

# Research Progress of Plant Hormones Strigolactones

Bijiao Wang, Deming Feng, Shiqing Sun\*, Dong Shen, Xinan Cui

Nanhu College, Jiaxing University, Jiaxing Zhejiang  
Email: 30548471@qq.com

Received: Oct. 15<sup>th</sup>, 2018; accepted: Oct. 30<sup>th</sup>, 2018; published: Nov. 6<sup>th</sup>, 2018

---

## Abstract

Strigolactones (SLs) are one of the hotspots of phytohormone research in recent years. It exists widely in the roots of various advanced plants; Strigolactones are the general name of the monopotential alcohols. SLs play an important role in inhibiting axillary bud tillering, promoting mycorrhizal fungal branch and inducing seed germination of root parasitic plants. However, the current research on SLs is concentrated in advanced plant, and a few other studies have found that SLs also have its discovery in lower plants such as charophytes, which may further advance its evolutionary origin. In this paper, its biological activity, synthesis pathway and action mechanism were reviewed, which could provide reference for its further development and application.

## Keywords

Phytosteroids, Phytohormones, Research Status

---

# 植物源激素独脚金内酯的研究进展

王碧娇, 冯德明, 孙诗清\*, 沈 栋, 崔哲楠

嘉兴学院南湖学院, 浙江 嘉兴  
Email: 30548471@qq.com

收稿日期: 2018年10月15日; 录用日期: 2018年10月30日; 发布日期: 2018年11月6日

---

## 摘 要

独脚金内酯(strigolactones, SLs)是近年来植物源激素研究的热点之一, 其广泛的存在于各类高等植物的根系中, 是独脚金醇类化合物的总称。独脚金内酯在抑制植物腋芽分蘖、促进菌根真菌分枝和诱导根寄

\*通讯作者。

生植物种子萌发等方面起着重要作用。但目前关于SLs的研究集中在高等植物中,另有少数的研究也得出其在低等植物如轮藻类中也有独脚金内脂的发现,可能将独脚金内脂的进化起源进一步提前。本文从SLs的生物活性、合成途径、作用机制等方面进行阐述,为独脚金内酯的进一步开发应用提供参考。

## 关键词

独脚金内酯, 植物激素, 研究现状

Copyright © 2018 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

植物激素是一类结构上无关的小分子的统称,这些小分子来源于植物体内各种重要的代谢途径,是植物生长的重要调节因子[1],由植物自身合成,低浓度调节植物生长发育和逆境响应[2]。已知的植物激素除五大经典激素:生长素(auxin, IAA)、赤霉素(gibberellic acid, GA)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、乙烯(ethylene, ETH),还包括近年来鉴定的油菜素甾醇(brassinosteroid, BR)、水杨酸(salicylic acid, SA)和茉莉酸(jasmonic acid, JA) [3],以及目前植物学领域热点研究对象:独脚金内酯(strigolactone, SL)。

1966年Cook C E等人从棉花根系中分离得独脚金内酯[4],1972年鉴定出其化学结构[5],SLs是一类萜类小分子化合物,广泛存在于植物界[6][7],是一些天然的独脚金醇类化合物及人工合成类似物的总称,一种植物体内可能存在多种结构不同的SLs,目前已经分离得到了36种天然SLs,这些独脚金内酯可分为两类:独脚金醇类和列当醇类。人工合成类似物[8]有GR系列如GR3、GR7、GR24等。

## 2. 独脚金内酯的生物活性

SLs的碳骨架大多是相同的,如图1,由三环内酯(Tricyclic lactone, ABC三环)通过烯醇醚键与 $\alpha$ , $\beta$ -不饱和呋喃环耦合形成的,SLs的差异是由于其A-B环上的取代基不同引起的。是否具有生物活性通常是由烯醇醚键相连的C-D环决定,但烯醇醚键很容易被包括水在内的亲核剂裂解,且在甲醇或甲醇水溶液中SLs活性会大大降低[9]。

随着近年来的研究发现SLs作为一类新的植物激素,是促进高等植物根系分枝和与真菌产生共生关系[10]的关键激素[1]。SLs与其他植物激素存在协同作用,动态平衡。主要功能为在植物体外可诱导根寄生植物种子萌发、促进丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)分枝;植物体内不同部位可抑制植物分枝、腋芽的生长,控制中胚轴伸长、促进侧根形成和诱导根毛伸长[2][6][9][11][12][13]。从而显示出多商业应用价值[14]:“自杀式”萌发杂草的寄生杂草的管理、“间接生物肥料”:AMF与植物共生[15]促进植物矿物质营养(尤其是磷肥)吸收;作为植物激素调节植物的生长和形状等等。

然而SLs的合成量少却降解十分快速。在棉花幼苗研究中运用了大量植物栽培装置,但得到的每株植物每天独脚金醇和乙酸独脚金内酯的分泌量均在皮克级,且SLs在土壤中传递传输困难,需收集水培分泌物,则天然生产的方式在研究中不适用[14]。

## 3. 独脚金内酯的合成途径及作用机制

目前已有的关于SLs的研究均围绕高等植物展开,在低等植物中研究并取得的成果很少。现有研究

资料显示, 高等植物中 SLs 的合成, 主要在根部[12], 通过木质部向上运输至地上部分[6], 参与调控植物株型; 植物根系渗出到根际的 SLs, 可识别促进 AMF 菌丝分枝; 运送至体外、土壤中, 诱导寄生杂草、孢子的萌发。

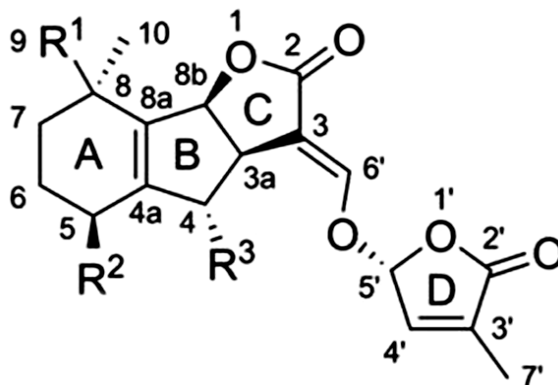


Figure 1. Strigolactone's Carbon skeleton diagram  
图 1. 独脚金内酯的碳骨架图

SLs 是以类胡萝卜素为前体物质、己内酯(carlactone)为内源性生物合成前体[7], 经一系列的酶促反应合成, 所涉及的基因序列多且复杂。王闵霞等人[16]在关于 SLs 合成途径中相关基因的研究进展中, 从矮化多分蘖的水稻突变体(dwarf/high tillering dwarf, htd)、顶端优势削弱的矮牵牛(decreased apical dominance, dad)、多分枝的豌豆(ramous, rms)、拟南芥(more axillary, max)突变体中克隆得到基因研究得出, 其中参与合成途径的基因包括: 编码同源蛋白类胡萝卜素裂解双加氧酶 7 (carotenoid cleavage dioxygenase 7, CCD7)的 MAX3/RMS5/DAD3/D17/HTD1、编码同源蛋白类胡萝卜素裂解双加氧酶 8 (carotenoid cleavage dioxygenase 8, CCD8)的 MAX4/RMS1/DAD1/D10、编码细胞色素 P450 单加氧酶的 MAX1、以及编码  $\beta$ -胡萝卜素异构酶的 D27 [7]; 参与信号传导途径的基因包括编码核内高亮氨酸重复 F-box 蛋白的 MAX2/RMS4/D3、编码  $\alpha/\beta$  水解酶家族成员的 D14/D88/HTD2、编码 TCP 家族转录因子的 TB1、以及编码 SLs 信号传导途径抑制因子的 D53 [17], 这些蛋白在其中起着重要的作用。

而低等植物如藻类等中某些 SLs 合成途径或传导途径中的基因与高等植物存在不同, 且存在研究空白。如 D53 基因是连接 SLs 信号接收和应答的一个关键抑制因子, 而低等植物、动物和微生物中不存在, 表明 D53 基因是高等植物特有的[16]。类胡萝卜素解氧酶(CCDs)在物种之间有很大的差距, 在微藻类中难以找到相关的 CCD8 基因[18]。而 Delaux 等人通过研究[19]得出, 不能排除 SLs-缺陷体中存在 SLs 抑制物, 且在绿藻相关研究中, 发现轮藻能产生 SLs。陈虞超等人[6]报道, SLs 的分布与分化中, SLs 不仅存在于苔藓类、轮藻类植物中, 在诱导萌发的根寄生植物种子中也存在。

在水稻 SL 信号途径中 F-box 蛋白 D3 (DWARF3)与 SL 的受体 D14 (DWARF14)形成 SCF 复合[20], 参与泛素介导的蛋白降解, 作用机制如图 1~图 2。D53 (DWARF53)基因编码 SLs 信号途径中的关键抑制因子, 该抑制因子在 SLs 作用下, 与 D14、D3 形成复合体, 并被泛素化修饰和降解, 从而解除了对下游基因表达的抑制。但是拟南芥 SLs 信号途径中 AtD14 和 MAX2 (D3 的同源基因)发挥功能的机制尚不清楚[21]。另外, 常金科等人在《植物学报》中详细描述了 SLs 信号感知揭示配体—受体作用新机制[22], 清华大学谢道昕、饶子和及姜智勇等人合作, 实验研究揭示了一种全新的“底物—酶—活性分子—受体”激素识别机制, 研究者们通过不同实验方法获得的结果均表明: 在植物体内 CLIM (covalently linked intermediate molecule)是 SLs 由受体 D14 催化产生并与受体蛋白共价结合进而诱导信号转导的活性分子[23]。如图 2 所示[20], Snowden K C 等人研究总结得出, 在未接收到 SLs 时, AtD14 蛋白(SLs 的受体)中间有

一个大型的开放腔, 包含催化位点, SLs 结合进入腔内位点后, ABC 环被 AtD14 蛋白水解释放, 且 AtD14 蛋白构象转变。剩余部分与 D3 蛋白、SCF 复合体的 ASK1 形成中间复合物, 降解随后进入的目标蛋白。最后蛋白酶体装置降解, D 环被释放, AtD14 蛋白进入原先的循环。但其中目标蛋白与 D 环如何被释放以及在体内还是体外释放还未得知[20]。

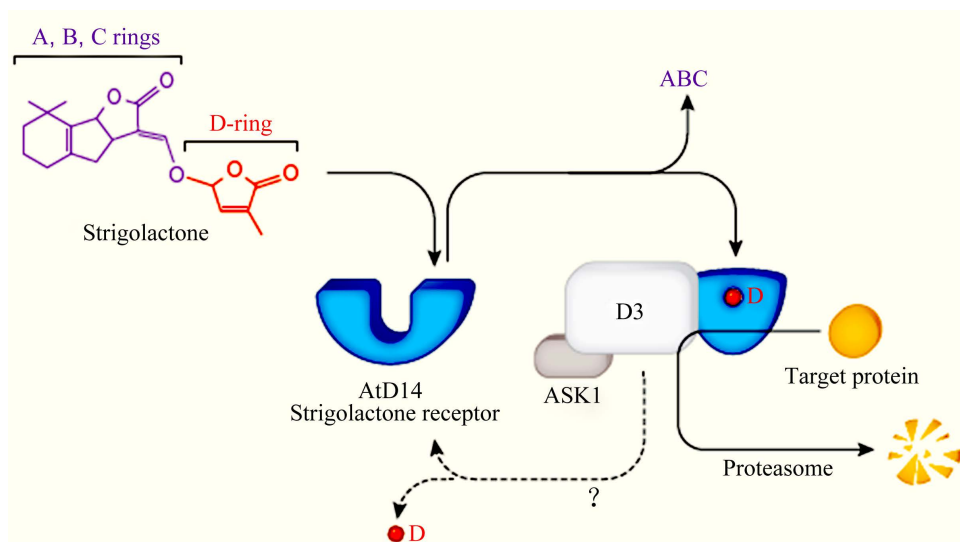


Figure 2. A possible strigolactones-receptor interaction [20]

图 2. 独脚金内酯与受体相互作用机制图[20]

#### 4. 目前关于独脚金内酯的研究方法

目前促进合成分泌 SLs 的研究方法, 有低磷胁迫[24] [25]、限氮胁迫[26]以及钙离子、钾离子[27]等, 其中磷胁迫对促进 SLs 相关基因表达, 提高 SLs 合成分泌最为显著。GomezRoldan 等人[1]实验中 24h 无磷培养植物, 根分泌物进行 SLs 检测以及用于真菌培养 48h 后观察菌丝分蘖现象。Yoneyama K 等人[28]在高粱植物研究中, 缺氮和缺磷实验明显提高 SLs 的分泌。赵晨晨等人[29]研究中根据森林草莓中 SLs 合成关键基因 D27 的序列信息, 设计实验在供磷、缺磷和在缺磷条件下接种 AMF, 结果表明缺磷条件下接种 AMF, 植株中磷含量极显著提高, 而缺磷处理的磷含量极显著降低。Umehara 等人[30]实验得出结论由缺磷(磷胁迫)引起的 SLs 水平的提高有助于抑制水稻分蘖芽的生长。

短期盆栽试验, 对植物等根分泌物的粗提物进行考察, SLs 的主要功能是促进真菌分枝以及抑制植物腋芽分蘖。在藻类、藓类等植物研究中应用藻菌共生[31], 通过真菌等菌丝分枝数变化, 进行预期实验。藻菌共生是近年来研究的热门, 微藻如绿藻类是高效的生物质能源, 目前对于藻菌共生技术的研究, 主要是利用固定化藻菌处理有机废水[32], 结合目前的研究热点方向, 若是藻类、藓类等植物中合成 SLs 成为可能, 通过藻菌共生体系, 如促进食用菌等真菌分蘖, 这将改善食用菌对营养元素的利用效率, 优化食用菌养殖条件, 减少化肥的施用数量, 产生一定的生态环境效益

#### 5. 展望

利用生物合成方法提高独脚金内酯的分泌量, 仍然是目前独脚金内酯研究的主要方向, 包括应用基因组学、宏基因文库与目前已经确定的与其生物合成相关的关键基因, 在不同物种间寻找相关或同源基因, 扩充其生物合成基因家族, 利用微生物、植物细胞培养研究合成独脚金内酯。

其次, 独脚金内酯的一系列生物活性分子还未完全清晰, 分离纯化技术还需要进一步加强, 同时对

已知分子结构物质, 由于立体化学结构复杂, 化学合成需深入研究。最后, 独脚金内酯是由植物根系分泌到土壤中的, 其发挥作用的机制还不完善, 如独脚金内酯的分泌机制、影响分泌到土壤中的独脚金内酯生物活性的环境因素、独脚金内酯对土壤中微生物的影响、以及动态监测独脚金内酯在植物与作用受体中的分布等, 均亟待更深入的研究探索。

## 参考文献

- [1] Gomez Roldan, V., Fermas, S., Brewer, P.B., *et al.* (2008) Strigolactone Inhibition of Shoot Branching. *Nature*, **455**, 189-194. <https://doi.org/10.1038/nature07271>
- [2] 萧浪涛. 中国科学家在解析独脚金内酯调控水稻株型的分子机制研究中取得突破性进展[J]. 植物学报, 2015, 50(4): 407-411.
- [3] 熊国胜, 李家洋, 王永红. 植物激素调控研究进展[J]. 科学通报, 2009, 54(18): 2718-2733.
- [4] Cook, C.E., Whichard, L.P., Turner, B., *et al.* (1966) Germination of Witchweed (*Striga lutea* Lour.): Isolation and Properties of a Potent Stimulant. *Science*, **154**, 1189-1190. <https://doi.org/10.1126/science.154.3753.1189>
- [5] Cook, C.E., Whichard, L.P., Monroe, W.E., *et al.* (1972) Germination Stimulants. II. Structure of Strigol, a Potent Seed Germination Stimulant for Witchweed (*Striga lutea*). *Journal of the American Chemical Society*, **94**, 6198-6199. <https://doi.org/10.1021/ja00772a048>
- [6] 陈虞超, 巩樨, 张丽, 等. 新型植物激素独脚金内酯的研究进展[J]. 中国农学通报, 2015, 31(24): 157-162.
- [7] Alder, A., Jamil, M., Marzorati, M., *et al.* (2012) The path from  $\beta$ -Carotene to Carlactone, a Strigolactone-Like Plant Hormone. *Science*, **335**, 1348-1351. <https://doi.org/10.1126/science.1218094>
- [8] Zwanenburg, B., Mwakaboko, A.S., Reizelman, A., *et al.* (2009) Structure and Function of Natural and Synthetic Signalling Molecules in Parasitic Weed Germination. *Pest Management Science*, **65**, 478-491. <https://doi.org/10.1002/ps.1706>
- [9] 冯丹, 陈贵林. 独脚金内酯调控侧枝发育的研究进展[J]. 生态学杂志, 2011, 30(2): 349-356.
- [10] Delaux, P.M. (2017) Comparative Phylogenomics of Symbiotic Associations. *New Phytologist*, **213**, 89. <https://doi.org/10.1111/nph.14161>
- [11] 陈彩艳, 邹军煌, 张淑英, 等. 独脚金内酯能抑制植物的分枝并介导植物与根枝真菌及寄生植物间的相互作用[J]. 中国科学, 2009, 39(6): 525-533.
- [12] 张荣祥, 杨清, 赵德刚. 新型植物激素——独脚金素内酯[J]. 生物学通报, 2011, 46(5): 10-13.
- [13] 王玫, 陈洪伟, 王红利, 等. 独脚金内酯调控植物分枝的研究进展[J]. 园艺学报, 2014, 41(9): 1924-1934.
- [14] 侯文君. 独脚金内酯商业化用于植物保护的潜力[J]. 世界农药, 2017, 39(2): 20-25.
- [15] 段倩倩, 杨晓红, 黄先智. 植物与丛枝菌根真菌在共生早期的信号交流[J]. 微生物学报, 2015, 55(7): 819-825.
- [16] 王闵霞, 彭鹏, 龙海馨, 等. 独脚金内酯途径相关基因的研究进展[J]. 分子植物育种, 2014, 12(3): 603-609.
- [17] 段明, 元香梅, 蒋茂双, 等. 独脚金内酯生物学结构特性、功能基因组学、表观遗传学及应用[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2016, 36(12): 868-874.
- [18] Priya, R. and Siva, R. (2014) Phylogenetic Analysis and Evolutionary Studies of Plant Carotenoid Cleavage Dioxygenase Gene. *Gene*, **548**, 223-233. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2014.07.037>
- [19] Delaux, P.M., Xie, X., Timme, R.E., *et al.* (2012) Origin of Strigolactones in the Green Lineage. *New Phytologist*, **195**, 857. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04209.x>
- [20] Snowden, K.C. and Janssen, B.J. (2016) Structural Biology: Signal Locked. *Nature*, **536**, 402-404. <https://doi.org/10.1038/nature19418>
- [21] 刘刚. 中科院遗传发育所在拟南芥独脚金内酯信号研究中取得新进展[J]. 农药市场信息, 2015(29).
- [22] 常金科, 黎家. 独脚金内酯信号感知揭示配体-受体作用新机制[J]. 植物学报, 2017, 52(2): 123-127.
- [23] 姚瑞枫, 娄智勇, 谢道昕. 植物分枝的奥秘——植物分枝激素独脚金内酯的感知机制[J]. 科技导报, 2018, 36(7): 20-25.
- [24] 胡晓伟, 李国栋, 刘颖坤, 等. 不同竹种竹笋中 5-脱氧独脚金醇的 UPLC 分析[J]. 核农学报, 2015, 29(6): 1114-1120.
- [25] 郗琳. 独脚金内酯在缺磷条件下影响菊花侧枝伸长的研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国农业大学, 2015.

- [26] 冯永坤. 水稻独脚金内酯转运蛋白同源基因参与根毛发育及响应外界氮磷养分的研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国农业大学, 2016.
- [27] 张梦. 独脚金内酯介导的水稻和烟草化感与种间竞争的研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [28] Yoneyama, K., Xie, X., Kusumoto, D., *et al.* (2007) Nitrogen Deficiency as Well as Phosphorus Deficiency in Sorghum Promotes the Production and Exudation of 5-Deoxystrigol, the Host Recognition Signal for Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Root Parasites. *Planta*, **227**, 125-132. <https://doi.org/10.1007/s00425-007-0600-5>
- [29] 赵晨晨, 范雅丽, 秦岭, 等. 森林草莓独脚金内酯合成关键基因 D27 的克隆与表达分析[J]. 园艺学报, 2016, 43(5): 975-982.
- [30] Umehara, M., Hanada, A., Yoshida, S., *et al.* (2008) Inhibition of Shoot Branching by New Terpenoid Plant Hormones. *Nature*, **455**, 195-200. <https://doi.org/10.1038/nature07272>
- [31] 王瑞民. 栅藻(*Scenedesmus obliquus*)藻菌共生体系的构建及调控[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [32] 牛曼, 张小平, 王秀, 等. “菌藻-菌”系统处理高浓度有机废水的研究[J]. 环境工程学报, 2010, 4(8): 1819-1822.

**知网检索的两种方式:**

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>  
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2164-5507, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>  
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: [hjas@hanspub.org](mailto:hjas@hanspub.org)