

根寄生植物种子萌发刺激物研究进展

周峰 陈君* 徐荣 于晶

(中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所,北京 100193)

摘要 根寄生植物是被子植物中一类寄生在寄主根部,以摄取寄主水分和营养物质为生的特殊植物类群,其种子萌发需要寄主萌发刺激物的诱导。该文主要阐述根寄生植物种子萌发的特异性,以及目前已发现的刺激种子萌发的信号物质及其调节机制和生物合成途径,并就萌发刺激物的识别机制及其在根寄生植物或丛枝菌根真菌与寄主建立寄生关系过程中所起的作用进行综述,提出根寄生植物种子萌发研究中存在的问题,并对其研究前景进行了展望。

关键词 根寄生植物 种子 萌发刺激物 根系分泌物 独角金内酯

REVIEW OF RESEARCH ADVANCEMENTS ON SEED GERMINATION STIMULANTS OF ROOT PARASITIC PLANTS

ZHOU Feng, CHEN Jun*, XU Rong, and YU Jing

Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medicinal College, Beijing 100193, China

Abstract Root parasitic plants are a class of special angiosperms that obtain water and nutrients by attaching to the root of a host plant. Their seed germination requires induction of germination stimulants from the host. This review focuses on the distinctive characteristics of seed germination of root parasitic plants and signals known to stimulate this course, as well as their regulation mechanism and biosynthesis pathway. We detail the recognition mechanism between seed and stimulants and the function of signals in establishing the parasitic relationship between root parasitic plants or arbuscular mycorrhizal fungi and hosts. We also discuss present research problems and reflect on the future of this field.

Key words root parasitic plants, seed, germination stimulant, root exudates, strigolactone

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2009.03.020

根寄生植物是被子植物中一类寄生在寄主根部,以摄取寄主水分和营养物质为生的特殊植物类群。它们广泛分布于不同的生态环境中,并具有不同的生长发育习性和不同的寄主识别特性(宋文坚等, 2006)。目前已发现的寄生植物约4 000种,隶属于22个科(Nickrent *et al.*, 1998)。根据寄生植物与寄主的关系、寄生特点以及叶绿素的有无,可分为全寄生植物和半寄生植物;全寄生植物根据其寄主的范围还可分为专性寄生植物和兼性寄生植物(盛晋华等, 2006a);同时,根据寄生的部位又可以分为根寄生植物和茎叶寄生植物(Press & Graves, 1995)。

由于其寄生特性,一些根寄生植物是农作物

的有害生物,使农作物产量减少30%~80%,给农业生产造成了极大的危害(Radi, 2007),如列当属(*Orobanch*)和独角金属(*Striga*)等寄生植物;但很多根寄生植物又是宝贵的药用资源,如肉苁蓉(*Cistanche* spp.)、锁阳(*Cynomorium songaricum*)和草苁蓉(*Boschniakia rossica*)等。此外,根寄生植物对生态系统也产生重要影响, Bardgett等(2006)发现,草地生态系统中引入根寄生植物小佛甲草(*Rhinanthus minor*)后,植物多样性增加,总体生物量显著减少,氮等养分的循环速度加快,间接影响植物根际的生态环境。因此,寄生植物的防治和利用已经成为国内外的研究热点。本文对根寄生植物种子的萌发特性以及目前已经发现

收稿日期: 2008-07-10 接受日期: 2008-12-18

基金项目: 中国医学科学院药用植物研究所中央级公益性科研院所基本科研业务专项(YZ-1-09)、国家“十五”科技攻关项目(2004BA721A36)、国家科技支撑计划项目(2006BAI06A13)和国家自然科学基金(30772727)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: junzichen@263.com

的刺激种子萌发的信号物质及其调节机制和生物合成途径、萌发刺激物的识别机制及其在根寄生植物或丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AM真菌)与寄主建立寄生关系过程中所起的作用进行综述,提出根寄生植物种子萌发研究中存在的问题,同时对研究前景进行了展望。

1 根寄生植物种子的萌发特性

根寄生植物种子的萌发具有特异性。刚成熟的种子经过胚后熟(After-ripening)后,必须再经过一段时间的预培养(Preconditioning),在适宜的环境中,合适浓度的寄主(或非寄主, False host)根系分泌物的诱导下才能萌发。

1.1 种子具胚后熟的休眠特性

根寄生植物种子的胚往往发育不完全,其萌发需要经过胚后熟过程或休眠期。如肉苁蓉属的种子属于球形原胚类型,发育不完全,没有胚根、胚轴、子叶及胚芽的分化,仅为几十个细胞组成的一团胚性细胞(李天然等, 1989)。在自然环境下,肉苁蓉种子要经过冬季数周至几个月时间的低温解除休眠,盛晋华等(2006b, 2006c)将肉苁蓉种子置于2~5 °C下低温层积3个月,可有效完成生理后熟。层积处理后,种子中贮藏的大分子化合物降解,转化为各种可溶性的、可为胚代谢及生长过程所利用的各种小分子物质(盛晋华等, 2006b)。同时,4种内源激素的含量均发生变化,生长素(IAA)和细胞分裂素(CTK)含量明显增加。CTK能促进细胞的分裂与增加,具有抵消发芽抑制物的作用,加快胚后熟的过程,萌发抑制物脱落酸(ABA)的含量则极显著降低;此外,后熟过程可以使种子获得产生赤霉素GA₃的能力,GA₃能促进生长,在某些情况下也可促进细胞分裂,在促进种子发育、调控种子的发芽中起着十分重要的作用(盛晋华等, 2006c)。层积处理后4种激素水平都发生消长变化,说明种子的休眠及其打破并非取决于某一促进或抑制物含量的高低,而是各种因素共同作用的结果(盛晋华等, 2006c)。樊文梅和苏格尔(2002)测定锁阳种子萌发时内源激素的变化也得出相似的结论。

1.2 种子的预培养

根寄生植物种子完成胚后熟后,必须经过一定温度和湿度条件下的预培养,才能对萌发刺激物产生响应。González-Verdejo等(2005)将分枝列

当(*Orobancha ramosa*)种子保持在24 °C的黑暗环境预培养8 d后,种子可以有效应答萌发刺激物——独脚金醇类似物(Strigol analogue)GR₂₄[3-(4-甲基-5-氧-2,5-二氢呋喃-2-氧甲基)-3,3a,4,8b-四氢-茚并(1,2-b)呋喃-2-酮],得到大约70%的高萌发率。预培养过后的种子脱水几个月后仍能完全响应GR₂₄的刺激,而不需要一个新的预培养期。寄生杂草弯叶独脚金(*Striga heranzonhica*)种子预培养3周后对萌发信号物质GR₂₄反应最为敏感,随着预培养时间的延长(延长至8周或11周),种子对萌发信号物质的反应下降,萌发率显著降低,种子出现二次休眠(Matusova *et al.*, 2004)。

根寄生植物种子的预培养是一个复杂的代谢和发育过程,其生理学功能至今还不清楚。其对种子萌发的意义可能是:1)预培养能诱导种子代谢产物的变化(如内源激素的变化),这些代谢产物对于应答GR₂₄或根系分泌物是必要的。预培养期间,萌发所必需的GA被合成,而ABA的含量显著降低(Zhou *et al.*, 2003; 宋文坚等, 2006)。GR₂₄处理后,GA合成的抑制剂对种子萌发表现出抑制作用,这种抑制作用可以通过加入外源性GA₃得到逆转(Zehhar *et al.*, 2002)。2)预培养阶段,GR₂₄或其他天然萌发刺激物的受体蛋白被合成(González-Verdejo *et al.*, 2005)。3)受体蛋白在种子中进行结构修饰,使萌发刺激物能接近其细胞靶点,这对于种子应答外界的萌发刺激物是必要的(González-Verdejo *et al.*, 2005)。4)预培养期间,交替氧化酶(Alternative oxidase, AOX)被激活,对于种子萌发及其对寄主植物的侵染有重要意义(Nun *et al.*, 2003)。5)预培养可消除独角金种子中乙烯生物合成途径中的限制物,提高种子氧化乙烯前体1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)的能力,GR₂₄能调节乙烯生物合成的关键酶,在未经培养的种子中抑制乙烯的合成,在预培养后的种子中则起促进作用,而乙烯合成是独角金种子萌发所必需的(Babiker *et al.*, 2000)。

1.3 种子萌发刺激物的诱导与“自杀性萌发(Suicidal germination)”

根寄生植物的种子经过胚后熟和预培养后,在寄主(或非寄主)合适浓度根系分泌物的刺激下才能萌发。种子萌发后根尖朝着寄主根部的方向生长,这可能与寄主在根部周围形成不同浓度梯

度的萌发刺激物有关(Dubé & Olivier, 2001)。根寄生植物种子的萌发特性与其生活方式和环境密切相关,是为了适应不良环境在长期进化过程中形成的一种生态对策。根寄生植物种子的胚很小,储存的营养物资非常少,萌发刺激物只有在合适的浓度范围内才能刺激种子萌发,如果在幼苗不能到达寄主根部的区域形成合适的萌发刺激物浓度而促使种子萌发,则会造成幼苗找不到寄主而很快死亡,导致“自杀性萌发”(宋文坚等, 2006)。研究发现,如果独角金种子萌发后不和寄主建立寄生关系,其生命只能延续5 d左右(Chang & Lynn, 1986)。那么根寄生植物是通过什么机制来阻止自杀性萌发或是将其危害降到最小而不影响其物种延续的呢?目前分析,可能的机制有: 1) 根寄生植物的种子个体小,数量多,寿命长。据统计,一株高粱(*Sorghum bicolor*)根部可寄生300株独角金属植物,每株可结种子约 $5 \times 10^4 \sim 5 \times 10^5$ 粒,种子可存活达20 a (Butler, 1989); 2) 种子具有休眠特性,在适宜环境中,需要萌发刺激物质的诱导才能萌发,而且只有寄主达到一定数量,其萌发刺激物的浓度合适时才能萌发; 3) 种子完成胚后熟后,可以吸引寄主根系向根寄生植物种子的方向生长,如肉苁蓉种子的种皮上有果胶质,具有很强的吸水力,可保持种仁水分,适应干旱环境,诱导寄主植物毛细根向种子延伸(盛晋华等, 2004); 4) 种子休眠程度不一,个体差异大,萌发时间不同步,从而缓解竞争,有利于萌发植株的生存(盛晋华等, 2006c)。目前,如何利用寄生植物种子萌发刺激物促使寄生性杂草种子的“自杀性萌发”,从而防治有害寄生植物已是国际上的一个研究热点。

2 根寄生植物种子的萌发刺激物及其调节机制

萌发刺激物能促进根寄生植物种子的萌发,诱导AM真菌的分枝(Akiyama *et al.*, 2005)。最新研究表明,萌发刺激物还能抑制植物的分枝(Gomez-Roldan *et al.*, 2008; Umehara *et al.*, 2008)。目前,已有几种天然萌发刺激物从多种植物中分离得到,进一步的研究表明,其产生和数量与植物的生活环境密切相关。此外,萌发类似物的合成及其它萌发刺激物的相继发现,为寄生杂草的防治奠定了基础。

2.1 刺激根寄生植物种子萌发的信号物质

刺激根寄生植物种子萌发的信号物质已从多种植物的根系分泌物中分离出来,包括单子叶植物高粱、玉米(*Zea mays*)、黍稷(*Pennisetum glaucum*)和双子叶植物棉花(*Gossypium hirsutum*)、豇豆(*Vigna unguiculata*)、红三叶草(*Trifolium pretense*)、蝙蝠葛(*Menispermum dauricum*)、百脉根(*Lotus japonicus*)和烟草(*Nicotiana tabacum*)等(Yasuda *et al.*, 2003; Humphrey *et al.*, 2006; Xie *et al.*, 2007, 2008a)。经过科学家的多年研究,目前已发现的天然萌发刺激物主要有9种: 独脚金醇(Strigol)、Strigyl acetate、高粱内酯(sorgolactone)、黑蒴醇(Alectrol)、列当醇(Orobanchol)、5-deoxy-strigol、Solanacol、2'-Epi-orobanchol和Sorgomol (Akiyama & Hayashi, 2008)。人工合成的独脚金醇类似物有GR系列如GR₂₄、GR₇、GR₃等,其中以GR₂₄活性最高,应用最多(宋文坚等, 2006)。这些天然的独脚金醇类化合物及人工合成的类似物(如GR₂₄)总称为独脚金内酯(Strigolactones)(Joel *et al.*, 1995; Press & Graves, 1995)。

很多非寄主植物也能分泌刺激根寄生植物种子萌发的信号物质。第一个被分离出来的独角金种子萌发刺激物——独角金醇,最初是从非寄主植物棉花根系中分离出来的一种倍半萜烯类化合物,在 $10^{-12} \sim 10^{-15} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的浓度下能使独角金和列当等种子发芽(Cook *et al.*, 1966, 1972),随后才从独角金的真正寄主玉米、高粱、粟(*Panicum miliaceum*)的根系分泌物中分离出来(Siame *et al.*, 1993; Hauck *et al.*, 1992)。在不同的生长条件和不同的生长时期,寄主分泌不同种类的独角金内酯(Sato *et al.*, 2003),这些复合的根系分泌物可能比单一的独角金内酯更有效。

最近,日本科学家Akiyama等(2005)发现,从寄主百脉根属植物根系分泌物中分离出的一种独角金内酯(5-deoxy-strigol)是AM真菌菌丝分枝的诱导因子。长期以来,菌丝分枝被认为是AM真菌感染前期识别寄主的第一个形态学事件,在AM真菌定殖陆生植物过程中起着至关重要的作用(Remy *et al.*, 1994; Redecker *et al.*, 2000)。AM真菌菌丝广泛分枝,保证真菌能和植物根系接触,从而建立共生关系。由此推测,AM真菌与寄生杂草可能都是通过检测独角金内酯来寻找他们潜在

的宿主。

另据报道,适当浓度(1~100 mg·L⁻¹)的类胡萝卜素生物合成的抑制剂氟啶酮(Fluridone)和达草灭(Norflurazon)可缩短分枝列当、埃及列当(*Orobanchae aegyptiaca*)和小列当(*O. minor*)的预培养时间,促进萌发刺激物诱导的种子萌发(Chae *et al.*, 2004; Song *et al.*, 2005)。氟啶酮也能诱导预培养后的独脚金种子萌发(Kusumoto *et al.*, 2006)。乔学义等(2007)发现0.1 mg·L⁻¹的氟啶酮能显著提高管花肉苁蓉(*Cistanche tubulosa*)、荒漠肉苁蓉(*Cistanche deserticola*)和盐生肉苁蓉(*Cistanche salsa*)种子的发芽率。此外,加入植物生长延缓剂烯效唑(Uniconazole)和多效唑(Pacllobutrazol),使列当种子对萌发刺激物的反应能力降低,阻碍种子萌发(Fer & Zehhar, 2001; Logan & Stewart, 1991)。微生物的代谢物也可促进萌发信号物质的活化。芽枝霉菌(*Cladosporium*)产生的Cotylenins(CNs)和扁桃壳梭菌(*Fusicoccum amygdali*)产生的壳梭孢素(Fusicoccins, FCs)在10⁻⁵ mol·L⁻¹的低浓度下,可诱导独脚金和小列当种子的萌发(萌发率>50%)(Yoneyama *et al.*, 1998)。

2.2 萌发刺激物的调节机制

植物的营养状态影响独角金内酯的生成和分泌。缺乏营养元素的植物,尤其是磷饥饿的植物,相对于生长在营养物质充足环境下的植株,其根系分泌物的量更多且活性更强,表明萌发刺激物(或分枝因子, Branching factors, BFs)的分泌及其数量是通过营养物质的可获得性来调节的(Yoneyama *et al.*, 2001, 2007a, 2007b; López-Ráez *et al.*, 2008)。植物缺乏磷等营养元素时,根系与AM真菌通过化学信号相互作用,释放独角金内酯促AM真菌分枝以形成更多的菌根,促进植物无机盐的吸收,这说明,在长期的协同进化过程中,独角金内酯作为AM真菌对寄主进行识别和定位的信号物质被选择下来。后进化的寄生植物正好利用了这种信号物质,这一发现为长期停滞不前的寄生生物学问题——“寄生植物种子萌发刺激物本身的角色是什么”提供了一个明确的答案。这也是为什么在土地非常贫瘠的非洲,寄生杂草反而更多的原因。据报道,在非洲,尤其是西非,2/3的农田被独角金属的杂草感染,对大约3亿非洲人民的生活造成影响(Humphrey *et al.*,

2006; Bouwmeester *et al.*, 2007)。独角金内酯除了作为信号分子外,可能还会刺激AM真菌产生真菌共生信号(myc factors, MFs) (Akiyama & Hayashi, 2006)。此外, Sun等(2008)发现AM真菌定殖玉米根系后,玉米根系分泌物对独脚金种子的萌发刺激作用降低。这些发现突出显示了植物、AM真菌和寄生植三者之间的密切关系,也许能为农业和自然生态系统中有益真菌共生体和破坏性寄生杂草的控制提供新的手段。

3 根寄生植物种子萌发刺激物的生物合成途径

独角金内酯已经从很多植物的根系分泌物中提取出来,其人工合成的类似物也得到了广泛应用,但对其在植物中的生物合成过程现在还知之甚少。很多科学家认为独角金内酯是一种倍半萜内酯(Yokota *et al.*, 1998),但它的结构与更高级的萜类物质亦具有相似性,独角金内酯可能正是来源于它们。类异戊二烯是萜类的基本单位,通过两条独立的途径进行生物合成:一是在细胞质中进行的以甲羟戊酸为前体的甲羟戊酸途径,甾体类和倍半萜化合物通过这一途径合成;二是在质体中进行的丙酮酸/磷酸甘油醛途径(MEP),胡萝卜素、单萜和二萜等通过此途径合成(陈大华等, 2000)。并且这两条途径能以中间体焦磷酸异戊烯酯(IPP)的形式进行互换(Botella-Pavia *et al.*, 2004)。如果独角金内酯是倍半萜类化合物,则其起源于法尼基焦磷酸(甲羟戊酸途径),但Matusova等(2005)利用玉米的类胡萝卜素突变体和玉米、豇豆、高粱MEP途径的抑制剂氟啶酮进行了一系列的活体追踪实验,观察根系分泌物对弯叶独脚金和锯齿列当(*Orobanchae crenata*)植物种子萌发的影响,发现萌发刺激物独角金内酯就像植物激素ABA一样,起源于MEP途径。López-Ráez等(2008)收集用氟啶酮处理或ABA合成缺陷的番茄植株的根系分泌物,对分枝列当进行萌发实验,同时对AM真菌的菌丝分枝进行测定,利用高效液相-质谱(LC-MS/MS)联用进行分析,实验结果也证实了番茄分泌的独角金内酯亦起源于MEP途径。类胡萝卜素的裂解是由类胡萝卜素裂解双加氧酶(Carotenoid cleavage dioxygenases, CCDs)催化的(Auldridge *et al.*, 2006),CCDs对其裂解的双键表现出特异性。

Gomez-Roldan 等(2008)利用豌豆 *ccd8* 突变株 (*Pisum sativum ccd8* mutations, *rms1*) 进行研究, 发现 *rms1* 根系分泌物对列当种子萌发的促进作用和 AM 真菌的分枝作用均显著降低, 进一步说明独脚金内酯起源于 MEP 途径。

独角金内酯是由三环内酯(Tricyclic lactone, ABC 三环)通过烯醇醚键(Enol ether bridge)与 α , β -不饱和呋喃环(α , β -unsaturated furanone moiety, D 环)耦合形成的(Humphrey *et al.*, 2006)。ABC 三环可能是由 MEP 途径衍生的 C40-类胡萝卜素经 9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCED)裂解产生的(Matusova *et al.*, 2005; Bouwmeester *et al.*, 2007)。D 环(Methylbutenolide ring)起源于半萜前体单位, 如二甲基丙烯焦磷酸酯(DMAPP)。5-deoxy-strigol 是独角金内酯生物合成途径的第一个产物, 具有促进 AM 真菌分枝和刺激寄生植物种子萌发的能力(Akiyama & Hayashi, 2008)。5-deoxy-strigol 就像独角金内酯生物合成的一个分枝点, C-4、C-5 和 C-9 位经过细胞色素 P450 催化的羟基化, 分别进一步转化成列当醇、独角金醇和 sorgomol; 独角金醇和列当醇经过 O-乙酰化分别形成 strigyl acetate 和 orobanchyl acetate, 后者最近被证实为黑蒴醇(Xie *et al.*, 2008b); 高粱内酯则由 sorgomol 在 C-9 位通过氧化脱羧形成。orobanchol 的 2'-差向异构体 2'-Epi-orobanchol 和 solanacol 是从烟草根系分泌物中分离得到的, solanacol 是第一个出现苯环的独角金内酯(Xie *et al.*, 2007)。目前, 关于独角金内酯生物合成途径的研究还比较少, 有待更多实验的支持。

4 根寄生植物种子识别萌发刺激物的分子机制

种子识别萌发刺激物的分子机制目前尚不明确, 可能是通过受体介导的信号机制进行识别的。如果通过这种机制进行识别, 则需要的萌发刺激物的量很少, 过程非常迅速, 而且一旦被激活, 种子萌发将是不可逆。Wigchert 和 Zwanenburg (1999) 发现天然萌发刺激物或合成类似物 GR₇ 在 $10^{-7} \sim 10^{-15}$ mol·L⁻¹ 的低浓度下具有活性。所有的独角金内酯都具有相同的碳骨架, ABC 内酯的 C 环和 D 环(α , β -不饱和呋喃环)通过烯醇醚键相互连接以及 C-D 环部分的绝对构型对于保证萌发刺激物的活性是至关重要的(Mangnus & Zwanenburg,

1992; Thuring *et al.*, 1997; Sugimoto *et al.*, 1998), Macias 等(2005)发现, 该位置氧原子的存在可能是萌发刺激物具有活性的另一个重要因素, 未与 D 环连接的 ABC 内酯对向日葵列当(*Orobancha cumana*) 种子萌发具有特异性。González-Verdejo 等(2005)用 GR₂₄ 处理预培养后的分枝列当种子发现, GR₂₄ 处理种子 5 min 即可启动种子萌发, 而且是不可逆的。这些结果说明萌发刺激物可能正是通过受体介导的信号机制诱导种子萌发的(Zwanenburg & Reizelman, 2001)。

在预培养阶段, 受体蛋白被合成或激活, 萌发刺激物与受体结合触发信号转导, 启动涉及种子萌发的特异性基因的表达(González-Verdejo *et al.*, 2005), 如乙烯的生物合成。这种识别机制的分子机理可能是: 受体中的亲核取代基(Nucleophilic substituent)攻击萌发刺激物 CD 内酯环之间的烯醇醚双键并在 1,4 位上进行迈克尔(Michael)加成反应, 随后 D 内酯环以离去基团(Leaving group)的形式消除, 最后形成 ABC 部分与受体共价结合, 通过不可逆的级联信号传递启动种子萌发(Mangnus & Zwanenburg, 1992; Akiyama *et al.*, 2005)。但是, 共价修饰并不是信号转导的必要条件, 而且之前还没有直接的证据表明此类化学反应在种子的表面蛋白中进行(Humphrey *et al.*, 2006)。独角金内酯在自然土壤环境中很不稳定, 主要是因为其烯醇醚键很容易被包括水在内的亲核剂裂解。此外, C-D 环对于促进 AM 真菌菌丝的分枝也是必须的, 将独角金内酯置于甲醇或甲醇水溶液这些亲核剂中, 其活性大大降低, 这也解释了独角金内酯在亲核剂存在时不稳定的原因(Akiyama *et al.*, 2005)。

乙烯的生物合成和活化是独角金种子发芽所必需的。研究表明, 萌发刺激物可诱导种子内乙烯的合成, 独角金种子的萌发是 GR₂₄ 作用及其迅速诱导乙烯产生促使种子内源物质生化代谢的结果。乙烯生物合成抑制剂氨基乙氧基乙烯基甘氨酸(Aminoethoxyvinylglycine, AVG)和乙烯作用抑制剂 2,5-降冰片二烯(2,5-Norbornadiene)均会抑制种子萌发, 加入乙烯前体 ACC, 则会消除 AVG 的抑制作用, 促进种子萌发(Logan & Stewart, 1991; Babiker *et al.*, 1993, 2000; Zehhar *et al.*, 2002)。Logan 和 Stewart(1991)发现即使在没有 GR₂₄ 的条件下, 乙烯亦可完全调节独角金种子的发芽, 而

且内源乙烯比外源乙烯更加有效。预培养、加入外源CO₂、GR₂₄以及GR₂₄和ACC组合处理均可提高种子氧化ACC的能力,促进乙烯的生物合成,而且GR₂₄比ACC对促进独角金种子萌发更有效(Babiker *et al.*, 2000)。

氟啶酮能够抑制植物体内类胡萝卜素途径中八氢番茄红素脱氢酶(Phytoene desaturase, PD)的活性,导致八氢番茄红素积累,达草灭可抑制六番茄红素脱氢酶(Phytofluene desaturase)活性。类胡萝卜素是合成ABA的前体,因而氟啶酮和达草灭可抑制ABA的合成。Yoneyama等(1998)研究证明ABA抑制独角金和列当种子的萌发。说明氟啶酮和达草灭促进种子萌发可能是由于氟啶酮和达草灭抑制了种子内部ABA的产生。但Kusumoto等(2006)研究发现氟啶酮可以使预培养后的独脚金种子萌发,但另一种ABA抑制剂吡氟草胺(Diflufenican)却不能使其萌发,这说明ABA含量的降低可能不是独脚金种子萌发的主要原因。适当浓度的氟啶酮和达草灭能促进独角金和列当种子萌发,但是用氟啶酮处理植物,其根系分泌物反而对种子的萌发具有抑制作用,其作用机理还需进一步研究。

5 展望

萌发刺激物的分离和鉴定 自Cook等(1966)从非寄主植物棉花根系分泌物中分离得到第一个独角金种子萌发刺激物—独角金醇以来,目前虽已利用LC-MS/MS和核磁共振(NMR)等技术方法分离和鉴定出几种萌发刺激物,但相对于广泛存在植物根系的萌发刺激物还微乎其微,且萌发刺激物在土壤中不稳定,而且浓度很低,如棉花幼苗每天分泌大约15 pg (Sato *et al.*, 2005),如何从植物根系分泌物中快速、高效、准确地分离鉴定萌发刺激物,值得进一步研究。

萌发刺激物的生物合成 独角金内酯已从多种植物的根系分泌物中分离得到,人工类似物的合成亦早见报道。研究表明酯独角金内酯和ABA一样,起源于类胡萝卜素途径,但它与ABA是从生物合成途径中的哪个中间产物分化开来的?有哪些酶参与?关键酶是什么?还有待实验进一步证实。独角金内酯在土壤中不稳定,而且释放的量特别少,这也是独角金内酯的分离和生物合成途径至今很难突破的原因之一。当前科学

家希望利用独角金内酯合成缺陷突变体或基因工程对生物合成途径的特异基因进行修饰,以期阐明独角金内酯的生物合成途径(Bouwmeester *et al.*, 2007; Akiyama & Hayashi, 2008)。

萌发刺激物的作用机制 目前,对于萌发刺激物诱导根寄生植物种子萌发的作用机制还知之甚少。有一种观点认为,其可能是通过受体介导的信号机制进行识别的。Zwanenburg和Reizelman (2001)用亲和层析法(Affinity chromatography)分离出60 kDa的膜结合蛋白,并认为可能是受体蛋白。生物素化的GR₂₄亦被用来检测独角金内酯的结合蛋白(Reizelman *et al.*, 2003),但其受体是什么?两者是何种结合方式?信号通路又是什么?还有待更多的实验支持。乙烯合成在寄生植物种子萌发过程中起重要作用,其作用机理亦有待进一步揭示。

“自杀性萌发”的研究 通过利用诱杀作物(Trap crops)间作和轮作,可有效减少土壤中的寄生植物种子的数量,减轻寄生植物的危害,提高农作物产量(Chittapur *et al.*, 2001; Oswald, 2005)。如何开发经济高效的诱杀植物及其相关的农艺技术体系(宋文坚等, 2006);在不影响寄主和生态环境的情况下,如何利用人工合成的萌发类似物诱导有害寄生植物种子的自杀性萌发以及根寄生植物自身如何避免自杀性萌发还有待进一步探索。

AM真菌的作用 从*L. japonicus*根系分泌物中分离出的5-deoxy strigol,能诱导独角金种子的萌发,也是AM真菌的分枝因子。Bidartondo等(2002)发现3种自身没有叶绿素的外寄生植物(Epiparasites)其根部与AM真菌相互交织形成共生复合体,通过AM真菌的菌丝获取其他绿色植物的营养物质,寄生植物-AM真菌-绿色植物形成一个特殊的食物链关系。那么,AM真菌和寄生植物如何相互影响,AM真菌在寄生植物与寄主植物建立和维持寄生关系的过程中起哪些作用,传输哪些物质?此领域刚刚起步,有待深入研究。此外,AM真菌的定殖会减少独角金对玉米和高粱的侵染(Gworgwor & Weber, 2003; Lenzemo *et al.*, 2007),这可能是由于防御基因(Defence gene)表达的增强和萌发刺激物的减少共同造成的(Sun *et al.*, 2008),这也为寄生杂草的防治提供了一个新的思路。

参 考 文 献

- Akiyama K, Hayashi H (2006). Strigolactones: chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. *Annals of Botany*, 97, 925-931.
- Akiyama K, Hayashi H (2008). Plastid-derived strigolactones show the way to roots for symbionts and parasites. *New Phytologist*, 178, 695-698.
- Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H (2005). Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435, 824-827.
- Auldridge ME, McCarty DR, Klee HJ (2006). Plant carotenoid cleavage oxygenases and their apocarotenoid products. *Current Opinion in Plant Biology*, 9, 315-321.
- Babiker AGT, Ejeta G, Bulter LG, Woodson WR (1993). Ethylene biosynthesis and strigol-induced germination of *Striga asiatica*. *Physiologia Plantarum*, 88, 359-365.
- Babiker AGT, Ma Y, Sugimoto Y, Inanaga S (2000). Conditioning period, CO₂ and GR₂₄ influence ethylene biosynthesis and germination of *Striga hermonthica*. *Physiologia Plantarum*, 109, 75-80.
- Bardgett RD, Smith RS, Shiel RS, Peacock S, Simkin JM, Quirk H, Hobbs PJ (2006). Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems. *Nature*, 439, 969-972.
- Bidartondo MI, Redecker D, Hijri I, Wiemken A, Bruns TD, Dominguez L, Sersic A, Leake JR, Read DJ (2002). Epiparasitic plants specialized on arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 419, 389-392.
- Botella-Pavia P, Besumbes O, Phillips MA, Carretero-Paulet L, Boronat A, Rodriguez-Concepcion M (2004). Regulation of carotenoid biosynthesis in plants: evidence for a key role of hydroxymethylbutenyl diphosphate reductase in controlling the supply of plastidial isoprenoid precursors. *Plant Journal*, 40, 188-199.
- Bouwmeester HJ, Roux C, Lopez-Raez JA, Bécard G (2007). Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends in Plant Science*, 12, 224-230.
- Butler LG (1989). *Striga*: scourge of African cereals. INTOSOMIL Publication Number 89-1, University of Nebraska, Lincoln, NE, USA.
- Chae SH, Yoneyama K, Takeuchi Y, JOEL DM (2004). Fluridone and norflurazon, carotenoid biosynthesis inhibitors, promote seed conditioning and germination of the holoparasite *Orobancha minor*. *Physiologia Plantarum*, 120, 328-337.
- Chang M, Lynn DG (1986). The haustorium and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms. *Journal of Chemical Ecology*, 12, 561-579.
- Chen DH (陈大华), Ye HC (叶和春), Li GF (李国凤), Liu Y (刘彦) (2000). Advances in molecular biology of plant isoprenoid metabolic pathway. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 42, 551-558. (in Chinese with English abstract)
- Chittapur BM, Hunshal CS, Shenoy H (2001). Allelopathy in parasitic weed management: role of catch and trap crops. *Allelopathy Journal*, 8, 147-159.
- Cook CE, Whichard LP, Turner B, Wall ME, Egle GH (1966). Germination of witchweed (*Striga lutea*): isolation and properties of a potent stimulant. *Science*, 154, 1189-1190.
- Cook CE, Whichard LP, Wall ME, Egle GH, Coggon P, Luhan PA, McPhail AT (1972). Germination stimulants II. The structure of strigol—a potent seed germination stimulant for witchweed (*Striga lutea* Lour.). *Journal of America Chemistry Society*, 94, 6198-6199.
- Dubé MP, Olivier A (2001). *Striga gesnerioides* and its host, cowpea: interaction and methods of control. *Canadian Journal of Botany*, 79, 1225-1240.
- Fan WM (樊文梅), Su GE (苏格尔) (2002). The comparison of the dynamic changes of endogenous hormones between *Cynomorium songaricum* Rupr. and *Avena chinensis* Metag. during the germination of their seeds. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis NeiMongol* (内蒙古大学学报自然科学版), 33, 304-308. (in Chinese with English abstract)
- Fer A, Zehhar N (2001). Germination of *Orobancha ramosa* is controlled by gibberellins and ethylene. In: Fer A, Thalouarn P, Joel DM eds. *Proceedings of the 7th International Parasitic Weed Symposium*. Faculte des Sciences, University of Nantes, Nantes, 122.
- Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer PB, Puech-Pagès V, Dun EA, Pillot JP, Letisse F, Matusova R, Danoun S, Portais JC, Bouwmeester H, Bécard G, Beveridge CA, Rameau C, Rochange SF (2008). Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 455, 189-194.
- González-Verdejo CI, Barandiaran X, Moreno MT, Cubero JI, Di Pietro A (2005). An improved axenic system for studying pre-infection development of the parasitic plant *Orobancha ramosa*. *Annals of Botany*, 96,

- 1121-1127.
- Gworgwor NA, Weber HC (2003). Arbuscular mycorrhizal fungi-parasite-host interaction for the control of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Mycorrhiza*, 13, 277-281.
- Hauck C, Müller S, Schildknecht H (1992). A germination stimulant for parasitic flowering plants from Sorghum bicolor, a genuine host plant. *Journal of Plant Physiology*, 139, 474-478.
- Humphrey AJ, Galster AM, Beale MH (2006). Strigolactones in chemical ecology: waste products or vital allelochemicals? *Natural Product Reports*, 23, 592-614.
- Joel DM, Stelfens JC, Matthews DE (1995). Germination of weedy root parasites. In: Kigel J, Galili G eds. *Seed Development and Germination*. CRC Press, New York, 567-597.
- Kusumoto D, Chae SH, Mukaida K, Yoneyama K, Yoneyama K, Joel DM, Takeuchi Y (2006). Effects of fluridone and norflurazon on conditioning and germination of *Striga asiatica* seeds. *Plant Growth Regulation*, 48, 73-78.
- Lenzemo VW, Kuyper TW, Matusova R, de Vos CH, Bouwmeester HJ, Narvaez L, van Ast A (2007). Colonization by arbuscular mycorrhizal fungi of sorghum leads to reduced germination and subsequent attachment and emergence of *Striga hermonthica*. *Plant Signalling & Behaviour*, 2, 58-62.
- Li TR (李天然), Xu YY (许月英), Ge JX (戈建新), Xu MY (徐梅英) (1989). The seed germination of *Cistanche deserticola* Ma and its relationship with host plant *Haloxylon ammodendron* Bunge. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis NeiMongol* (内蒙古大学学报自然科学版), 20, 395-400. (in Chinese with English abstract)
- Logan DC, Stewart CR (1991). Role of ethylene in the germination of the hemiparasite *Striga hermonthica*. *Plant Physiology*, 97, 1435-1438.
- López-Ráez JA, Charnikhova T, Gómez-Roldán V, Matusova R, Kohlen W, de Vos R, Verstappen F, Puech-Pages V, Bécard G, Mulder P, Bouwmeester H (2008). Tomato strigolactones are derived from carotenoids and their biosynthesis is promoted by phosphate starvation. *New Phytologist*, 178, 863-874.
- Macías FA, García-Díaz MD, Carrera C, de Luque AP, Rubiales D, Galindo JCG (2005). Synthetic studies on germination stimulants of *Orobanch* species. In: Harper JDI, An M, Wu H, Kent JH eds. *Proceedings of the 4th World Congress on Allelopathy*. Charles Sturt University, Wagga.
- Mangnus EM, Zwanenburg B (1992). Tentative molecular mechanisms for germination stimulation of *Striga* and *Orobanch* seeds by strigol and its synthetic analogues. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 40, 1066-1070.
- Matusova R, Rani K, Verstappen FW, Franssen MC, Beale MH, Bouwmeester HJ (2005). The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanch* spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiology*, 139, 920-934.
- Matusova R, van Mourik T, Bouwmeester HJ (2004). Changes in the sensitivity of parasitic weed seeds to germination stimulants. *Seed Science Research*, 14, 335-344.
- Nickrent DL, Duff RJ, Colwell AE, Wolfe AD, Young ND, Steiner KE, dePamphilis CW (1998). Molecular phylogenetic and evolutionary studies of parasitic plants. In: Soltis DE, Soltis PS, Doyle JJ eds. *Molecular Systematics of Plants II. DNA Sequencing*. Kluwer Academic Publishers, Boston, 211-241.
- Nun NB, Plakhine D, Joel DM, Mayer AM (2003). Changes in the activity of the alternative oxidase in *Orobanch* seeds during conditioning and their possible physiological function. *Phytochemistry*, 64, 235-241.
- Oswald A (2005). *Striga* control—technologies and their dissemination. *Crop Protection*, 24, 333-342.
- Press MC, Graves JD (1995). *Parasitic Plants*. Chapman and Hall, London.
- Qiao XY (乔学义), Wang HL (王华磊), Guo YH (郭玉海) (2007). Study on conditions of seed germination of *Cistanche*. *China Journal of Chinese Materia Medica* (中国中药杂志), 32, 1848-1850. (in Chinese with English abstract)
- Radi A (2007). Conventional and biotechnological approaches for control of parasitic weeds. *In Vitro Cellular & Development Biology - Plant*, 43, 304-317.
- Redecker D, Kodner R, Graham LE (2000). Glomalean fungi from the Ordovician. *Science*, 289, 1920-1921.
- Reizelman A, Wigchert SC, del-Bianco C, Zwanenburg B (2003). Synthesis and bioactivity of labelled germination stimulants for the isolation and identification of the strigolactone receptor. *Organic & Biomolecular Chemistry*, 1, 950-959.

- Remy W, Taylor TN, Hass H, Kerp H (1994). Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91, 11841-11843.
- Sato D, Awad AA, Chae SH, Yokota T, Sugimoto Y, Takeuchi Y, Yoneyama K (2003). Analysis of strigolactones, germination stimulants for *Striga* and *Orobanchae*, by high-performance liquid chromatography/tandem mass spectrometry. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51, 1162-1168.
- Sato D, Awad AA, Takeuchi Y, Yoneyama K (2005). Confirmation and quantification of strigolactones, germination stimulants for root parasitic plants *Striga* and *Orobanchae*, produced by cotton. *Bioscience Biotechnology & Biochemistry*, 69, 98-102.
- Sheng JH (盛晋华), Zhai ZX (翟志席), Yang TX (杨太新), Guo YX (郭玉海) (2004). Study on biology of parasitic plant. *Review of China Agricultural Science and Technology* (中国农业科技导报), 6, 57-62. (in Chinese with English abstract)
- Sheng JH (盛晋华), Zhang XJ (张雄杰), Liu HY (刘宏义), Li L (李莉) (2006a). The summarize of parasitic plant. *Bulletin of Biology* (生物学通报), 41, 9-13. (in Chinese)
- Sheng JH (盛晋华), Zhang XJ (张雄杰), Liu HY (刘宏义), Li L (李莉) (2006b). Study on the effects of layer accumulation on the seed post-maturation of Desertliving *Cistanche*. *China Seed Industry* (中国种业), 3, 23-24. (in Chinese)
- Sheng JH (盛晋华), Zhang XJ (张雄杰), Liu HY (刘宏义), Li L (李莉) (2006c). The influence of post harvest ripening on content of seed endogenous hormone in *Cistanche deserticola* Y. C. Ma. *Seed* (种子), 25, 1-3. (in Chinese with English abstract)
- Siame BA, Weerasuriya Y, Wood K, Ejeta G, Butler LG (1993). Isolation of strigol, a germination stimulant for *Striga asiatica*, from host plants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 41, 1486-1491.
- Song WJ (宋文坚), Jin ZL (金宗来), Cao DD (曹栋栋), Tang GX (唐桂香), Zhou WJ (周伟军) (2006). Seed germination characteristics of parasitic plant and its host recognition mechanisms. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 335-339. (in Chinese with English abstract)
- Song WJ, Zhou WJ, Jin ZL, Cao DD, Joel DM, Takeuchi Y, Yoneyama K (2005). Germination response of *Orobanchae* seeds subjected to conditioning temperature, water potential and growth regulator treatments. *Weed Research*, 45, 467-476.
- Sugimoto Y, Wigchert SCM, Thuring JWJF, Zwanenburg B (1998). Synthesis of all eight stereoisomers of the germination stimulant sorgolactone. *Journal of Organic Chemistry*, 64, 1259-1267.
- Sun Z, Hans J, Walter MH, Matusova R, Beekwilder J, Verstappen FW, Ming Z, van Echtelt E, Strack D, Bisseling T, Bouwmeester HJ (2008). Cloning and characterisation of a maize carotenoid cleavage dioxygenase (ZmCCD1) and its involvement in the biosynthesis of apocarotenoids with various roles in mutualistic and parasitic interactions. *Planta*, 228, 789-801.
- Thuring JWJF, Heinsman NWJT, Jacobs RWAWM, Nefkens GHL, Zwanenburg B (1997). Asymmetric synthesis of all stereoisomers of the strigol analog GR24. Dependence of the absolute configuration on the stimulatory activity of *Striga hermonthica* and *Orobanchae crenata* seed germination. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 45, 2278-2283.
- Umehara M, Hanada A, Yoshida S, Akiyama K, Arite T, Takeda-Kamiya N, Magome H, Kamiya Y, Shirasu K, Yoneyama K, Kyojuka J, Yamaguchi S (2008). Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 455, 195-200.
- Wigchert SCM, Zwanenburg B (1999). A critical account on the inception of *Striga* seed germination. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 47, 1320-1325.
- Xie XN, Kusumoto D, Takeuchi Y, Yoneyama K, Yamada Y, Yoneyama K (2007). 2'-Epi-orobanchol and solanacol, two unique strigolactones, germination stimulants for root parasitic weeds, produced by tobacco. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55, 8067-8072.
- Xie XN, Yoneyama K, Kusumoto D, Yamada Y, Takeuchi Y, Sugimoto Y, Yoneyama K (2008a). Sorgomol, germination stimulant for root parasitic plants, produced by *Sorghum bicolor*. *Tetrahedron Letters*, 49, 2066-2068.
- Xie XN, Yoneyama K, Kusumoto D, Yamada Y, Yokota T, Takeuchi Y, Yoneyama K (2008b). Isolation and identification of alectrol as (+)-orobanchyl acetate, a ger-

- mination stimulant for root parasitic plants. *Phytochemistry*, 69, 427–431.
- Yasuda N, Sugimoto Y, Kato M, Inanaga S, Yoneyama K (2003). (+)-Strigol, a witchweed seed germination stimulant, from *Menispermum dauricum* root culture. *Phytochemistry*, 62, 1115–1119.
- Yokota T, Sakai H, Okuno K, Yoneyama K, Takeuchi Y (1998). Aletrrol and orobanchol, germination stimulants for *Orobanche minor*, from its host red clover. *Phytochemistry*, 49, 1967–1973.
- Yoneyama K, Takeuchi Y, Ogasawara M, Konnai M, Sugimoto Y, Sassa T (1998). Cotylenins and fusicoccins stimulate seed germination of *Striga hermonthica* (Del.) Benth and *Orobanche minor* Smith. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 46, 1583–1586.
- Yoneyama K, Takeuchi Y, Yokota T (2001). Production of clover broomrape seed germination stimulants by red clover root requires nitrate but is inhibited by phosphate and ammonium. *Physiologia Plantarum*, 112, 25–30.
- Yoneyama K, Xie XN, Kusumoto D, Sekimoto H, Sugimoto Y, Takeuchi Y, Yoneyama K (2007a). 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.
- Yoneyama K, Yoneyama K, Takeuchi Y, Sekimoto H (2007b). Phosphorus deficiency in red clover promotes exudation of orobanchol, the signal for mycorrhizal symbionts and germination stimulant for root parasites. *Planta*, 225, 1031–1038.
- Zehhar N, Ingouj M, Bouya D, Fer A (2002). Possible involvement of gibberellins and ethylene in *Orobanche ramosa* germination. *Weed Research*, 42, 464–469.
- Zhou WJ, Xie XN, Song WJ, Sato D, Takeuchi Y, Yoneyama K (2003). Changes of germination and ABA levels in *Orobanche* seeds under conditions of stress. In: Japanese Society for Chemical Regulation of Plants ed. *Proceedings of 38th Chemical Regulation of Plants*. SASAKI Printing & Publishing Co., LTD., Nagoya, Japan, 41–42.
- Zwanenburg B, Reizelman A (2001). En route to the isolation and characterization of the strigolactone receptor using biotin labeled strigolactone analogues. In: Fer A, Thalouarn P, Joel DM, Musselman LJ, Parker C, Verkleij JAC eds. *Proceedings of the 7th International Parasitic Weed Symposium*. University of Nantes, Nantes, 102–105.

责任编辑: 宋松泉 责任编辑: 李敏