



评述

独角金内酯能抑制植物的分枝并介导植物与枞枝真菌及寄生植物间的相互作用

陈彩艳^{①②}, 邹军煌^{①③}, 张淑英^①, 朱立煌^{①*}

① 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101

② Department of Plant and Soil Sciences, University of Kentucky, Lexington, Kentucky 40546, USA

③ Department of Biology, University of Utah, Salt Lake City, UT 84112, USA

* 联系人, E-mail: lhzhu@genetics.ac.cn

收稿日期: 2009-03-14; 接受日期: 2009-04-30

国家自然科学基金(批准号: 30623011)资助项目

摘要 植物激素在植物生长发育中起着重要的调控作用; 一种激素往往调控多个生理过程, 而植物的某一生理过程则受制于多种激素的协同作用. 独角金内酯(strigolactones)是新近发现的一种植物激素或其前体, 能够抑制植物的分枝和侧芽的生长, 与生长素和细胞分裂素一起调控植物的分枝数量. 独角金内酯类化合物还能促进可与植物共生的真菌(枞枝真菌, Arbuscular Mycorrhizal Fungi)的菌丝分枝生长以促进共生关系的建立, 而枞枝真菌则可帮助植物吸收土壤中的营养物质特别是无机磷. 独角金内酯还能刺激寄生植物如独角金(striga)和列当(orobanche)等的种子的萌发. 这种激素在植物的根中合成, 它既可以向地上部位输送以调节植物的生长, 也可直接释放到土壤中以介导植物与土壤微生物及寄生植物的信号交换. 其生物合成还受到植物营养水平的调节, 当植物处于磷饥饿状态时, 它的合成水平会升高. 根据独角金内酯已知的功能, 可以预测其广泛的应用前景.

关键词独角金内酯
分枝
共生
寄生

植物作为定居的生物, 其生长发育受到一系列的内、外环境因素的影响. 植物在进化中形成了精确的激素信号转导系统以实现其与外界环境(包括其他生物)的信号交流, 同时控制自身的生长以应对内、外环境的变化. 激素通过调节细胞的分裂、分化、生长和死亡来调节植物的形态、种子萌发、花周期调控、叶片衰老和果实成熟等. 当植物所处的环境发生变化或与其他生物相互作用时, 植物可以通过调节体内的激素水平而对变化的环境作出反应. 经典的植物激素有 5 种, 即脱落酸(Abscisic acid, ABA)、生长素(Auxins)、细胞分裂素(Cytokinins, CKs)、赤霉素

(Gibberellins, GAs)和乙烯(Ethylene). 除此之外, 油菜素内酯(Brassinolides)、水杨酸(Salicylic acid)和茉莉酸(Jasmonates)等物质已被广泛接受为植物激素. 此外, 一氧化氮(Nitric oxide)、葡萄糖(glucose)、肽类激素(Systemin)以及多胺(Polyamines)等也具有激素类似的信号分子的作用^[1~3]. 各类植物激素都具有独立的生物学功能, 但调节植物的某一生长或生理反应过程往往是由多种激素协同作用完成的^[3]. 最近研究发现, 独角金内酯(Strigolactones)作为一类新的植物激素能够抑制植物侧枝的形成^[4,5], 它与生长素和细胞分裂素协同控制植物的侧枝生长, 以维持

植物的株型. 另外, 在植物与共生真菌及其寄生植物相互作用的过程中, 独角金内酯还起到信号分子的作用, 它可以促进枞枝菌共生真菌(Arbucular Mycorrhizal Fungi)的分枝和诱导寄生植物如独角金(*Striga* spp.)、列当(*Orobancha* spp.)种子的萌发^[6-8]. Klee^[9]认为, 独脚金内酯的双重生物学功能(抑制分枝和促进共生)表明其在协调植物地上部分和地下部分的生长过程中起着关键的作用. 共生关系的形成可以促进植物根的生长, 并进而促进芽的生长. 在共进化过程中, 在根际的寄生植物通过其种子感知独脚金内酯的存在而判断寄主植物的存在, 从而启动新的生命周期. 这也表明该化合物对植物的生长发育具有重要的影响.

1 独角金内酯的结构及合成

独角金内酯是一类倍半萜烯化合物, 其骨架结

构由 4 个环组成, 由类胡萝卜素代谢产生^[10], 主要在植物的根中合成. 目前已经从很多植物的根中分离出独角金内酯, 与之合成相关的基因存在于所有的高等植物中^[9,11]. 在天然产物中主要有 5 种独脚金内酯: 5-脱氧独角金醇(5-deoxystrigol)、独脚金醇(Strigol)、高粱内酯(Sorgolactone)、Alectrol 和列当醇(Orobanchol); 人工合成的类似物有 GR24, GR6 和 GR7 等^[11,12], 结构如图 1 所示. 虽然在植物中独角金内酯合成的具体途径还不很清楚, 但对几种植物的遗传分析表明, 独角金内酯的产生源于胡萝卜素的裂解产物^[4,5,13]. 目前已知有 3 个酶参与这一过程, 胡萝卜素裂解双加氧酶 7(CCD7, MAX3/RMS5/HTD1/D17)^[14-16]、胡萝卜素裂解双加氧酶 8(CCD8, MAX4/RMS1/DAD1/D10)^[17-19]和细胞色素 P450 单加氧酶(Cyt P450, MAX1)^[20]. 已知倍半萜烯类化合物有两个相互独立的合成途径, 即细胞质中的甲瓦龙酸途径

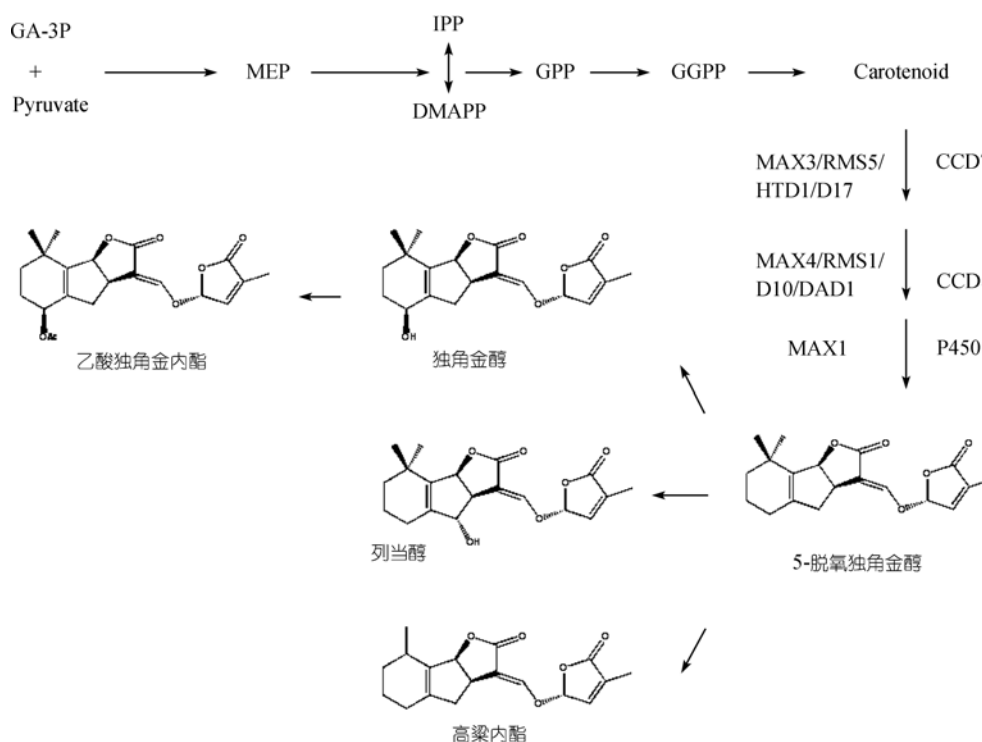


图 1 独角金内酯的结构及其合成途径

独角金内酯在植物细胞质中经过 MEP 途径合成, 内胡萝卜素是其前体. 经过 CCD7, CCD8, P450 等酶的作用后, 合成第一个活性产物 5-脱氧独角金醇, 然后经过其他途径合成其他独角金内酯类化合物. 缩写: GA-3P, D-glyceraldehyde-3-P; MEP, 2-C-methyl-D-erythritol 4-P; IPP, isopentenyl diphosphate; DMAPP, dimethylallyl diphosphate; GPP, geranyl diphosphate; GGPP, geranylgeranyl diphosphate; CCD, carotenoid cleavage dioxygenase; P450, cytochrome P450 monooxygenase

(mevalonic acid pathway)和质体中的甲基赤藓糖醇途径(methylerythritol phosphate pathway, MEP). 独角金内酯是通过 MEP 途径合成的(图 1), 它的 ABC 环是通过 MEP 途径剪切 C40 类胡萝卜素而来的, 偶联上 D 环(丁烯羟酸内酯), 经烯醇醚, 便可合成 5-脱氧独角金醇^[10]. 5-脱氧独角金醇是独角金内酯合成途径中的第一个活性产物, 是其他几种物质合成的分枝点. 通过在 C-4 和 C-5 的羟基化作用, 5-脱氧独角金醇可以进一步转换成列当醇和独角金醇. 独角金醇可进一步乙酯化而形成独角金乙酯. 高粱内酯是通过 5-脱氧独角金醇氧化去甲基化而形成的^[10,11]. 在独角金内酯的分子中通过醚酯键相连的 C 环和 D 环对于独角金内酯的生物学活性是必需的^[21]. 而独角金内酯固有的不稳定性主要是其 C, D 环之间的醚酯键易被亲核试剂(nucleophilic agent, 包括水)水解所致. Akiyama 和 Hayashi^[11]发现所有高活性的独角金内酯用亲核试剂如纯的甲醇或甲醇水溶液浓缩后会很快丢失对枞枝菌的诱导分枝活性, 因此认为 C 环和 D 环对于其诱导枞枝菌分枝也是必需的.

2 独角金内酯抑制植物分枝

植物具备分枝的能力是植物规避伤害(如顶芽丧失)和适应外界环境而产生的一种保护机制, 而且分枝的特性也是决定植物各种形态结构的一个重要因素. 植物分枝的发生与否受到遗传、发育和环境等因素的调控^[12,22,23]. 植物分枝的形成一般包含两个关键的发育过程: 叶腋内腋芽的起始和腋芽的萌发及分枝的生长^[23]. 生长素和细胞分裂素是影响植物分枝发育的两种传统的生长激素, 植物顶芽产生的生长素抑制植物分枝的形成(顶端优势), 而细胞分裂素能直接促进腋芽的萌发形成分枝^[22,24-27]; 另外, 在控制植物分枝形成的过程中, 来自顶芽的生长素抑制下部节间内细胞分裂素的合成^[28]. 最近研究^[4,5]表明, 除了生长素和细胞分裂素外, 独角金内酯或其相关的化合物是抑制植物分枝的新的激素类物质. 最初, 对一系列豌豆的多分枝(*rms*)突变体和拟南芥的多分枝(*max*)突变体的嫁接实验研究表明, 在植物中存在一种新的控制分枝生长的物质^[29,30]. 随后, 借助于这些突变体在拟南芥和豌豆中分离了控制分枝生长的

基因 *MAX4/RMS1* 和 *MAX3/RMS5*, 并发现这些基因编码的蛋白分别是胡萝卜素裂解双加氧酶 8(*CCD8*)和 7(*CCD7*); 根据它们的遗传和生化功能可以推测在植物中存在一种新激素, 这种推测的激素由胡萝卜素衍生并可调控植物的分枝生长^[14,19,31]. 在水稻中对多分枝突变体 *htd1* 和 *d10* 的研究也表明这种类似的新激素物质也存在于单子叶植物中^[16,17]. 这说明在单子叶植物和双子叶植物的分枝调控中, 这类新激素具有保守的功能. 最近, Comez-Roldan 等人^[4]和 Umehara 等人^[5]同时且独立地在豌豆(*Pisum sativum*)、水稻(*Oryza sativa*)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的多分枝突变体中揭示了独角金内酯类化合物的含量与分枝增加的关系, 即独角金内酯的量降低, 分枝增加, 而且通过体外施加独角金内酯则可挽救植物的突变表型. 在拟南芥、豌豆和水稻中还有一类表型与 *max*, *rms* 和 *htd1/d10* 相似的多分枝突变体(*max2/rms4/d3*), 以往的研究表明它们的突变涉及分枝抑制信号受体的功能缺失^[15,30,32]. 对这些突变体施加独角金内酯就不能使突变体恢复成野生型. 这些实验清楚地表明独角金内酯很可能就是原来推测的抑制植物分枝的新激素, 或者至少是这类激素的前体.

值得注意的是, 许多研究表明, 在控制植物分枝生长过程中, 独角金内酯与生长素以及细胞分裂素相互作用. 在拟南芥中, *Max4* 突变体的侧芽对顶端施用的外源生长素表现出抗性^[19], 说明独角金内酯途径和生长素途径对侧芽生长的抑制作用都是必需的. 在 *max* 突变体中, 生长素输出载体 PIN 蛋白会过度积累, 表明独角金内酯信号系统可以通过调控生长素的运输而起作用^[33,34]. 反过来, 生长素也对独角金内酯信号系统具调控作用. 例如, 在豌豆中, 野生型植物去尖后 *RMS1* 的转录显著降低, 但这种降低可以被外源施加的生长素所阻止, 而野生型豌豆在被施加外源生长素后, 其 *RMS1* 的表达量有少许增加^[35]. 在水稻中, *HTD1* 在整株幼苗中和 *D10* 基因在幼苗茎尖中的表达都被外源生长素所诱导^[16,17]. 而有关细胞分裂素与调控植物分枝的研究表明, 在茎分枝增加信号(shoot-multiplication signal)途径中存在一个能从茎向下移动到根的反馈信号来调节根木质部汁液中的细胞分裂素的水平^[29,35-37].

3 独角金内酯促进枞枝菌菌丝的分枝

在自然的生态系统中, 植物往往能与多种微生物形成共生关系, 其中对整个生态系统而言最重要也最具有经济价值的是与枞枝真菌形成的共生关系^[38,39]. 这种共生关系在世界各地广泛分布, 能形成这种共生关系的植物包括80%高等植物和部分厥类植物以及一些苔藓植物. 而共生真菌枞枝菌属于球囊菌门(Glomeromycota), 是专性活体共生真菌, 只有在共生植物存在的前提下, 才能完成其生活史^[40]. 真菌穿透植物根的皮肤并在那里生长, 通过不断的二叉分支最终形成特有的枞枝状结构(Arbucular), 从而给共生体之间提供营养交换的场所^[39,41]; 同时, 在植物根外高度发达的菌丝可以帮助植物吸收各种营养物质, 除了最主要的无机磷外, 还帮助植物吸收氮和其他微量元素. 作为交换, 真菌能从植物中获取有机物以维持自身生长的需要^[42,43]. 这种共生关系的形成还可以提高植物抵抗各种生物胁迫和非生物胁迫的能力^[44~46]. 根据化石资料显示, 起源于大约4亿年前的这种共生关系在植物从水生过渡到陆生的进化过程中起着重要作用^[47~49]. 另外, 这种共生关系也是地球的生态系统中最重要共生关系之一, 它对植物的生物多样性、生态系统的可变性以及生态系统的产能都具有重大影响^[50,51].

植物与真菌形成的共生关系起始于彼此之间的信号交换^[38]. 植物的根通过释放一种“分枝因子”(branching factor)诱导刚从孢子萌发而出的菌丝强烈分枝以增加菌丝接触到植物的机会. 同时真菌也释放一种叫“真菌因子”(Myc factor)以诱导植物根中的基因表达发生变化, 从而为与真菌的结合做好准备^[52,53]. 目前还不清楚真菌因子的具体化学成分, 但分枝因子已被证实是独角金内酯^[6,7]. 独角金内酯能够诱导真菌菌丝的分枝和改变真菌的生理状况并激活真菌的线粒体. 独角金内酯可在皮克或纳克水平上发挥作用, 每个培养皿中含30 pg的5-脱氧独角金醇的天然提取物就能诱导 *Gigaspora margarita* 的分枝. 高粱内酯、独角金醇及列当醇也有相似的诱导菌丝分枝的活性^[11]. Becard等人^[54]证实人工合成的独角金内酯类似物GR7和GR24也能诱导 *Gigaspora rosea*

的菌丝分枝. 在受到这些化学物质诱导后, 这些真菌细胞的呼吸作用明显加快^[11,54], 这可能与菌丝分枝需要不断的消耗能量有关.

4 独角金内酯诱导寄生植物种子的萌发

寄生植物如独角金、列当对农作物有着巨大的破坏性, 它们的根寄生在寄主植物的根上掠夺其营养和水分^[8]. 大多数寄生植物是专性寄生, 只有在寄主存在的情况下才能生长. 寄生植物生长的第一步就是种子的萌发. 寄生植物的种子都非常小, 贮藏的营养有限. 它们一旦萌发就必须在几天之内接触到寄主并寄生其上, 否则就会死去. 在自然环境下, 寄生植物的种子在没有寄主存在时保持休眠状态, 只有在寄主存在的情况下寄生植物的种子才会开始萌发. 寄主植物根所分泌的物质对它们的种子的萌发具有诱导作用, 只有感受到这些刺激物质存在时种子才开始萌发. 目前已从寄主植物根中分离出多种刺激物, 它们都是独角金内酯类化合物^[8]. 独角金内酯在土壤中的寿命非常短, 寄生植物种子可以通过感知这种物质而感知到寄主的位置并促使自己的根朝寄主定向生长. 独角金内酯对寄生植物种子具有高度的生物活性, 在皮克水平上就能促进50%的种子萌发.

5 独角金内酯对植物的分枝、真菌的共生及寄生植物的种子萌发的协调控制

在植物根中独角金内酯的合成受植物营养状况的调控. 当土壤中磷缺乏时, 独角金内酯的合成会增加, 反之则会下降^[55]. 与此对应的是, 植物的分枝也与其营养状况相关, 植物在缺乏营养的条件下分枝会受到抑制^[56]. 同时, 植物与枞枝菌根真菌的共生关系也受到植物营养状况的影响, 植物处于饥饿状态下时会促进与枞枝菌根真菌形成共生关系. 由此可以得出如下的开源节流的调控模式(图2): 当土壤中营养缺乏时, 植物根会加速合成独角金内酯并释放到土壤中, 促进共生真菌与自身的根形成共生关系, 从而改善自身的营养; 同时, 独角金内酯向地上部分输送以限制自身的分枝以节约使用有限的营养. 然而, 在这种状况下根际的寄生植物的种子却会趁机

而入, 劫持宿主植物的这种信号, 通过这种信号感知寄主的存在而发芽并寄生在植物上. 当植物与真菌的共生关系形成后, 植物的营养状况会因为共生真菌的作用而得到改善, 植物也会随之而减少独角金内酯的合成, 促进植物的分枝形成并减少与真菌的共生, 这时根际寄生植物也会因少了这种刺激因子而得以控制. 上述模式已得到实验的支持, Lopez-Raez 等人^[13]发现, 西红柿的独角金内酯受到磷饥饿的诱导. Elias 和 Safir^[57]以及 Nagahashi 和 Douds^[58]等人先后报道了在磷饥饿状态下的植物根的提取物比磷饱和状态下的根提取物更能诱导枞枝菌菌丝分枝. 枞枝菌根真菌的共生作用是自我调节的, 这种自我调节功能至少部分是通过独角金内酯来完成的^[59].

在磷缺乏的土壤中寄生植物对宿主植物的侵害比在富含磷元素的土壤中要严重得多^[60], 当对土壤中施加磷肥时可以减轻寄生植物的危害^[61]. 已有报道认为植物与枞枝菌形成共生关系后可以减轻独角金对高粱和玉米等作物的侵袭^[62,63]. 通过对根的提取物测试表明, 这种对寄生植物的抑制作用是在宿主植物与真菌的共生关系形成后由独角金内酯的合成减少所致^[64].

6 独角金内酯的生物学用途

独角金内酯的三重生物学特性使得这种化合物具有广阔的应用前景. 根寄生杂草种子一旦萌发, 如果其接触不到寄主根会在一周内死亡. 因此可以通

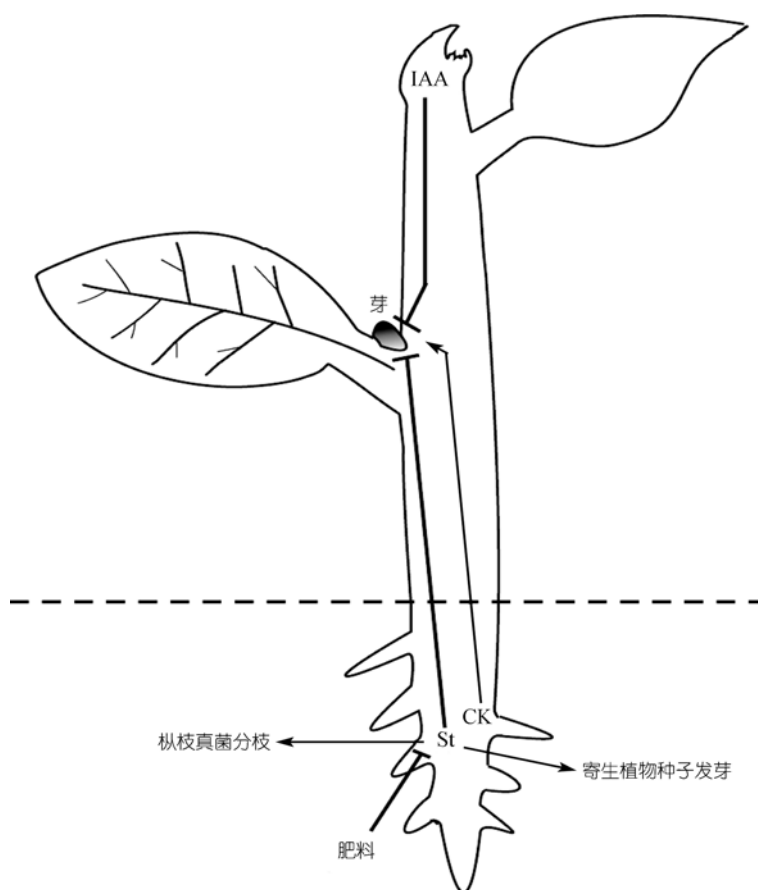


图 2 独角金内酯与生长素和细胞分裂素共同调节植物的分枝

独角金内酯在植物根中合成, 向上运输至叶腋处抑制腋芽的生长. 而生长素在植物顶芽中合成, 向下运输抑制腋芽的生长. 细胞分裂素在植物根尖合成后向上运输, 促进腋芽的生长. 独角金内酯还可以促进共生真菌的共生. 其合成受到土壤营养状况的调节. 缩写: IAA, indole-3-acetic acid; CK, cytokinin; St, strigolactone

过合成一种便宜的独角金内酯类似物来控制杂草, 在作物播种或出苗前适量施用这种激素农药便可诱导未成熟寄生植物种子的萌发. 人们还可以利用独角金内酯抑制植物分枝的特性借助于人工合成的类似物来控制农作物的分枝, 如对水稻小麦等作物可以在生长后期施加独角金内酯类似物来抑制无效分蘖的形成, 以塑造高产优质的理想株型. 而对于花卉和果树也可以施用独角金内酯的拮抗剂或合成途径中的抑制剂来促进植物的分枝而达到多开花和多结果的目的.

7 展望

虽然目前尚不能完全排除独角金内酯这类物质本身是这种新的植物激素的前体的可能性, 但它们

具有的上述三项生物学功能是可以确定的. 对于独角金内酯的生物合成途径及其信号转导途径的深入研究将有助于进一步地了解这种化合物及与之相关的生物学现象. 值得一提的是单子叶模式植物水稻似乎是研究独角金内酯的理想材料. 虽然在拟南芥这种双子叶模式植物的根中也能合成独角金内酯, 但其浓度非常低^[65], 而且拟南芥也不是枞枝菌的寄主. 水稻中有很多独角金内酯合成和信号传导的突变体, 对这些突变体已有较深入的研究^[16,17]. 水稻也是一枞枝菌的寄主, 两者能高效地形成共生关系, 并且对其相关的信号转导途径已有深入的研究^[66-70]. 考虑到水稻是世界上最重要的粮食作物之一, 可以相信, 上述研究的深入及对独角金内酯的应用必然会对水稻的增产有重要意义.

参考文献

- 1 McGurl B, Pearce G, Orozco-Cardenas M, et al. Structure, expression, and antisense inhibition of the systemin precursor gene. *Science*, 1992, 255(5051): 1570—1573
- 2 McSteen P, Zhao Y. Plant hormones and signaling: common themes and new developments. *Dev Cell*, 2008, 14(4): 467—473
- 3 Rost T L, Weier T E. *Botany, an introduction to plant biology*. New York: Wiley, 1979. 155—170
- 4 Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 2008, 455(7210): 189—194
- 5 Umehara M, Hanada A, Yoshida S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 2008, 455(7210): 195—200
- 6 Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 2005, 435(7043): 824—827
- 7 Besserer A, Puech-Pages V, Kiefer P, et al. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS Biol*, 2006, 4(7): e226
- 8 Bouwmeester H J, Matusova R, Zhongkui S, et al. Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6(4): 358—364
- 9 Klee H. Plant biology: hormones branch out. *Nature*, 2008, 455(7210): 176—177
- 10 Matusova R, Rani K, Verstappen F W, et al. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanch*e spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiol*, 2005, 139(2): 920—934
- 11 Akiyama K, Hayashi H. Strigolactones: chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. *Ann Bot (Lond)*, 2006, 97(6): 925—931
- 12 Beveridge C A, Weller J L, Singer S R, et al. Axillary meristem development. Budding relationships between networks controlling flowering, branching, and photoperiod responsiveness. *Plant Physiol*, 2003, 131(3): 927—934
- 13 Lopez-Raez J A, Charnikhova T, Gomez-Roldan V, et al. Tomato strigolactones are derived from carotenoids and their biosynthesis is promoted by phosphate starvation. *New Phytol*, 2008, 178(4): 863—874
- 14 Booker J, Auldrige M, Wills S, et al. MAX3/CCD7 is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule. *Curr Biol*, 2004, 14(14): 1232—1238
- 15 Johnson X, Bricch T, Dun E A, et al. Branching genes are conserved across species. Genes controlling a novel signal in pea are co-regulated by other long-distance signals. *Plant Physiol*, 2006, 142(3): 1014—1026

- 16 Zou J, Zhang S, Zhang W, et al. The rice HIGH-TILLERING DWARF1 encoding an ortholog of *Arabidopsis* MAX3 is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds. *Plant J*, 2006, 48(5): 687—698
- 17 Arite T, Iwata H, Ohshima K, et al. DWARF10, an RMS1/MAX4/DAD1 ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice. *Plant J*, 2007, 51(6): 1019—1029
- 18 Snowden K C, Simkin A J, Janssen B J, et al. The *Decreased apical dominance1/Petunia hybrida CAROTENOID CLEAVAGE DI-OXYGENASE8* gene affects branch production and plays a role in leaf senescence, root growth, and flower development. *Plant Cell*, 2005, 17(3): 746—759
- 19 Sorefan K, Booker J, Haurogne K, et al. MAX4 and RMS1 are orthologous dioxygenase-like genes that regulate shoot branching in *Arabidopsis* and pea. *Genes Dev*, 2003, 17(12): 1469—1474
- 20 Booker J, Sieberer T, Wright W, et al. MAX1 encodes a cytochrome P450 family member that acts downstream of MAX3/4 to produce a carotenoid-derived branch-inhibiting hormone. *Dev Cell*, 2005, 8(3): 443—449
- 21 Mangnus E, Zwanenburg B. Tentative molecular mechanisms for germination stimulation of *Striga* and *Orobanch*e seeds by strigol and its synthetic analogues. *J Agric Food Chem*, 1992, 40: 1066—1070
- 22 Leyser O. Regulation of shoot branching by auxin. *Trends Plant Sci*, 2003, 8(11): 541—545
- 23 Shimizu-Sato S, Mori H. Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. *Plant Physiol*, 2001, 127(4): 1405—1413
- 24 Chatfield S P, Stirnberg P, Forde B G, et al. The hormonal regulation of axillary bud growth in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2000, 24(2): 159—169
- 25 Cline M G. Apical dominance. *The Botanical Review*, 1991, 57: 318—358
- 26 Ongaro V, Leyser O. Hormonal control of shoot branching. *J Exp Bot*, 2008, 59(1): 67—74
- 27 Thimann K V, Skoog F. Studies on the Growth Hormone of Plants: . The inhibiting action of the growth substance on bud development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1933, 19(7): 714—716
- 28 Shimizu-Sato S, Tanaka M, Mori H. Auxin-cytokinin interactions in the control of shoot branching. *Plant Mol Biol*, 2008, 69(4): 429—435
- 29 Morris S E, Turnbull C G, Murfet I C, et al. Mutational analysis of branching in pea. Evidence that Rms1 and Rms5 regulate the same novel signal. *Plant Physiol*, 2001, 126(3): 1205—1213
- 30 Stirnberg P, van De Sande K, Leyser H M. MAX1 and MAX2 control shoot lateral branching in *Arabidopsis*. *Development*, 2002, 129(5): 1131—1141
- 31 Schwartz S H, Qin X, Loewen M C. The biochemical characterization of two carotenoid cleavage enzymes from *Arabidopsis* indicates that a carotenoid-derived compound inhibits lateral branching. *J Biol Chem*, 2004, 279(45): 46940—46945
- 32 Ishikawa S, Maekawa M, Arite T, et al. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(1): 79—86
- 33 Bennett T, Sieberer T, Willett B, et al. The *Arabidopsis* MAX pathway controls shoot branching by regulating auxin transport. *Curr Biol*, 2006, 16(6): 553—563
- 34 Lazar G, Goodman H M. MAX1, a regulator of the flavonoid pathway, controls vegetative axillary bud outgrowth in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(2): 472—476
- 35 Foo E, Morris S E, Parmenter K, et al. Feedback regulation of xylem cytokinin content is conserved in pea and *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2007, 143(3): 1418—1428
- 36 Beveridge C A. Long-distance signaling and a mutational analysis of branching in pea. *Plant Growth Regul*, 2000, 32: 193—200
- 37 Beveridge C A, Murfet I C, Kerhoas L, et al. The shoot controls zeatin riboside export from pea roots. Evidence from the branching mutant rms4. *Plant J*, 1997, 11: 339—345
- 38 Gianinazzi-Pearson V. Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi: getting to the roots of the symbiosis. *Plant Cell*, 1996, 8(10): 1871—1883
- 39 Harrison M J. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annu Rev Microbiol*, 2005, 59: 19—42
- 40 Schüssler A, Schwarzott D, Walker C. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mol Res*, 2001, 105: 1413—

- 41 Harrison M J. The arbuscular mycorrhizal symbiosis: an underground association. *Trends Plant Sci*, 1997, 2: 54—56
- 42 Brundrett M C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol*, 2002, 154: 275—304
- 43 Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*. San Diego, CA: Academic Press, 1997
- 44 Liu J, Maldonado-Mendoza I, Lopez-Meyer M, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis is accompanied by local and systemic alterations in gene expression and an increase in disease resistance in the shoots. *Plant J*, 2007, 50(3): 529—544
- 45 Pozo M J, Azcon-Aguilar C. Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10(4): 393—398
- 46 Ruiz-Lozano J M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza*, 2003, 13(6): 309—317
- 47 Heckman D S, Geiser D M, Eidell B R, et al. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science*, 2001, 293(5532): 1129—1133
- 48 Redecker D, Kodner R, Graham L E. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science*, 2000, 289(5486): 1920—1921
- 49 Remy W, Taylor T N, Hass H, et al. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1994, 91(25): 11841—11843
- 50 Finlay R D. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *J Exp Bot*, 2008, 59(5): 1115—1126
- 51 van der Heijden MGA, Klironomos J N, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Natures* 1998, 396: 69—72
- 52 Kosuta S, Chabaud M, Loughon G, et al. A diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific MtENOD11 expression in roots of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*, 2003, 131(3): 952—962
- 53 Navazio L, Moscaticello R, Genre A, et al. A diffusible signal from arbuscular mycorrhizal fungi elicits a transient cytosolic calcium elevation in host plant cells. *Plant Physiol*, 2007, 144(2): 673—681
- 54 Becard G, Roux C, Sejalón-Delmas N, et al. Modulators of the development of mycorrhizal fungi with arbuscules, and uses thereof. WO Patent W, 2005/077177A2
- 55 Yoneyama K, Yoneyama K, Takeuchi Y, et al. Phosphorus deficiency in red clover promotes exudation of orobanchol, the signal for mycorrhizal symbionts and germination stimulant for root parasites. *Planta*, 2007, 225(4): 1031—1038
- 56 McSteen P. Hormonal regulation of branching in grasses. *Plant Physiol*, 2009, 149(1): 46—55
- 57 Elias K S, Safir G R. Hyphal elongation of *Glomus fasciculatus* in response to root exudates. *Appl Environ Microbiol*, 1987, 53(8): 1928—1933
- 58 Nagahashi G, Douds D D Jr. Isolated root caps, border cells, and mucilage from host roots stimulate hyphal branching of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora gigantea*. *Mycol Res*, 2004, 108(Pt 9): 1079—1088
- 59 Vierheilig H, Lerat S, Piche Y. Systemic inhibition of arbuscular mycorrhiza development by root exudates of cucumber plants colonized by *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza*, 2003, 13(3): 167—170
- 60 Yoneyama K, Takeuchi Y, Yokota T. Production of clover broomrape seed germination stimulants by red clover root requires nitrate but is inhibited by phosphate and ammonium. *Physiol Plant*, 2001, 112(1): 25—30
- 61 Southwood O R. The effect of superphosphate application, 2,4-DB and grazing on broom-rape (*Orobanche minor*) in a subterranean clover pasture. *Weed Res*, 1971, 11: 240—246
- 62 Gworgwor N A, Weber H C. Arbuscular mycorrhizal fungi-parasite-host interaction for the control of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Mycorrhiza*, 2003, 13(5): 277—281
- 63 Lenzemo V W, Kuyper T W, Kropff M J, et al. Field inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi reduces *Striga hermonthica* performance on cereal crops and has the potential to contribute to integrated *Striga* management. *Field Crops Res*, 2005, 91(1): 51—61
- 64 Bouwmeester H J, Roux C, Lopez-Raez J A, et al. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends Plant Sci*, 2007, 12(5): 224—230
- 65 Westwood J H. Characterization of the *Orobanche-arabidopsis* system for studying parasite-host interactions. *Weed Science*, 2000,

48(6): 742—748

- 66 Gutjahr C, Banba M, Croset V, et al. Arbuscular mycorrhiza-specific signaling in rice transcends the common symbiosis signaling pathway. *Plant Cell*, 2008, 20(11): 2989—3005
- 67 Banba M, Gutjahr C, Miyao A, et al. Divergence of evolutionary ways among common sym genes: *CASTOR* and *CCaMK* show functional conservation between two symbiosis systems and constitute the root of a common signaling pathway. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49(11): 1659—1671
- 68 Chen C, Ane J M, Zhu H. OsIPD3, an ortholog of the *Medicago truncatula* DMI3 interacting protein IPD3, is required for mycorrhizal symbiosis in rice. *New Phytol*, 2008, 180(2): 311—315
- 69 Chen C, Fan C, Gao M, et al. Antiquity and function of *CASTOR* and *POLLUX*, the twin ion channel-encoding genes key to the evolution of root symbioses in plants. *Plant Physiol*, 2009, 149(1): 306—317
- 70 Chen C, Gao M, Liu J, et al. Fungal symbiosis in rice requires an ortholog of a legume common symbiosis gene encoding a Ca^{2+} /calmodulin-dependent protein kinase. *Plant Physiol*, 2007, 145(4): 1619—1628