持其繁衍生长,寄主释放的萌发识别物质导致这些寄生植物种子的萌发^[23]。现在发现的这类信号物质大多是由倍半萜类物质和氢醌类物质构成(图 2),就氢醌而言其抗氧化同系物的活性比氢醌本身的活性还要强^[24]。根系分泌物的氧化还原反应在生态系统中有重要的作用^[25],虽然寄主释放的萌发诱导物质和吸器诱导物质的结构是完全不同的,但他们的活性均与这些物质的氧化潜力相联系。

在研究独脚金吸器产生与 2,6-二甲氧基-对-苯醌的作用中发现,吸器形成初期细胞的形状和大小发生变化,多种与细胞壁结构有关的基因解码蛋白先后产生^[26],但这一过程的实现并不是在寄生植物的根部一接触到异源信号物质后就能发生的,而是在寄生植物根部接触到这些异源信号物质数小时后,吸器的发生才能不可逆地进行^[18,27]。当独脚金根部一直能接触到 2,6-二甲氧基-对-苯醌时,吸器的增加与时间之间呈线性增长关系,在吸器的发生未达到可逆的时间之前若使独脚金的根中断与 2,6-二甲氧基-对-苯醌接触,则吸器的发育过程立即停止。进一步的实验还证实,2,6-二甲氧基-对-苯醌的浓度越高,独脚金吸器不可逆发生所需的时间就越短。这些结果表明,在寄生植物感受到异源信号物质,吸器发生初期,存在一个逆调节过程,要使吸器不可逆地发生,异源信号物质必须达到一定的量,以抑制这一逆调节过程。这一结果对寄生植物而言有十分重要的生态意义^[28]。在自然条件下只有寄主植物种群达到一定的数量才能释放足够浓度的异源信号物质诱导吸器的发生,因而这一机制对寄生植物能够准确地发现寄主并寄生提供了保证。

最近,Mativenko M 等^[26]研究表明在寄生植物(*Triphysaria pusilla*)的根尖部存在两个作用相反的醌还原酶的转录产物, TvQR1(与还原性辅酶 II 有关的醌还原酶^[29])和 TvQR2(是醌的一个氧化还原酶^[30]),因此 *Triphysaria* 根部的 TvQR2 的功能是对起化感抑制作用的异生化合物起解毒作用,而 TvQR1 的功能则是与异源信号物质一起完成对吸器形成的诱导过程。这两个酶在寄生植物中对吸器的形成过程起相反的作用, TvQR1 使 2,6-二甲氧基-对-苯醌还原成半醌物质,刺激吸器的生长,而 TvQR2 则是使 2,6-二甲氧基-对-苯醌还原为酚,而失去刺激吸器发生的活性。在 2,6-二甲氧基-对-苯醌存在的条件下, TvQR1 和 TvQR2 转录诱导数据非常迅速的^[26]。但这两种酶在寄生植物和非寄生植物中的调节作用是不同的, TvQR2 及其同系物在寄主植物和寄生植物中都能起调节作用,而 TvQR1 及同系物却只有对寄生植物起

调节作用^[21](图 3)。

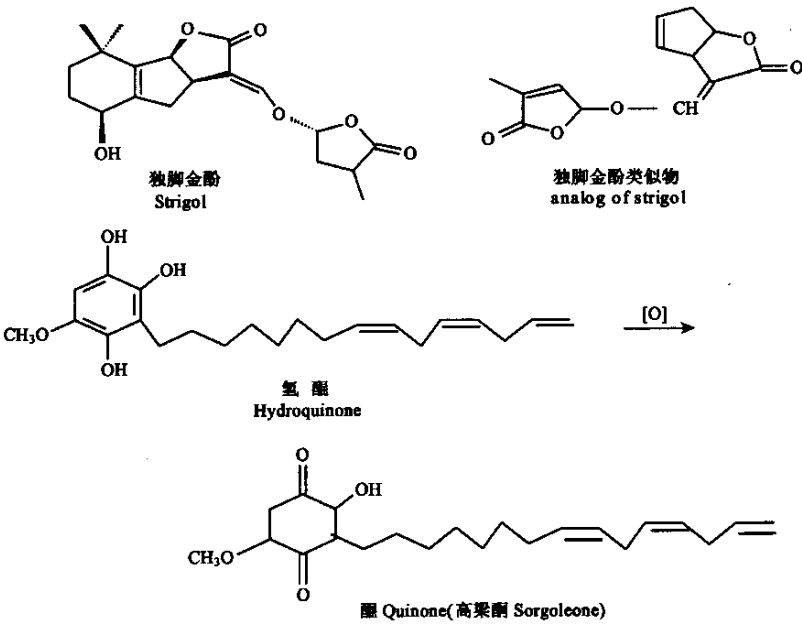


图 2 寄生植物种子萌发的异源信号物质

Fig. 2 Xenognostic chemicals of parasitic plant germinating

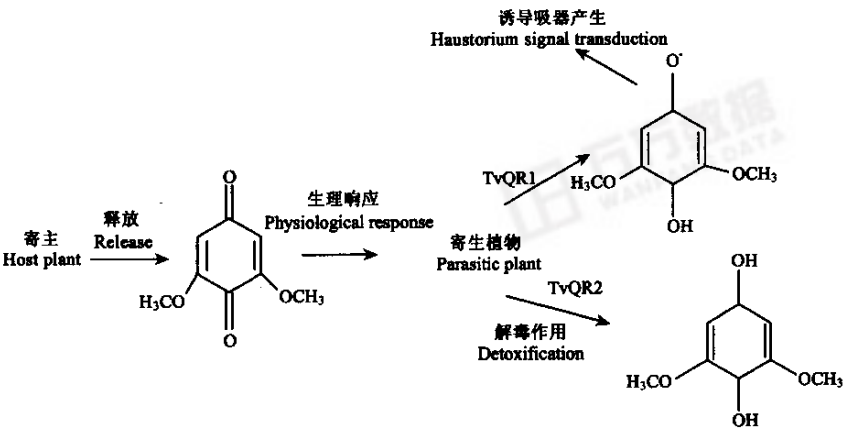


图 3 异源信号分子诱导寄生植物吸器产生的生理机制

Fig. 3 Physiological mechanism of xengnostic molecules inducing huastorium transduction

最后必须指出,并不是所有的寄生植物吸器产生都存在异源识别物质的诱导,姚东瑞等^[9]对无根藤(*Cassytha filiformis*)的研究发现,无根藤的吸器产生是在其缠绕寄主后,皮层中吸器原基出现,寄生关系建立以前,缠绕部位的异戊二烯基腺苷与玉米核苷的含量升高。并指出,这些激素物质是寄生植物自身合成的,无根藤吸器发生与细胞分裂素密切相关。由于无根藤缠绕在铁丝上也能产生吸器,显示部分寄生植物识别寄主产生吸器是在其缠绕寄主后体内调节过程,并不需要异源识别物质的存在,这一过程可能是寄生植物接触到寄主植物获得的物理信号而引发的。另外,一些寄生植物的种子通过其丰富的颜色以吸引鸟类取食,而通过鸟类的粪便或因其种子分泌的粘液而通过鸟的喙喙固定到寄主植物上的,这些寄生植物的

种子识别寄主的过程显然不是因接受到寄主植物释放的化学信号而实现的。

4 寄生植物化学识别的应用前景

寄生植物识别寄主的化学信号物质从种类上看大都是寄主植物与其他植物竞争而释放的抑制性的化感物质,这是寄生植物与寄主植物在长期进化过程中形成的独特现象,表明与昆虫和植物间存在协同进化一样,植物与植物之间同样也存在协同进化的关系^[31]。对寄主与寄生植物间的化学信号的运用将有利于对寄生杂草的防治和对有价值寄生植物的培育。目前国内对寄生植物的防治和应用的研究日益深入^[32,33],但对寄生植物与寄主植物间形成寄生关系的机理研究尚不多见。因而,国内对寄生性杂草的防治方法多采用化学和人工防除,对有益寄生植物的研究则多停留在资源调查和提高产量与质量的阶段。植物间寄生关系的形成,吸器的产生是关键,因此开展对寄生植物形成吸器机制过程中化学信号的研究,不仅对深入认识寄生植物与寄主植物的关系有重要的理论意义,而且对开发新一代防除寄生杂草的有效低毒化合物和提高有价值寄生植物的产量和质量都有重要的指导价值,是一个应该引起重视的课题。

References:

- [1] Press M C, Graves J D, eds. *Parasitic Plants*. London: Chapman and Hall, 1995.
- [2] Jennifer S T. Jammonate-inducible of plant defense cause increased parasitism of herbivores. *Nature*, 1999, **399** (6737): 686~687.
- [3] Albrecht H, Yoder J L, Phillips D A. Flavonoids promote haustoria formation in the root parasite *Triphysaria*. *Plant Physiol.*, 1999, **119**(2): 585~591.
- [4] Heide-Jorgensen H S, Kuijt J. The haustorium of the root parasite *Triphysaria* (*Scrophulariaceae*), with special reference to xylem bridge ultrastructure. *Am. J. Bot.*, 1995, **82**(6): 782~797.
- [5] Alder L S. Alkaloid uptake increases fitness in hemiparasitic plant via reduced herbivory and increased pollination. *Am. Nat.*, 2000, **156**(1): 92~99.
- [6] Joel D M, Portnoy V H. The angiospermous root parasite *Orobancha* L. (*Orobanchaceae*) induces expression of a pathogenesis related (PR) gene in susceptible tobacco roots. *Ann. Botany*, 1998, **81**(6): 779~781.
- [7] Gowda B S, Riopel J L, Timko M P, et al. NRSA-1; a resistance gene homolog expressed in root of nonhost plants following parasitism by *Striga asiatica* (witchweed). *Plant J.*, 1999, **20**(2): 217~230.
- [8] dePamphilis C W, Young N N, Wolfe A D. Evolution of plastid gene rps2 in a lineage of hemiparasitic plants: many losses of photosynthesis and complex patterns of rate variation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1997, **94**(7): 7367~7372.
- [9] Yao Dong-rui, Zheng Xiao-ming, Huang Jian-zhong, et al. Changes of acid phosphatase and cytokines during haustorial development of the parasitic plant *Cassytha filiformis* L. *Acta Botanica Sinica*, 1994, **36**(3): 170~174.
- [10] Yoder J I. Host-plant recognition by parasitic *Scrophulariaceae*. *Current Opinion in Plant Biology*, 2001, **4**(2): 359~365.
- [11] Marvier M A, Smith D L. Conservation implication of host use for rare parasitic plants. *Conserv. Biol.*, 1997, **11** (3): 839~848.
- [12] Harborne J B. Biochemical interactions between higher plants, In: Harbone J B, ed. *Interaction to ecological biochemistry*, Academic Press, 1993. 243~263.
- [13] Jeschke W D, Baig A, Hilpert A. Sink-stimulated photosynthesis, increased transpiration and increased demand-dependent stimulation of nitrate uptake: nitrogen and carbon relations in parasitic association *Cuscuta reflexa-Coleus blumei*. *J. Exp. Bot.*, 1997, **48**(309): 915~925.
- [14] Lynn D G, Steffens J C, Kamat V S, et al. Isolation and characterization of the first host recognition substance for parasitic angiosperms. *J. Am. Chem. Soc.*, 1981, **103**(7): 1868~1870.
- [15] Conger J V. A special issue on allelopathy. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 1999, **18**(1): 1~31.
- [16] Atsatt P R, Hearn T F, Heineman R T. Chemical induction and repression of haustoria in *Orthocarpus*

purourascens (Scrophulariaceae). *Ann. Bot.*, 1978, **42**(181):1177~1184.

- [17] Steffens J C, Lynn D G, Kamat V S, *et al.* Molecular specificity of haustorial induction in *Agalinis purpurea* (L.) Raf. (Scrophulariaceae). *Ann. Bot.*, 1982, **50**(1):1~7.
- [18] Chang M, Lynn D G. The haustorium and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms. *J. Chem. Ecol.*, 1986, **12**(3):561~579.
- [19] Ripol J L, Timko M P. Signals and regulation in the development of *Striga* and other parasitic angiosperms. In: *Molecular Signals in Plant-Microbe Communications. Edit by Verma DPS.* CRC Press Inc, 1991. 493~507.
- [20] Smith C E, Ruttledge T, Zeng Z, *et al.* A mechanism for inducing plant development-the genesis of a specific inhibitor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1996, **93**(14):6986~6991.
- [21] Jamison D S, Yoder J I. Heritable variation in quinone induced haustorium development in the parasitic plant *Triphysaria*. *Plant Physiol.*, 2001, **125**(4):1870~1879.
- [22] Kong X H, Xu T, Hu F. Study on interactions among allelochemicals of *Ageratum conyzoides*. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, **22**(5):403~408.
- [23] Boone L S, Fate G, Chang M, *et al.* Seed germination. In: *Parasitic Plants.* Edited by Press MC, Graves J D. London:Chpman and Hall, 1995. 14~38.
- [24] Fate G, Chang M, Lynn D G. Control of germination in *Striga asiatica*: chemistry of spatial definition. *Plant Physiol.*, 1990, **93**(1):201~207.
- [25] Appel H M. Phenolic in ecological interactions-the importance of oxidation. *J. Chem. Ecol.*, 1993, **19**(7):1521~1552.
- [26] Mativenko M, Wojtowicz A, Wrobel R, *et al.* Quine oxidoreductase message levels are differentially regulated in parasitic and non-parasitic plants exposed to allelopathic quinines. *Plant J.*, 2001, **25**(4):375~387.
- [27] Smith C E, Dudley M W, Lynn D G. Vegetative/ parasitic transition: control and plasticity in *Striga* development. *Plant Physiol.*, 1990, **93**(1):208~215.
- [28] O'Malley R C, Lynn D G. Expansin message regulation in parasitic angiosperms: marking time in development. *Plant cell*, 2000, **12**(8):1455~1466.
- [29] Huang Q L, Russell P, Stone S H, *et al.* Zeta-crystallin, a novel lens protein from the guinea pig. *Curr. Rye. Res.*, 1987, **6**(3):725~732.
- [30] Li R B, Bianchet M A, Talalay P, *et al.* The three-dimensional structure of NAD(P)H:quinone reductase, a flavoprotein involved in cancer chemoprotection and chemotherapy-mechanism of the two-electron reduction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1995, **92**(9):8846~8850.
- [31] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 2000, **290**(5491):521~523.
- [32] SuGeer, Li Tianran, Yu yangzhu, *et al.* Studies on the inhibitors of the seed germination of parasitic plant-*Cynomorium songaricum* Rupr. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis NeiMonggol* (Natural Science), 1995, **26**(5):600~603.
- [33] Gao Yong. Prospects of developing chinese *Cynomorium* Rupr. in deserticulture. *Journal of Neimonggol Forestry College*, 1996, **18**(3):45~49.

参考文献:

- [9] 姚东瑞,郑晓明,黄建中,等. 寄生植物无根藤吸器发育过程中酸性磷酸酯酶与细胞分裂素变化的研究. *植物学报*, 1994, **36**(3):170~174.
- [22] 孔垂华,徐涛,胡飞. 胜红蓟化感物质间的相互作用的研究. *植物生态学报*, 1998, **22**(5):403~408.
- [32] 苏格尔,李天然,于彦珠,等. 寄生植物锁阳种子萌发抑制物质的研究. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 1995, **26**(5):600~603.
- [33] 高永. 寄生植物锁阳的开发利用前景. *内蒙古林学院学报*, 1996, **18**(3):45~49.