

胞间连丝——植物细胞间交流的纳米通道

段茜茜, 王冬梅*

河北农业大学生命科学学院, 河北省植物生理与分子病理学重点实验室, 河北保定071001

摘要: 有效的细胞间交流对单细胞生物和多细胞生物的生存至关重要。因为植物细胞被包裹在坚硬的细胞壁内, 细胞质内容物的直接胞间交流只能通过胞间连丝, 一种连接相邻细胞胞质的膜内衬纳米通道来实现。研究表明, 这种膜内衬胞间通道在动物中有与之相似的通道纳米管。它们都能促进各种形式的大分子的交流, 同时也使一些病原物利用这些通道从一个宿主细胞移动到另一个细胞。然而, 宿主免疫监督系统也已经进化出了多种策略去防止病原物对其利用。最近的一些研究表明, 胞间连丝在植物的先天免疫反应中扮演着重要角色, 通过此种监督机制把胞间连丝与免疫信号转导通路融为一体。本文主要讨论胞间连丝在细胞间物质交流过程中的调控机制。

关键词: 胞间连丝; 通道纳米管; 细胞间交流; 病原物; 免疫信号转导通路

Tangl (1880)在一个多世纪以前发现了植物细胞之间存在的连接, 通过常规显微镜, 他观察到了植物细胞间的通道, 并假设它们是用作胞间物质交流和运输的路径。基于现代电子显微镜成像技术的应用, 已经表明, 在细胞分裂末期, 当胞质分裂与细胞板形成时, 胞间连丝(plasmodesmata, PD)亦随之发生, 这种随细胞分裂而出现胞间连丝的过程称之为胞间连丝的初生形成或称作从头形成(*de novo*) (初生PD) (Hepler 1982)。此外, 在胞质分裂完成之后也可以形成次生PD, 胞间连丝的次生形成可能是在某种酶的作用下完成的, 它们可以横穿已有的细胞壁从头形成, 也可以由初生PD发生次生的(结构和功能上)的变化转变而来(胡忠等 2011)。

PD允许小分子如离子、激素、光合产物以及其他营养物质在质膜和内质网膜之间的胞质通道通过。高等植物中的PD运输能力是能够被调控的, 从而利于大分子物质如转录因子和RNAs的胞间运输(Lucas和Lee 2004; Lee和Cui 2009)。有趣的是, PD类似通道并不像人们长期以来认为的只对植物系统是独一无二的, 研究进展表明类似PD的膜内衬连接在动物体内同样存在, 被称为通道纳米管(tunneling nanotubes, TNTs) (Rustom等 2004), 并且TNTs和PD一样有着相似的大小和功能(Baluska等2004)。

尽管远在100多年前人们就发现了PD, 但PD的调控模式和作用机制仍然是一个活跃的研究领域。越来越多的蛋白质已经被定位在PD或者部分与PD相关。某些质膜定位类受体激酶(receptor-like kinase, RLK)和膜锚定蛋白也被发现与PD相关

(Brunkard等2013; Faulkner和Maule 2011)。研究发现, 一些特异性的PD相关蛋白参与防御信号的转导过程, 说明植物在抵御生物胁迫时, PD的调控是与特异性的细胞信号转导通路整合在一起的 (Sager和Lee 2014)。例如, PD定位蛋白PLASMODESMATA-LOCATED PROTEIN 5 (PDL5)在PD通透性的调节与水杨酸(salicylic acid, SA)信号通路之间起到分子连接的作用(Vlot等2009)。另外, 植物的基础抗性还需要其他信号转导通路的激活, 如NO (nitric oxide) (Baudouin和Hancock 2013)和H₂O₂ (Yoo和Huttenlocher 2009)信号通路。

过去几十年, 研究者们对植物病原菌侵染的研究取得了长足进展。当植物病毒从一个细胞传播到另一个细胞时, 病毒这种专性的寄生物只能使用宿主生物体去复制它们的基因组。病毒基因组/基因组编码产物和宿主细胞因子包括宿主转录的、翻译的以及大分子的转运机构之间发生密切的相互作用, 从而决定病毒侵染是否成功。对病毒侵染寄主植物的研究发现, 病毒首先依靠一些蛋白质通过PD完成局部细胞间的传播, 随后通过维管系统实现长距离运输。具有突破性的发现就是烟草花叶病毒(*tobacco mosaic virus*, TMV)编码的30 kDa的运动蛋白(movement protein, MP)是病毒完成胞间转运所必需的(Deom等1987), 且MP能够修饰PD的孔径大小(Wolf等1989)。随后, 运动蛋

收稿 2017-02-07 修定 2017-06-27

资助 国家自然科学基金(30971706和31471421)、河北省自然科学基金(C2008000321)和“973”计划前期研究专项(2014CB160318)。

* 通讯作者(E-mail: dongmeiwang63@126.com)。

白和其他的病毒蛋白被证明在许多病毒的细胞间传播以及长距离运输过程中起到十分重要的作用(Ding等1995; Rojas等1997), 表明病毒已经进化出利用植物细胞结构的功能。

生长素(auxin)是一种重要的植物激素, 它在植物生长发育的许多方面起作用。而PD对于维持其浓度梯度具有重要作用(Jackson 2015)。

本文主要讨论了PD与动物中TNTs的相似性、PD调控的策略以及涉及病毒发病机制的PD调控机理。

1 膜内衬细胞质连接

1.1 胞间连丝

胞间连丝是特定的细胞间通道, 在植物体中相邻细胞间建立了细胞质和内膜的连续性(Lucas等2009; Burch-Smith等2011)。高等植物中已经进化出一个复杂的PD结构(图1), 其中央包含一个连接相邻细胞内质网(endoplasmic reticulum, ER)的压缩膜质管, 即压缩内质网(apressed ER), 而质膜构成了PD的外围。Ding等(1992)通过对烟草叶片进行冰冻固定和冰冻置换处理, 利用高分辨率电

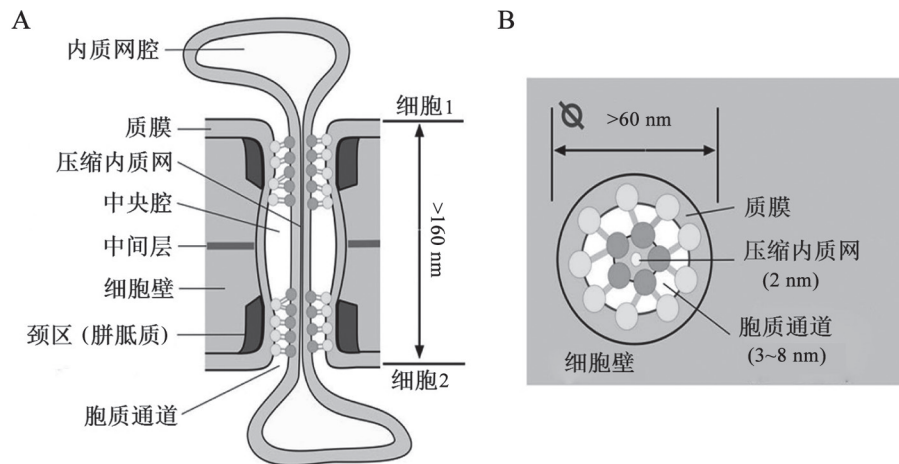


图1 胞间连丝模式图

Fig.1 The pattern diagram of plasmodesmata

A: 纵切; B: 横切。参考Kragler (2013)文献修改。

子显微镜观察了PD的超微结构, 发现一些球状蛋白存在于压缩内质网和质膜之间的通道中, 蛋白质颗粒的直径大约3 nm, 并假设颗粒之间可能由一种叫做“辐”(spoke)的丝状物连接起来, 从而将细胞质通道分割成8~10个微孔道, 微孔道的直径为2~3 nm, 物质可经过这些微孔道进行胞间转移。另外, 压缩内质网腔的直径似乎小于2 nm。在完全分化的植物细胞间, 许多PD聚集形成纹孔场(pit fields) (Faulkner等2008)。所以, 我们有理由认为, PD在相邻细胞间建立了一个共质体(连续细胞质基质)和膜质的三维立体网络(Kragler 2013)。

高等植物中的PD整体结构远比在绿色轮藻中发现的PD更为复杂(Lee等2011b)。例如, 在轮藻中, 纵切结果显示初生PD包含一个内部核心结构, 尽管细胞内有大量的ER, 但这些ER只在极少数情

况下才与PD相关; 横切结果显示核心结构可能通过“辐条状”的结构与质膜相连(Cook等1997)。一些真菌如地丝内孢霉(*Endomyces geotrichum*)产生的PD与高等植物PD的结构相似, 都有一个与内质网相连接的内部核心结构(Kirk和Sinclair 1966)。内孢霉除了产生隔膜(一种在真菌中更为典型的胞质管道), 还能形成PD。遗憾的是, 迄今除了对它们的超微结构特点有描述之外, 还没有进一步的关于PD在这种真菌中的研究进展。许多丝状蓝藻也能形成一种似乎比PD更为原始的胞质桥。

1.2 通道纳米管

存在于动物细胞间的连接最初是由Rustom等(2004)在大鼠的肾上腺髓质瘤培养细胞(PC12)中观察到的, 它们是50~200 nm宽的膜管, 被命名为通道纳米管(TNTs, 也称为膜纳米管)。TNTs是由

连接相邻细胞的高度动态的膜突起所形成的共质体通道。通道纳米管内包含由丝状肌动蛋白(F-肌动蛋白)形成的核心结构(Lee 2014), 这个F-肌动蛋白核心不但作为通过TNTs的胞质货物转运系统发挥作用, 在TNTs形成的初始阶段对于质膜的突起也起到十分重要的作用。

1.3 胞间连丝与通道纳米管的相似性

PD和TNTs有一些共同的特点。首先, PD直径的变化范围和TNTs差不多, 中央腔区域60~100 nm。PD和TNTs的长度是高度可变的, 其长度能够扩展到超过一个被连接细胞的直径(Kragler 2013)。

其次, PD和TNTs是分别存在于植物和动物体内的胞间共质体通道。在植物体中, 所有早期的不同细胞类型中的PD均已被观察到。在成熟的组织中, 通过对PD的修饰可能会导致细胞间的连接消失, 比如形成气孔的保卫细胞和表皮细胞之间的连接。在植物维管组织中, PD被高度修饰或降解分别构建韧皮部和木质部运输系统的特殊通道。而在动物细胞培养物中, TNTs已被报导能够在成纤维细胞、上皮细胞、免疫细胞(Davis和Sowinski 2008; Gerdes和Carvalho 2008)、初级神经元和星形胶质细胞(Wang和Gerdes 2012)间建立连接。Pyrgaki等(2010)利用免疫荧光标记并辅以激光共聚焦显微镜观察, 在小鼠角膜的树突状细胞间以及小鼠胚胎的非神经外胚层细胞间也看到了TNTs。

第三, TNTs与PD在运输机制上也具有某些相似性。如小的荧光示踪分子和绿色荧光蛋白(GFP)能够通过PD和TNTs移动到相邻的细胞; 病毒在宿主细胞间的运动也是通过PD和TNTs完成的(Sowinski等2008); 从表皮细胞到表皮毛细胞通过PD发生的单向运输现象同样在培养的大鼠肾细胞间也被观察到(Christensen等2009)。

综上所述, 我们推测一个缺乏细胞壁的植物细胞也可能会构建一个类似于动物组织里边的结构。事实上, 当拟南芥原生质体中加入病毒MP时, 从原生质体的表面能够形成许多突起的管状结构(Huang等2000)。尽管没有证据表明这些原生质体的小管是否能够连接细胞, 但却表明它们与TNTs极其相似。

2 大分子通过胞间连丝运输

PD为大家熟知的功能之一就是它们能够使

氨基酸和糖类等小分子营养物质进行胞间运输, 然而已有研究表明, 像RNA和蛋白质等大分子物质也能通过PD进行胞间转移(Lucas等2009; Haywood等2002; Tilsner等2011; Kaido等2011)。通过PD运动的蛋白通常被称为非细胞自主蛋白(non-cell-autonomous proteins, NCAPs)。已有证据表明, NCAPs通过与PD组分的相互作用来增加PD的通透性(Haywood等2002)。如图2-A所示, 当PD处于静息状态时, 只有小分子能够通过; 一般的PD扩张可能通过去除胼胝质或通过蛋白质与微通道扩张/SEL受体的结合而发生, 蛋白质通过PD扩散的能力将受其本身的物理尺寸和微通道扩增程度的控制; NCAPs的选择性运输涉及到NCAP伴侣复合体与PD对接复合体的结合, 通过它们之间的相互作用增大PD的通透性。在NCAP通过PD时, 自由扩散到PD微通道中的其他分子也可以进入相邻细胞的胞质中。当NCAP通过PD后使PD微通道又回到静息状态(Lucas等2009)。已经证明, PD孔径的增加使内源性RNA (包括mRNAs, 小RNA如miRNA和siRNA)、蛋白质(包括转录因子等)和病毒基因组等都能通过PD进行胞间转运(Ding等1995; Lucas和Gilbertson 1994; Kragler等2000), 它们在植物的生长、发育以及对环境的系统响应中发挥着重要作用。

3 胞间连丝子域上分布着不同的蛋白质

如图2-B所示, PD上有许多不同的蛋白质。尽管由于PD的纳米级尺寸对技术上要求很高, 但截至目前, 一些与PD有关的蛋白质, 包括病毒的和寄主本身的蛋白质, 已经被定位到PD的不同子域。例如, TMV的MP和拟南芥中表达的PDL5会在PD的中央腔(central cavity)区域积累(Lee等2011a); PDL1 (PD定位蛋白家族的另一位成员)和CRINKLY4 (一个玉米的类受体激酶)沿着PD外膜分布(Tian等2007)。PDL1以一种未知的机制对PD的通透性有负调控作用(Thomas等2008), CRINKLY4对PD的功能是否有影响尚未知道。胞间连丝-胼胝质结合蛋白(plasmodesmata callose binding proteins, PDCBs)的成员位于质膜外表面, 但是优先在PD颈区积累(Simpson等2009)。某些与PD相关的 β -1,3-葡聚糖酶(BGs)的成员, 如PdBGs也定位在PD的颈区(Benitez-Alfonso等2013)。PdBG2和PDCB1的超表达分别通过降解胼胝质促进PD通透性的增

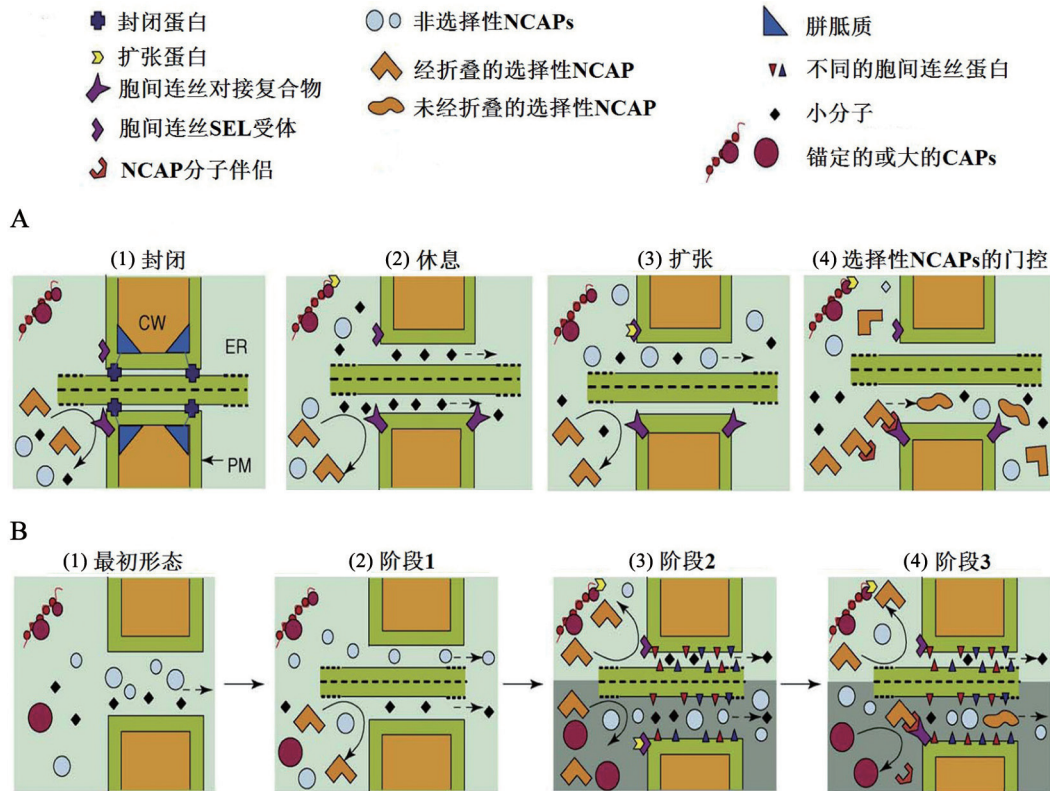


图2 胞间连丝是相邻细胞之间动态的桥梁

Fig.2 Plasmodesmata as dynamic bridges between neighboring cells

A: 胞间连丝的动态调控, CW: 细胞壁, ER: 内质网, PM: 质膜; B: 选择性NCAP通路的进化。参考Lucas等(2009)文献修改。

加和通过增加胼胝质的积累而降低PD的通透性(Simpson等2009; Benitez-Alfonso等2013)。不同的蛋白质在PD特定子域聚集的事实表明,胞间连丝的不同子域代表着PD功能上和结构上的不同。

值得注意的是,一些靶向同一子域的蛋白质并不一定在PD上共定位。Lee等(2011a)在拟南芥中共表达TMV MP-GFP和PDLP5-mRFP时发现,二者的信号并不完全重叠,似乎排除了彼此在同一PD中占据同一子域的可能。不同蛋白质在PD的同一子域中的相互排斥或竞争可能归因于它们相反的功能。例如, TMV MP和PDLP5的功能都是改变PD的通透性,但是TMV MP是增加PD的通透性,而PDLP5却是降低其通透性。PDLP5通过促进胼胝质的沉积诱导PD的关闭(Wang等2013), PDLP5的过表达中断了单独的TMV MP或整个TMV的细胞间转运(Lee等2011a)。然而, TMV MP是否也是通过调控PD上的胼胝质水平来影响PD的通透性尚未知道。

4 胞间连丝与防御信号转导通路的整合

4.1 胞间连丝可作为特异性受体介导的信号转导枢纽

某些质外体介导的非细胞自主信号转导元件,包括ARABIDOPSIS CRINKLY4 (ACR4)、CLAVATA1 (CLV1)、STRUBBELIG (SUB)/SCRAMBLED (SCM)和QUIRKY (QKY)被发现除了它们的质膜定位特征,还与PD相关。CLV1是一种富含亮氨酸重复(LRR)胞外域的一类受体激酶,在干细胞维持以及茎和根的分生组织中具有十分重要的作用。ACR4是另一种包含非LRR胞外域的一类受体激酶,控制着顶端干细胞增殖和根的分化(Stahl等2009)。CLV1和ACR4都在根尖分生组织中表达,并且两者在与CLV1结合的信号肽CLAVATA3/EMBRYO SURROUNDING REGION40 (CLE40)的控制下共同起作用(Stahl等2013)。通过在烟草叶表皮细胞中的异位表达,结合苯胺蓝染色和质膜染色发现, CLV1和ACR4均与PD相关。SUB/SCM是

一种包含非典型的LRR胞外域的一类受体激酶,在组织形态发生期间不同层间的细胞间交流中发挥作用,它可以调控器官形状如幼苗和花分生组织的形态以及拟南芥根毛的排列(Kwak和Schiefelbein 2006)。已经证明, SUB/SCM需要与膜蛋白QKY相互作用介导组织形态发生(Trehin等2013)。SUB/SCM和QKY曾经被定位在质膜上(Trehin等2013),然而,免疫金标记结果显示, QKY和SUB/SCM都与PD相关,它们在PD颈区和PD外膜均有分布(Vaddepalli等2014)。

受体信号在PD上的富集可能是因为PD可以作为一个信号转导的枢纽(Elodiev等2003)。另外, PD定位的受体信号可能会导致PD结构的修饰(Elodiev等2003),这可能是以一种非特异性的方式进行的。通过改变PD的通透性,进而影响其他分子的运动,包括激素(如生长素)以及蛋白质或RNA信号的运动。除此之外,对PD通透性的调控也可能以一种特异性的方式进行(例如只允许特异性的蛋白质或RNAs通过PD进行转运)(Stahl和Simon 2013)。这种调控类型的典例就是Lee等(2005)发现的可移动蛋白,即病毒运动蛋白MP的胞间运动似乎受到PD定位激酶的调控。就ACR4/CLV1定位在PD而言,一种可能性就是它们调控WUSCHEL(WUS)转录因子的胞间运动。事实上, WUS蛋白已经被发现可以通过PD进行转运,并且对茎和根顶端分生区干细胞的维持、侧生器官的发育、花器官的形成和胚发育等都有十分重要的作用(Daum等2014)。

研究受体在PD的定位具有十分重要的意义。例如,替换跨膜结构域可以将受体重新定位于整个质膜,而不是在PD中富集。所以很有必要来确定ACR4或SUB/SCM在PD上是否活跃,如果是,这些RLKs在PD上的积累如何影响细胞间的信号传播。PD上有丰富受体的发现揭示了关于它们的功能和潜在目标的许多新问题有待研究和探索。

4.2 防御信号转导通路与PD通透性调节

4.2.1 水杨酸信号转导通路

最近的一些研究报道了各种细胞信号转导通路是怎样与PD通透性的调节联系起来的,尤其是在植物抵御生物胁迫期间。如图3所示,病原菌侵染植物后,通过ENHANCED DISEASE SUSCEPTI-

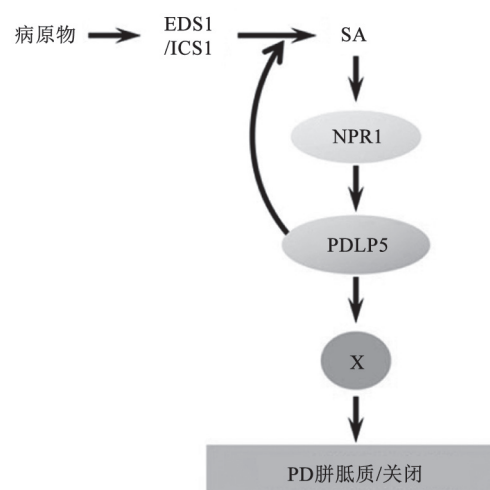


图3 *PDLP5*介导的胞间连丝调节与水杨酸防御信号通路的整合模式图

Fig.3 An illustrated model demonstrating the crosstalk between *PDLP5*-mediated PD regulation and SA defense signaling
参考Wang等(2013)文献修改。

*BIL-ITY1 (EDS1)*上调SA生物合成酶基因*ISOCHORISMATE SYNTHASE1 (ICS1)*的表达(Vlot等2009),导致SA浓度升高,胞内SA的积累激活了下游主调控者*NONEXPRESSOR OF PRI (NPR1)*, NPR1将转录程序由正常生长发育模式转换到防御模式(Fu和Dong 2013)。利用荧光染料示踪试验发现,病原菌的侵染降低了整个拟南芥叶片中PD的通透性(Lee等2011a; Cui等2015);对拟南芥外施SA后几个小时也会导致PD的关闭(Wang等2013)。Lee等(2011a)通过对胞间连丝定位蛋白PDLP5的研究首次揭示了SA信号转导通路与PD之间的联系,认为PD的关闭是植物的基础抗性所需要。SA介导的*EDS1/ICS1/NPR1*-信号通路上调PDLP5的表达,随着PDLP5蛋白在PD上的积累,PD上胼胝质的合成逐渐增多,导致PD的通透性降低(图3)。另外, PDLP5在PD的积累反馈促进了SA的合成,进一步增强了对PD通透性的限制(Lee等2011a)。然而,当*pdlp5-1*突变体植株遭受病原菌侵染或被喷施外源SA后,PD没有表现出明显的闭合,胼胝质的产生量也显著降低(Wang等2013)。尽管PDLP5的表达在SA通路中是可诱导的,但是在正常生长即无生物胁迫的条件下仍是一个非常低的可检测的表达水平,这种低表达对于维持基本的PD通透性和PD

胼胝质的沉积是必不可少的。在Lee (2014)对PDL5的作用机制进行深入研究时,发现了2种新型的胼胝质合酶异构体在PDL5的下游直接起作用,表明PDL5能够激活这些胼胝质合酶,使胼胝质在PD上的沉积从而限制了病原菌通过PD的运输。

4.2.2 NO和H₂O₂信号通路

NO参与植物对许多环境胁迫因子的应答,特别是在植物-病原物互作方面已积累了大量数据。Li等(2012)以大豆与大豆花叶病毒(*soybean mosaic virus*, SMV)为互作体系,通过苯胺蓝染色及免疫金标记等方法,证明胼胝质在PD上沉积是大豆抵抗SMV感染的关键因素。Kartusch和Weidinger (2006)通过外源注射NO供体硝普钠(sodium nitroprusside, SNP),发现其诱导了洋葱表皮细胞壁上胼胝质的产生。在番茄抵御辣椒炭疽病菌(*Colletotrichum coccodes*)侵染过程中,通过使用NO清除剂c-PTIO,发现胼胝质的沉积量减少(Wang和Higgins 2006)。本实验室长期从事大豆抗SMV感染机制的研究,发现不亲和组合在接种后2 h就产生了较弱的NO荧光,且随接种时间的延长其NO荧光逐渐增强;而亲和组合中只在接种后早期(2~24 h)观察到极微弱的NO荧光,之后各时间点(48~168 h)均未能观察到NO荧光。如果给大豆叶片预注射c-PTIO,发现不亲和组合中胼胝质的产生量明显减少,初步证明NO作为信号分子参与大豆抗SMV感染的胼胝质沉积过程(肖东强2014)。这些结果都表明NO信号通路参与调控PD的通透性。

另外, H₂O₂作为重要的信号分子也参与调控植物的生长、发育以及对各种生物、非生物胁迫的响应(Desikan等1998; 龙书生等2009)。Keppler和Baker (1989)发现,通过向烟草细胞悬浮液中加入丁香假单胞菌菌液,发现细胞会产生大量的H₂O₂,抑制了细菌数目的增加。在番茄与番茄叶霉菌(*Cladosporium fulvum*)互作体系中,通过加入过氧化氢酶(catalase, CAT)催化H₂O₂分解后,胼胝质的产生量明显减少(Borden和Higgins 2002)。本实验室李福宽同样以大豆与SMV为互作体系,通过DAB染色发现不亲和组合的H₂O₂产生量要显著多于亲和组合,预注射H₂O₂清除剂咪唑后,不亲和组合中胼胝质的产生量也显著降低,证明H₂O₂信号同样与胼胝质在PD上的沉积有关(李福宽2016)。

有研究证明, NO能够正调控H₂O₂介导的植物

抗病原菌侵染过程(Wang和Higgins 2006)。李福宽(2016)以大豆与SMV为互作体系,通过药理学试验初步推断NO信号在H₂O₂的上游。至于NO和H₂O₂信号通路调节胼胝质在PD上积累的分子机制有待深入研究。

5 植物病毒通过胞间连丝的细胞间运动

5.1 植物病毒的运动蛋白

大部分植物病毒是以核糖核蛋白复合物(RNP)的形式通过PD进行细胞间传播,以实现局部侵染,再通过韧皮部维管系统实现长距离运输(Benitez-Alfonso等2010)。为了实现病毒基因组从受侵染细胞到邻近细胞的成功转移,病毒编码一种或多种与病毒RNA结合的蛋白质如运动蛋白(MPs),这些蛋白通过增加PD的通透性促进病毒基因组通过PD (Lucas等2009; Roberts等2001)。先前的研究已经表明,用显微注射的方法向植物细胞中注入病毒MPs后,如黄瓜花叶病毒(*cucumber mosaic virus*, CMV) MP, PD的通透性被大大增加(Vaquero等1994)。

尽管所有的植物病毒都编码MPs,但是各种MPs之间的序列相似性很低,只有一个共同的保守基序(LXDX50-70G) (Hyun等2011)。但是,MPs的数量以及它们与每一个特异性的宿主因子相互作用的方式依据病毒种类而异(Waigmann等2004; Scholthof 2005)。MPs至少使用两种不同的运动方式进行胞间转运,无管引导和有管引导的运动。它们之间的主要区别是MPs能否介导管状结构的形成,以对PD进行修饰。常见的能够形成管状结构的病毒有单链(ss) RNA病毒如

5.2 植物病毒运动蛋白与其在细胞间运动中的合作者

5.2.1 微管

大量研究已经证明微管(microtubule, MT)能够与TMV MP相互作用, 并且与ER一起, 在病毒运动中起到十分重要的作用(Heinlein等1998; Mas和Beachy 1999, 2000; Boyko等2000)。烟草花叶病毒属MPs具有一个保守的序列基序, 与微管蛋白中介导MT原丝之间横向联系的区域具有相似性, 因此, MPs可模拟微管蛋白组装表面以通过由MT聚合而驱动的动态过程来推动病毒RNA的运输(Boyko等2000)。当TMV MP上这一保守基序发生点突变后, 表现出病毒在细胞间的传播减少, 并且突变的MP不再与MT相互作用(Boyko等2000), 说明MT在病毒的胞间运动中发挥重要作用。

然而, 有研究表明MT可能参与MP的降解, 而不是病毒的细胞间转运。Kawakami等(2004)证明, TMV的复制复合物在胞内和胞间的快速运动并没有受到MT抑制剂的影响。Lucas (2006)推测, MT不太可能直接参与将病毒RNP复合物传送到PD的过程, 其可能的作用是从内质网移除多余的MP。

5.2.2 微丝

一系列研究已经证明微丝(microfilament, MF)可能参与植物病毒通过PD的运动。Dong等(2011)证明, 肌动蛋白和肌球蛋白是PD的组分, 它们具有调节PD孔径的作用。Liu等(2005)的研究表明, TMV126-kD的蛋白是病毒复制复合物的成分, 通过在烟草中共表达126:GFP和MF:DsRed2发现, 这种蛋白能够沿着MF转运。与上述方法相似, 共定位试验证明花椰菜花叶病毒(*cauliflower mosaic virus*, CaMV)蛋白质P6能够形成沿着MF运动的细胞质包含体, 这些包含体含有病毒粒子(Harries等2009a)。另外, 植物病毒MP同样与MF相关。免疫印迹试验已经证明CMV MP能够在体外直接结合肌动蛋白(Su等2010)。肌动蛋白丝对病毒蛋白到PD的靶向性运动是很重要的, 因此影响病毒的运动。TMV MP到PD的靶向性运动还需要借助肌动蛋白-内质网网络。

目前, 关于MF骨架在病毒的胞内和胞间运动中的作用还说法不一。Su等(2010)的研究表明, CMV MP可能通过切断肌动蛋白丝来增加烟草中PD的通透性, MP的这种能力被肌动蛋白丝稳定剂

鬼笔环肽处理所抑制, 而不受微丝解聚素A处理的影响。Hofmann等(2009)的工作也表明, TMV的细胞间运动在缺少一个完整的肌动蛋白骨架的情况下能够持续进行。而Harries等(2009b)则认为植物病毒为维持持续的细胞间运动对肌动蛋白有不同的需求, 如TMV、马铃薯X病毒(*potato virus X*, PVX)在进行细胞间运动时依赖完整的MF结构; 而与TMV来自同一属的芜菁脉明病毒(*turnip vein-clearing virus*, TVCV)则不需要完整的MF骨架。因此, MF骨架作用于病毒在细胞间转运的机制仍然存在争议, 成为人们研究的热点。

5.2.3 果胶甲基酯酶

另一个证明胞间连丝介导TMV MP细胞间传播的证据来自于对TMV MP与宿主PMEs相互作用的研究, PME通常被定位在PD周围的壁上(Chen等2000)。缺失突变体试验表明, 在MP上缺失一个与PME结合的结构域, 降低了MP介导的病毒侵染传播的能力, 证明MP-PME的特异性结合在TMV的细胞间运输中具有十分重要的作用(Chen等2000)。另外, PME在系统传播中同样扮演着重要的角色, 比起野生型植株, 突变体植株表现出更低水平的PME表达, TMV的系统传播被显著延迟(Chen等2000)。其他植物病毒如TVCV和CaMV的MPs同样表现出与PMEs的相互作用。

5.3 植物病毒的外壳蛋白

自从Abel等(1986)将病毒外壳蛋白(coat protein, CP)基因在烟草中表达使转基因烟草获得一定程度的抗TMV侵染的特性以来, 大量的病毒基因及其片段都被证明可以诱导植物对其产生抗性。Beachy等(1990)首先将病毒CP进行克隆和重组, 然后将重组的CP基因转入植物细胞内, 从而使转基因植物获得了抗病毒的能力。病毒CP在复制、病毒颗粒组装以及病毒的细胞间传播和长距离运输中起到十分重要的作用, 因此, 在病毒侵染的过程中CP是很关键的(Santa Cruz等1998)。Verchot-Lubicz等(2007)证明, 马铃薯X病毒属的CP为病毒胞间运输所需要。此外, CP同样也为葡萄扇叶病毒(*grapevine fanleaf virus*, GELV)的运动所需要(Belin等1999)。

6 胞间连丝调控对生长素浓度梯度的影响

最近的一项研究表明, PD通透性的调节对维持组织生长素梯度很重要(Jackson 2015)。人们已

经知道胼胝质在PD上积累的多与少对PD的通透性有动态调控作用。为了搞清楚哪些胼胝质合酶参与此调控过程, Han等(2014)筛选了12个拟南芥胼胝质合酶同源物的突变体用于胼胝质在PD上沉积的研究, 发现只有其中的一种, 即葡聚糖合酶类似物8/胼胝质合酶10 (*gsl8/calS10*)突变体表现出PD胼胝质的显著减少。在*gsl8* RNAi幼苗中表现出下胚轴生长素缺陷的表型, 表现出向光性的减弱。经进一步研究表明, 为了建立或维持生长素梯度, 植物需要通过使用胼胝质来限制PD通道的通透性(Jackson 2015)。

那么这个过程是如何进行的呢? 如图4所示, ARF7是一种生长素反应因子, *GSL8*启动子包含一个ARF7结合位点。染色质免疫共沉淀分析表明, ARF7能够结合到*GSL8*启动子上。在下胚轴背光面, 用生长素/ARF7处理导致*GSL8*的上调表达, 即使有翻译抑制剂放线菌酮(cycloheximide)的存在, 这一结果表明*GSL8*可能是拟南芥对生长素刺激应答反应的直接转录目标。*GSL8*的高表达使得胼胝质的合成加快, 增加了PD上胼胝质的沉积, 从而降低PD的通透性, 使生长素通过PD的运输量大大减少, 而在背光面大量积累, 以维持向光性生长所需的生长素梯度。

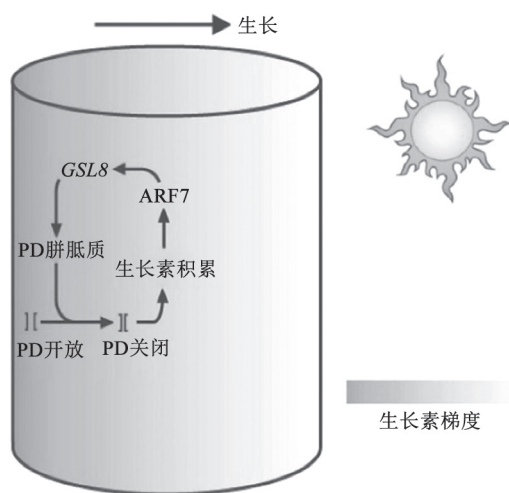


图4 胞间连丝的胼胝质沉积对生长素诱导的向光性生长的影响

Fig.4 Impact of plasmodesma (PD) callose on auxin-induced phototropism

参考Jackson (2015)文献修改。

7 结语

随着研究的不断深入, 人们发现动物中也进化出了膜内衬胞质通道-TNTs, 它们与植物PD有着相似的大小和功能, 但仍需更多研究去证明植物PD运输通道与动物细胞TNTs的具体作用机制。

受体信号在PD的富集, 说明PD可能是一个重要的细胞间信号转导的枢纽。植物学家们也逐渐意识到PD与免疫信号转导通路的紧密联系, 除了SA、NO、H₂O₂信号通路, 更多与PD有关的信号转导通路有待我们去发现。

尽管有研究证明, PD上存在MF, MP可能通过与MF相互作用实现不同植物病毒的胞间转运, 然而MF对PD通透性的作用机制仍然存在争议, 这就需要广泛深入地开展研究, 以阐明病毒蛋白与胞间连丝的作用机制。我们有理由相信, 随着生化技术的不断提高和分子生物学技术的广泛应用, 有关胞间连丝结构的组成及其通透性调控的分子机制研究定会取得长足进展。

参考文献

- Abel PP, Nelson RS, De B, Hoffmann N, Rogers SG, Fraley RT, Beachy RN (1986). Delay of disease development in transgenic plants that express the tobacco mosaic virus coat protein gene. *Science*, 232: 738–743
- Baluska F, Hlavacka A, Volkmann D, Menzel D (2004). Getting connected: actin-based cell-to-cell channels in plants and animals. *Trends Cell Biol*, 14: 404–408
- Baudouin E, Hancock JT (2013). Nitric oxide signaling in plants. *Vitam Horm*, 4: 553
- Beachy RN, Loesch-fries S, Tumer NE (1990). Coat protein-mediated resistance against virus infection. *Annu Rev Phytopathol*, 28: 451–472
- Belin C, Schmitt C, Gaire F, Walter B, Demangeat G, Pinck L (1999). The nine C-terminal residues of the grapevine fanleaf nepovirus movement protein are critical for systemic virus spread. *J Gen Virol*, 80: 1347–1356
- Benitez-Alfonso Y, Faulkner C, Pendle A, Miyashima S, Helariutta Y, Maule A (2013). Symplastic intercellular connectivity regulates lateral root patterning. *Dev Cell*, 26: 136–147
- Benitez-Alfonso Y, Faulkner C, Ritzenthaler C, Maule AJ (2010). Plasmodesmata: gateways to local and systemic virus infection. *Mol Plant-Microbe Interact*, 23: 1403–1412
- Borden S, Higgins VJ (2002). Hydrogen peroxide plays a critical role in the defence response of tomato to *Cladosporium fulvum*. *Physiol Mol Plant Pathol*, 61: 227–236
- Boyko V, Ferralli J, Ashby J, Schellenbaum P, Heinlein M (2000). Function of microtubules in intercellular transport of plant virus RNA. *Nat. Cell Biol*, 2: 826–832

- Brunkard JO, Runkel AM, Zambryski PC (2013). Plasmodesmata dynamics are coordinated by intracellular signaling pathways. *Curr Opin Plant Biol*, 16: 614–620
- Burch-Smith TM, Stonebloom S, Xu M, Zambryski PC (2011). Plasmodesmata during development: reexamination of the importance of primary, secondary, and branched plasmodesmata structure versus function. *Protoplasma*, 248: 61–74
- Chen MH, Sheng J, Hind G, Handa AK, Citovsky V (2000). Interaction between the tobacco mosaic virus movement protein and host cell pectin methylsterases is required for viral cell-to-cell movement. *EMBO J*, 19: 913–920
- Cheng CP, Tzafrir I, Lockhart BEL, Olszewski NE (1998). Tubules containing virions are present in plant tissues infected with *Commelina* yellow mottle badnavirus. *J Gene Virol*, 79: 925–929
- Christensen NM, Faulkner C, Oparka K (2009). Evidence for unidirectional flow through plasmodesmata. *Plant Physiol*, 150: 96–104
- Cook ME, Graham LE, Botha CEJ, Lavin CA (1997). Comparative ultrastructure of plasmodesmata of chara and selected bryophytes: toward an elucidation of the evolutionary origin of plant plasmodesmata. *Am J Bot*, 84: 1169–1178
- Cui W, Wang X, Lee JY: Drop-And-See (2015). A simple, real-time, and noninvasive technique for assaying plasmodesmal permeability. *Methods Mol Biol*, 1217: 149–156
- Daum G, Medzihradsky A, Suzuki T, Lohmann JU (2014). A mechanistic framework for non-cell autonomous stem cell induction in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 14619–14624
- Davis DM, Sowinski S (2008). Membrane nanotubes: dynamic long-distance connections between animal cells. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 9: 431–436
- Deom CM, Oliver MJ, Beachy RN (1987). The 30-kilodalton gene product of tobacco mosaic virus potentiates virus movement. *Science*, 237: 389–394
- Desikan R, Reynolds A, Hancock JT, Neill SJ (1998). Harpin and hydrogen peroxide both initiate programmed cell death but have differential effects on defense gene expression in *Arabidopsis* suspension cultures. *J Biochem*, 330: 115–120
- Ding B, Li Q, Nguyen L, Palukaitis P, Lucas WJ (1995). Cucumber mosaic virus 3a protein potentiates cell-to-cell trafficking of CMV RNA in tobacco plants. *Virology*, 207: 345–353
- Ding B, Turgeon R, Parthasarathy MV (1992). Substructure of freeze-substituted plasmodesmata. *Protoplasma*, 169: 28–41
- Dong Y, Liu N, Liu G, Li WL, Yan AH, Wang DM (2011). Actin and myosin co-localize in plasmodesmata and ectodesmata-like structure. *Agric Sci China*, 10: 845–849
- Elodiev V, Federica Z, Massimo D (2003). Nitric oxide signalling in plants. *Comp Biochem Physiol Part A Mol Int Physiol*, 159: 11–35
- Faulkner C, Akman OE, Bell K, Jeffree C, Oparka K (2008). Peeking into pit fields: a multiple twinning model of secondary plasmodesmata formation in tobacco. *Plant Cell*, 20: 1504–1518
- Faulkner C, Maule A (2011). Opportunities and successes in the search for plasmodesmal proteins. *Protoplasma*, 248: 27–38
- Fu ZQ, Dong X (2013). Systemic acquired resistance: turning local infection into global defense. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 839–863
- Gerdes HH, Carvalho RN (2008). Intercellular transfer mediated by tunneling nanotubes. *Curr Opin Cell Biol*, 20: 470–475
- Han X, Hyun TK, Zhang M, Kumar R, Koh E, Kang B, Lucas WJ, Kim J (2014). Auxin-callose-mediated plasmodesmal gating is essential for tropic auxin gradient formation and signaling. *Develop Cell*, 28: 132–146
- Harries PA, Palanichelvam K, Yu W, Schoelz JE, Nelson RS (2009a). The Cauliflower mosaic virus protein p6 forms motile inclusions that traffic along actin microfilaments and stabilize microtubules. *Plant Physiol*, 149: 1005–1016
- Harries PA, Park JW, Sasaki N, Ballard KD, Maule AJ, Nelson RS (2009b). Differing requirements for actin and myosin by plant viruses for sustained intercellular movement. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 17594–17599
- Haywood V, Kragler F, Lucas WJ (2002). Plasmodesmata: pathways for protein and ribonucleoprotein signaling. *Plant Cell*, 14 (Suppl): S303–S325
- Heinlein M, Padgett HS, Gens JS, Pickard BG, Casper SJ, Epel BL, Beachy RN (1998). Changing patterns of localization of the Tobacco mosaic virus movement protein and replicase to the endoplasmic reticulum and microtubules during infection. *Plant Cell*, 10: 1107–1120
- Hepler PK (1982). Endoplasmic reticulum in the formation of the cell plate and plasmodesmata. *Protoplasma*, 111: 121–133
- Hofmann C, Niehl A, Sambade A, Steinmetz A, Heinlein M (2009). Inhibition of tobacco mosaic virus movement by expression of an actin-binding protein. *Plant Physiol*, 149: 1810–1823
- Hu Z, Guo GQ, Zheng GC (2001). Research advance of secondary plasmodesmata in higher plants. *Chin J Cell Biol*, 23 (3): 125–130 (in Chinese) [胡忠, 郭光沁, 郑国辑(2001). 高等植物次生胞间连丝的研究进展. *中国细胞生物学学报*, 23 (3): 125–130]
- Huang Z, Han Y, Howell SH (2000). Formation of surface tubules and fluorescent foci in *Arabidopsis thaliana* protoplasts expressing a fusion between the green fluorescent protein and the cauliflower mosaic virus movement protein. *Virology*, 271: 58–64
- Hyun TK, Uddin MN, Rim Y, Kim JY (2011). Cell-to-cell trafficking of RNA and RNA silencing through plasmodesmata. *Protoplasma*, 248: 101–116
- Jackson D (2015). Plasmodesmata spread their influence. *F1000Prime Rep*, 7: 25
- Kaido M, Funatsu N, Tsuno Y, Mise K, Okuno T (2011). Viral cell-to-cell movement requires formation of cortical punctate structures containing *Red clover necrotic mosaic virus* movement protein. *Virology*, 413: 205–215
- Kartusch R, Weidinger M (2006). Brefeldin A, copper and nitric oxide induce callose formation on cell walls in *Allium cepa* epidermis cells. *International Microscopy Conference, IMC*
- Kasteel DTJ, Perbal MC, Boyer JC, Wellink J, Goldbach RW, Maule AJ, van Lent JWM (1996). The movement proteins of cowpea mosaic virus and cauliflower mosaic virus induce tubular structures in plant and insect cells. *J Gen Virol*, 77: 2857–2864
- Kawakami S, Watanabe Y, Beachy RN (2004). Tobacco mosaic virus

- infection spreads cell to cell as intact replication complexes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 6291–6296
- Keppeler LD, Baker CJ (1989). O₂⁻-initiated lipid peroxidation in a bacteria-induced hypersensitive reaction in tobacco cell suspensions. *Phytopathology*, 79: 555–562
- Kirk BT, Sinclair JB (1966). Plasmodesmata between hyphal cells of *Geotrichum candidum*. *Science*, 153: 1646
- Kragler F (2013). Plasmodesmata: intercellular tunnels facilitating transport of macromolecules in plants. *Cell Tissue Res*, 352: 49–58
- Kragler F, Monzer J, Xoconostle-Cazares B, Lucas WJ (2000). Peptide antagonists of the plasmodesmal macromolecular trafficking pathway. *EMBO J*, 19: 2856–2868
- Kwak SH, Schiefelbein J (2006). The role of the SCRAMBLED receptor-like kinase in patterning the *Arabidopsis* root epidermis. *Dev Biol*, 302: 118–131
- Lee J, Taoka K, Yoo B, Ben-Nissan G, Kim D, Lucas WJ (2005). Plasmodesmal-associated protein kinase in tobacco and *Arabidopsis* recognizes a subset of non-cell-autonomous proteins. *Plant Cell*, 17: 2817–2831
- Lee JY (2014). New and old roles of plasmodesmata in immunity and parallels to tunneling nanotubes. *Plant Sci*, 221–222: 13–20
- Lee JY, Cho SK, Sager R (2011b). Plasmodesmata and Non-Cell-Autonomous Signaling in Plants. In: Murphy AS (ed). *The Plant Plasma Membrane*. Springer-Verlag, 87–107
- Lee JY, Cui WE (2009). Non-cell autonomous RNA trafficking and long-distance signaling. *J Plant Biol*, 52: 10–18
- Lee JY, Wang X, Cui W, Sager R, Modla S, Czymmek K, Zybaliyov B, van Wijk K, Zhang C, Lu H, et al (2011a). A plasmodesma—localized protein mediates crosstalk between cell-to-cell communication and innate immunity in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23: 3353–3373
- Li FK (2016). Spatio-temporal change characteristics and function research of H₂O₂ during the interaction between soybean and SMV [Master's thesis]. Baoding: Hebei Agricultural University (in Chinese with English abstract) [李福宽(2016). 大豆抵抗SMV 感染过程中H₂O₂的时空变化特征及功能研究(硕士论文). 保定: 河北农业大学]
- Li WL, Zhao YS, Liu CJ, Yao GB, Wu SS, Hou CY, Zhang MC, Wang DM (2012). Callose deposition at plasmodesmata is a critical factor in restricting the cell-to-cell movement of *Soybean mosaic virus*. *Plant Cell Rep*, 31: 905–916
- Liu JZ, Blancaflor EB, Nelson RS (2005). The tobacco mosaic virus 126-kilodalton protein, a constituent of the virus replication complex, alone or within the complex aligns with and traffics along microfilaments. *Plant Physiol*, 138: 1853–1865
- Long SS, Cao YL, Li YL, Kang ZS (2009). Metabolism of reactive oxygen species in the process of hypersensitive response of wheat to stripe rust. *J Northwest A&F Univ (Nat Sci Ed)*, 37 (11): 125–130 (in Chinese with English abstract) [龙书生, 曹远林, 李亚玲, 康振生(2009). 小麦抗条锈病过敏性坏死反应中的活性氧代谢. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 37 (11): 125–130]
- Lucas WJ (2006). Plant viral movement proteins: agents for cell-to-cell trafficking of viral genomes. *Virology*, 344: 169–184
- Lucas WJ, Gilbertson RL (1994). Plasmodesmata in relation to viral movement within leaf tissue. *Annu Rev Phytopathol*, 32: 387–411
- Lucas WJ, Ham BK, Kim JY (2009). Plasmodesmata-bridging the gap between neighboring plant cells. *Trends Cell Biol*, 19: 495–503
- Lucas WJ, Lee JY (2004). Plasmodesmata as a supracellular control network in plants. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 5: 712–726
- Mas P, Beachy RN (1999). Replication of tobacco mosaic virus on endoplasmic reticulum and role of the cytoskeleton and virus movement protein in intercellular distribution of viral RNA. *J Cell Biol*, 147: 945–958
- Mas P, Beachy RN (2000). Role of microtubules in the intracellular distribution of tobacco mosaic virus movement protein. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 12345–12349
- Niehl A, Heinlein M (2011). Cellular pathways for viral transport through plasmodesmata. *Protoplasma*, 248: 75–99
- Perbal MC, Thomas CL, Maule AJ (1993). Cauliflower mosaic virus gene I product (P1) forms tubular structures which extend from the surface of infected protoplasts. *Virology*, 195: 281–285
- Pyrgaki C, Trainor P, Hadjantonakis AK, Niswander L (2010). Dynamic imaging of mammalian neural tube closure. *Dev Biol*, 344: 941–947
- Roberts IM, Boevink P, Roberts AG, Sauer N, Reichel C, Oparka KJ (2001). Dynamic changes in the frequency and architecture of plasmodesmata during the sink-source transition in tobacco leaves. *Protoplasma*, 218: 31–44
- Rojas MR, Zerbini FM, Allison RF, Gilbertson RL, Lucas WJ (1997). Capsid protein and helper component proteinase function as potyvirus cell-to-cell movement proteins. *Virology*, 237: 283–295
- Rustom A, Saffrich R, Markovic I, Walther P, Gerdes HH (2004). Nanotubular highways for intercellular organelle transport. *Science*, 303: 1007–1010
- Sager R, Lee JY (2014). Plasmodesmata in integrated cell signaling: new insights from development and environmental signals and stresses. *J Exp Bot*, 65: 6337–6358
- Santa Cruz S, Roberts AG, Prior DA, Chapman S, Oparka KJ (1998). Cell-to-cell and phloem-mediated transport of potato virus X: the role of virions. *Plant Cell*, 10: 495–510
- Scholthof HB (2005). Plant virus transport: motions of functional equivalence. *Trends Plant Sci*, 10: 376–382
- Simpson C, Thomas C, Findlay K, Bayer E, Maule AJ (2009). An *Arabidopsis* GPI-anchor plasmodesmal neck protein with callose binding activity and potential to regulate cell-to-cell trafficking. *Plant Cell*, 21: 581–594
- Sowinski S, Jolly C, Berninghausen O, Purbhoo MA, Chauveau A, Köhler K, Oddos S, Eissmann P, Brodsky FM, Hopkins C, et al (2008). Membrane nanotubes physically connect T cells over long distances presenting a novel route for HIV-1 transmission. *Nature Cell Biol*, 10: 211–219
- Stahl Y, Grabowski S, Bleckmann A, Kuhnemuth R, Weidtkamp-Peters S, Pinto KG, Kirschner GK, Schmid JB, Wink RH, Hulsewede A, et al (2013). Moderation of *Arabidopsis* root stemness by CLAVATA1 and ARABIDOPSIS CRINKLY4 receptor kinase complexes. *Curr Biol*, 23: 362–371

- Stahl Y, Simon R (2013). Gated communities: apoplastic and symplastic signals converge at plasmodesmata to control cell fates. *J Exp Bot*, 64: 5237–5241
- Stahl Y, Wink RH, Ingram GC, Simon R (2009). A signaling module controlling the stem cell niche in *Arabidopsis* root meristems. *Curr Biol*, 19: 909–914
- Storms MMH, Kormelink R, Peters D, van Lent JWM, Goldbach RW (1995). The nonstructural NSm protein of tomato spotted wilt virus induces tubular structures in plant and insect cells. *Virology*, 214: 485–493
- Su S, Liu Z, Chen C, Zhang Y, Wang X, Zhu L, Miao L, Wang XC, Yuan M (2010). *Cucumber mosaic virus* movement protein severs actin filaments to increase the plasmodesmal size exclusion limit in tobacco. *Plant Cell*, 22: 1373–1387
- Tangl E (1880). Ueber offene communicationen zwischen den zellen des endosperms einiger samen. *Jb Wiss Bot*, 12: 170–190
- Thomas CL, Bayer EM, Ritzenthaler C, Fernandez-Calvino L, Maule AJ (2008). Specific targeting of a plasmodesmal protein affecting cell-to-cell communication. *PLoS Biol*, 6: e7
- Tian Q, Olsen L, Sun B, Lid SE, Brown RC, Lemmon BE, Fosnes K, Gruis DF, Opsahl-Sorteberg HG, Otegui MS, et al (2007). Subcellular localization and functional domain studies of DEFECTIVE KERNEL1 in maize and *Arabidopsis* suggest a model for aleurone cell fate specification involving CRINKLY4 and SUPERNUMERARY ALEURONE LAYER1. *Plant Cell*, 19: 3127–3145
- Tilsner J, Amari K, Torrance L (2011). Plasmodesmata viewed as specialised membrane adhesion sites. *Protoplasma*, 248: 39–60
- Trehin C, Schrempp S, Chauvet A, Berne-Dedieu A, Thierry AM, Faure JE, Negrutiu I, Morel P (2013). *QUIRKY* interacts with *STRUBBELIG* and *PAL OF QUIRKY* to regulate cell growth anisotropy during *Arabidopsis* gynoecium development. *Development*, 140: 4807–4817
- Vaddepalli P, Herrmann A, Fulton L, Oelschner M, Hillmer S, Stratil TF, Fastner A, Hammes UZ, Ott T, Robinson DG, et al (2014). The C2-domain protein *QUIRKY* and the receptor-like kinase *STRUBBELIG* localize to plasmodesmata and mediate tissue morphogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 141: 4139–4148
- van Lent J, Storms M, van der Meer F, Wellink J, Goldbach R (1991). Tubular structures involved in movement of cowpea mosaic virus are also formed in infected cowpea protoplasts. *J Gen Virol*, 72: 2615–2623
- Vaquero C, Turner AP, Demangeat G, Sanz A, Serra MT, Roberts K, Garcia-Luque I (1994). The 3a movement protein from cucumber mosaic virus increases the gating capacity of plasmodesmata in transgenic tobacco plants. *J Gen Virol*, 75: 3193–3197
- Verchot-Lubicz J, Ye CM, Bamunusinghe D (2007). Molecular biology of potexviruses: recent advances. *J Gen Virol*, 88: 1643–1655
- Vlot AC, Dempsey DA, Klessig DF (2009). Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annu Rev Phytopathol*, 47: 177–206
- Wägmann E, Ueki S, Trutnyeva K, Vitaly C (2004). The ins and outs of nondestructive cell-to-cell and systemic movement of plant viruses. *Crit Rev Plant Sci*, 23: 195–250
- Wang J, Higgins VJ (2006). Nitric oxide modulates H₂O₂-mediated defenses in the *Colletotrichum coccodes*-tomato interaction. *Physiol Mol Plant Pathol*, 67: 131–137
- Wang X, Gerdes HH (2012). Long-distance electrical coupling via tunneling nanotubes. *Biochim Biophys Acta*, 1818: 2082–2086
- Wang X, Sager R, Cui WE, Zhang C, Lu H, Lee JY (2013). Salicylic acid regulates plasmodesmata closure during innate immune responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25: 2315–2329
- Wellink J, van Lent JW, Verver J, Sijen T, Goldbach RW, van Kammen A (1993). The Cowpea mosaic virus M RNA-encoded 48-kilodalton protein is responsible for induction of tubular structures in protoplasts. *J Virol*, 67: 3660–3664
- Wolf S, Lucas WJ, Deom CM, Beachy RN (1989). Movement protein of Tobacco mosaic virus modifies plasmodesmal size exclusion limit. *Science*, 246: 377–379
- Xiao DQ (2014). Study on the change characteristics and function of NO in the process of soybean and *Soybean mosaic virus* interactions [Master's thesis]. Baoding: Hebei Agricultural University (in Chinese with English abstract) [肖东强(2014). NO在大豆与大豆花叶病毒互作过程中的变化特征及其功能初探(硕士论文). 保定: 河北农业大学]
- Yoo SK, Huttenlocher A (2009). Innate immunity: wounds burst H₂O₂ signals to leukocytes. *Curr Biol*, 19: 553–555

Plasmodesmata—the nanotubes for intercellular communication of plants

DUAN Xi-Xi, WANG Dong-Mei*

Key Laboratory of Hebei Province for Molecular Plant-Microbe Interaction, College of Life Sciences, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071001, China

Abstract: Effective intercellular communication is critical for the survival of both unicellular and multicellular organisms. Because plant cells are encased in rigid cell walls, direct cell-to-cell exchange of cytoplasmic content is only possible through plasmodesmata, membrane-lined nanotubes that connect the cytoplasm of adjacent cells. Studies have shown that such membrane-lined intercellular channels have some similar channels which called tunneling nanotubes in animals. They all facilitate the exchange of various forms of macromolecules, but at the same time make some microbial pathogens to exploit those channels to move from one host cell to another. However, host immune surveillance system may have also evolved strategies to offset such exploitation of them by the pathogen. Some recent discoveries suggest that cellular connectivity via plasmodesmata plays an important role in innate immune responses, and plants integrated plasmodesmata into immune signaling pathways through the supervision mechanism. In this article, the regulation mechanism of plasmodesmata in intercellular communication were discussed.

Key words: plasmodesmata; tunneling nanotubes; intercellular communication; pathogens; immune signaling pathways

Received 2017-02-07 Accepted 2017-06-27

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 30971706 and 31471421), the Natural Science Foundation of Hebei Province (Grant No. C2008000321), and the Early Research Project Division of the National “973” Program (Grant No. 2014CB160318).

*Corresponding author (E-mail: dongmeiwang63@126.com).