

独脚金内酯的多重生物学功能*

任承钢¹ 孔存翠^{1,2} 王计平² 李润植² 解志红^{1†}

(1 中国科学院烟台海岸带研究所, 山东 烟台 264000)

(2 山西农业大学农学院, 山西 晋中 030800)

摘要 独脚金内酯是独脚金醇类化合物的总称,是一种倍半萜内酯,来自类胡萝卜素生物合成途径。近年来研究发现,独脚金内酯不仅具有刺激种子发芽,还具有诱导丛枝菌根真菌分支和抑制植物分枝等多重生物学功能。独脚金内酯的多重角色在植物自身发育与周围环境的协调过程中发挥着重要作用。为了深入了解独脚金内酯,笔者归纳了其所具有的多重“角色”:种子萌发刺激物,共生信号物质及新型植物激素,并进一步探讨了各种功能与其结构的内在关系,为独脚金内酯的深入研究提供借鉴。

关键词 独脚金内酯;发芽刺激物;信号物质;植物激素

独脚金内酯(strigolactones, SLs)是一类天然独脚金醇类化合物的总称,是一种倍半萜内酯。起初,研究者们发现独脚金内酯可以诱导根寄生植物种子萌发^[1],随后研究发现,独脚金内酯还可以促进丛枝菌根(Arbuscular mycorrhizal, AM)真菌分支^[2]。最近陆续有研究表明,独脚金内酯可以作为一种植物激素来调节植物生长发育过程^[3,4],如抑制植物分枝生长、控制中胚轴伸长、促进侧根形成等。

尽管独脚金内酯具有不同的生物学功能,但是目前已经从不同植物中分离出的数十种独脚金内酯类似物的化学结构却是相似的,所有类似物均具有相同的碳骨架,由三环内酯(Tricyclic lactone, ABC 三环)通过烯醇醚键与 α, β -不饱和呋喃环(α, β -unsaturated furanone moiety, D 环)耦合形成的。类似物之间的不同之处在于 AB 环上的取代基不同^[5], AB 环取代基的不同导致了独脚金内酯种类的多样性。常见的独脚金内酯有 5-脱氧独脚金醇(5-deoxy strigol, 5-DS)、独脚金醇(strigol)、乙酸独脚金内酯(strigyl acetate)、黑蒴醇(alectrol)、高粱内酯(sorgolactone)、列当醇(orobanchol)、solanacol 等^[6],

其中 5-DS 在植物体中含量较高,广泛存在于高粱、玉米、水稻、拟南芥等多种植物中^[7]。

已有研究表明,所有独脚金内酯均来自类胡萝卜素(carotenoid)生物合成途径^[8],以类胡萝卜素为前体物质,经过一系列的酶促反应裂解而成。其中 5-脱氧独脚金醇是独脚金内酯生物合成途径中的第一个活性产物^[9],其他独脚金内酯都是 5-脱氧独脚金醇的衍生物,见图 1,其 C-4、C-5 和 C-9 位在细胞色素 P450 的催化下,发生羟基化作用,可以转化成列当醇、独脚金醇和 sorgomol。独脚金醇和列当醇经过 O-乙酰化又可以分别形成乙酸独脚金内酯^[10]和黑蒴醇;sorgomol 则可以在 C-9 位发生氧化脱羧作用而形成高粱内酯。solanacol 作为第一个出现苯环结构的独脚金内酯^[8],其 C-2' 的立体结构还没有完全确定,类似物上不同的取代基是否还导致了独脚金内酯的多重生物学功能呢?随着不同独脚金内酯类似物的发现,其功能也在不断丰富中,且对植物的生长发育起着不可或缺的作用。为了探讨独脚金内酯结构与功能的关系,为其深入研究提供借鉴,本文对独脚金内酯的多重生物学功能进行

收稿日期:2017-06-05

* 中科院百人计划项目、山东省自主创新及成果转化专项(2014ZZCX07303)、院重点部署项目(KZZD-EW-14)、烟台市科技发展计划(2013JH021)、烟台市重点研发计划(2016ZH074)项目和国家自然科学基金(31370108, 31570063)资助

† 通讯作者: E-mail: zhxie@yic.ac.cn

作者简介:任承钢(1985—),男,助理研究员,主要从事盐碱土壤生物修复方面的研究。E-mail: cegen@yic.ac.cn

系统全面的综述,并对相关研究方向进行了展望。

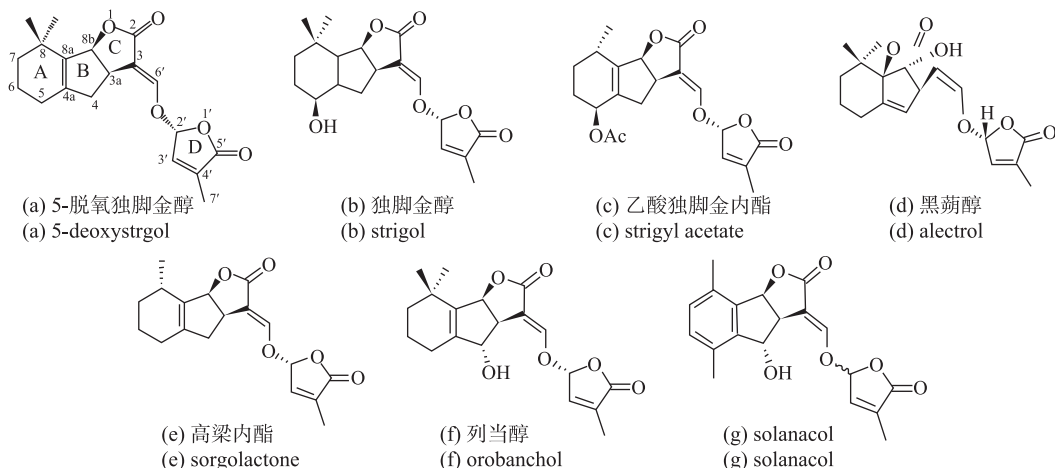


图1 独脚金内酯

Fig.1 strigolactones

1 寄生植物萌发刺激物

在早期研究中,独脚金内酯首先作为独脚金(*Striga*)萌发刺激物从非寄主植物棉花根分泌物中被分离出来。列当(*Orobanche* spp.)和独脚金(*Striga* spp.)是两种最具破坏性的根寄生植物^[11],在全球大部分地区,列当与独脚金作为很多粮食、蔬菜作物的侵入者,肆意疯长,严重影响作物产量,甚至导致绝收^[12]。列当与独脚金的种子均极小(0.2~0.4 mm)且数量庞大,仅单株植物就可以产生约50万的种子,这些种子寿命很长,多达数年,遇到适宜环境则大量繁殖,但是这些种子自身所含的养分储备很少,仅靠自身养分发芽后无法长期存活,除非它们寄生到寄主植物上。这种寄生关系的互动是由于寄主植物产生的一种萌发刺激物—独脚金内酯^[13],如图2所示。

目前研究表明,可以利用独脚金内酯这一特性,采用诱捕作物来消灭寄生杂草——列当与独脚金。所谓诱捕作物是指根系可以分泌独脚金内酯而不会被寄生,并能正常收获的作物。植物种子发芽后短时间不能寄生就会死亡,这种发芽称为“自杀发芽”。寄生杂草种子经独脚金内酯刺激而萌发后不寄生到植物根上就会产生“自杀发芽”现象。所以,可以利用任何能够分泌独脚金内酯的作物来防除寄生杂草,研究表明小麦与田菁就是相对良好的诱捕作物^[14]。诱捕作物与寄主作物间作、轮作或套种是防除寄生杂草经济高效的生态型措施。利用这种生

态措施,不仅可以减少寄生杂草种子的土壤库存,还可以在出苗前进行防治,可以显著减轻寄生杂草对寄主植物的危害。

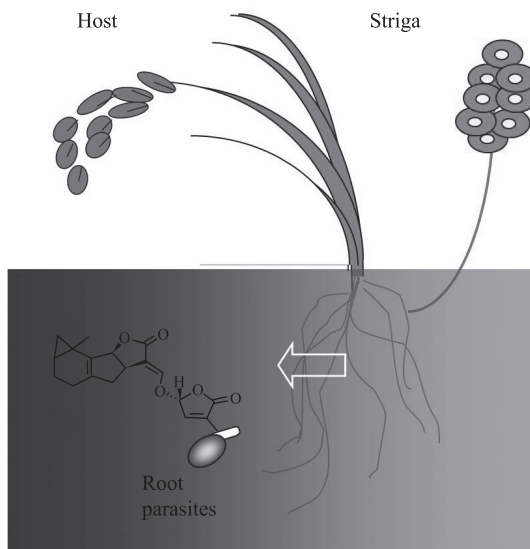


图2 独脚金内酯刺激列当种子萌发

Fig.2 *Striga* germination is induced by strigolactones produced by host plant roots

2 丛枝菌根真菌共生信号物质

后来的研究发现,独脚金内酯不仅作为根寄生植物的发芽刺激物,还可以诱导丛枝菌根(AM)真菌菌丝分支。Akiyama等发现从百脉根分泌物中分离出来的5-脱氧独脚金醇可以感知丛枝菌根真菌

菌丝,促进其分支产生。并且进一步研究表明,其他的独脚金内酯类似物,比如独脚金醇、列当醇、黑朔醇以及人工合成的 GR24 都具有类似的作用^[15]。

AM 真菌隶属于球囊菌门,是一类分布广且种类多的土壤微生物^[16]。AM 真菌作为一种古老的陆地真菌,起源于 4.6 亿年前的奥陶纪^[17]。在 AM 真菌与植物根系形成的共生关系中,AM 真菌通过其广阔的根外菌丝将植物所需矿质元素及水分输送给宿主植物,从而促进宿主植物生长发育,反之,植物为 AM 真菌提供光合作用产生的有机碳。AM 共生对陆地生态系统的可持续性具有相当重要的作用,然而目前真菌与植物共生的功能与分子机制却仍然不清楚。

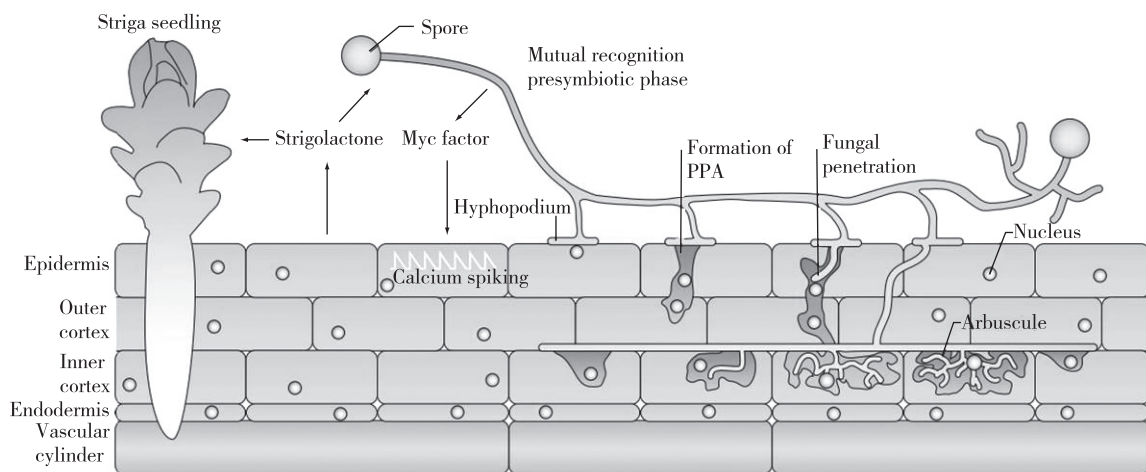


图3 丛枝菌根真菌的发育过程^[18]

Fig. 3 AM fungi initiate symbiosis with the host plant^[18]

3 新型植物分枝调控激素

经典植物激素有生长素 (auxin)、赤霉素 (gibberellin)、细胞分裂素 (cytokinin)、脱落酸 (abscisic acid) 和乙烯 (ethylene) 5 种。2008 年以前,研究者公认的植物分枝调控激素主要是生长素和细胞分裂素,随后发现了一类也参与调控的新型植物激素——独脚金内酯 (strigolactone)^[23,24]。分枝在植物株型确定上起着非常重要的作用,植物分枝发育包括两个机制:分枝形成和腋芽生长^[25],是否存在顶芽决定了腋芽继续生长还是休眠。生长素可使植株产生顶端优势,然而大量的证据表明生长素不能直接进入腋芽^[26],因此,必定存在某种第二信使来抑制腋芽生长。细胞分裂素被首次报道为第二信使候选者,然而通过对拟南芥 *max*、水稻 *d* 多分枝突变

目前研究表明,共生互作起始于植物与 AM 真菌相互交换信号分子^[18],如图 3 所示,其中独脚金内酯是 AM 真菌与植物联系的必需信号物质^[19,20],且在其他真菌与植物的相互作用中没有发现类似信号物质。研究发现,AM 真菌对独脚金内酯高度敏感,当独脚金内酯浓度低至 $10^{-13} \text{ mol L}^{-1}$ 也可以诱导 AM 真菌 *Gigaspora rosea* 细胞分裂。独脚金内酯处理 1 h 后,AM 真菌的线粒体数量明显增多,运动状态也发生明显变化^[21],表明独脚金内酯是通过激活线粒体来诱导 AM 真菌共生生长的。AM 共生体建成后,独脚金内酯在植物体内的合成量随之减少^[22],从而保护植物不受寄生植物侵染。

体和豌豆 *rms* 的研究,发现了一种新型信号分子——独脚金内酯^[27]。

独脚金内酯调控植物分枝的研究主要通过分枝突变体来进行,其主要内容是独脚金内酯合成与信号转导相关基因的调控与表达。目前,有关独脚金内酯调控分枝研究的相关基因主要有 *D27* (*Dwarf27*)、*CCD7* (*Carotenoid cleavage dioxygenase 7*)、*CCD8* (*Carotenoid cleavage dioxygenase 8*)、*D14* (*Dwarf14*)、*CYP711A1* (*Cytochrome P450, family 711, subfamily A, polypeptide 1*) 等。以水稻为例,分蘖作为特化的分枝能决定谷物的产量,同时分蘖作用又可以作为一种模型系统来诠释侧芽生长的分子机制^[28]。研究发现,水稻中独脚金内酯的信号转导需要 *D14* (*Dwarf14*)、*D3* (*Dwarf3*) 与 F-box 组分之间的相互作用^[29]。*D14* 参与编码 α/β -水解酶,可能是独脚金内酯的受体^[30,31],*D3* 编码一个富集亮氨酸

重复序列的 F-box 蛋白并参与独脚金内酯的接收^[32, 33], 而 F-box 属于 Skp-Cullin-F-box (SCF) E3 泛素连接酶复合物的一个组分^[34]。

研究者们发现了一种水稻显性分蘖矮秆突变体——D53 (Dwarf53) 突变体^[35], 见图 4, 基因 D53 是独脚金内酯信号转导中的重要组分, D53 蛋白作为 SCF^{D3} 泛素化作用复合物的底物, 在独脚金内酯信号转导中作为抑制剂起作用。具有生物活性的独脚金内酯诱导 D14 构象发生改变, 进而使 SCF^{D3} 和 D53 结合在一起^[36], 这种结合反之又促进 D53 蛋白的多聚泛素化作用^[37]。D53 蛋白通过泛素-蛋白酶体途径的降解作用, 导致独脚金内酯应答性基因表达和对独脚金内酯的应答, 以此确立了一种以独脚金内酯信号转导为核心, D14-D3-D53 为信号转导轴的作用模型(图 5)。

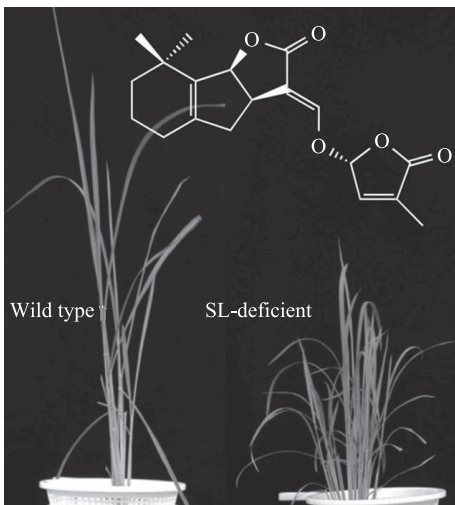


图 4 水稻野生型与突变体的分蘖表型^[24]

Fig. 4 Rice tillers of wide type and SL-deficient^[24]

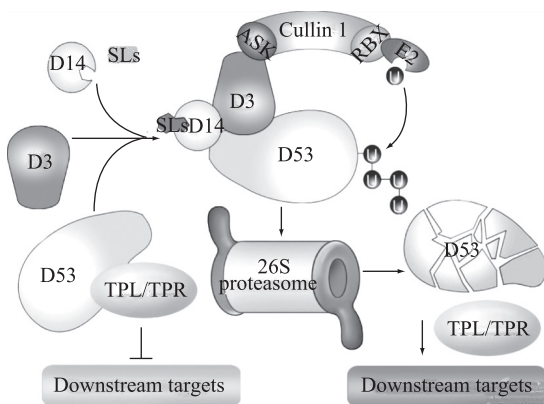


图 5 D53 与相关蛋白互作的假设模型^[27]

Fig. 5 A proposed model of interaction between D53 and related proteins

4 独脚金内酯结构与功能的内在联系

研究发现,独脚金内酯种类多达 36 种,那么独脚金内酯如此多样化的结构是否与其多重生物学功能存在必要联系呢? 相关研究结果显示,独脚金内酯的不同取代基是在进化过程中逐渐演化而成,因此其结构的成型很可能导致了其功能的不断演进与丰富。根据独脚金内酯的多样化结构推测,独脚金内酯除了促进种子萌发,作为丛枝菌根真菌菌丝分支信号物质,以及抑制植物分枝以外,很可能还有更多的生理功能^[38, 39],因此需要进一步去探究其结构中不同基团的主要作用。

4.1 CD 环与烯醇醚键的作用

独脚金内酯作为根寄生植物发芽刺激物被发现以后,相关研究人员对其做了广泛地研究,已经鉴定出由烯醇醚键连接的 CD 环对于刺激发芽和菌丝分枝都是必不可少的^[2],但是,烯醇醚键的必要性对于丛枝菌根真菌和根寄生种子的生物活性是不同的,目前国内外还没有明确报道^[40]。

4.2 ABC 环的作用

独脚金内酯结构中,除了具有生物活性的 D 环外,ABC 环究竟有什么作用呢? 研究表明,独脚金内酯三环内酯中切掉 A 环或者 AB 环将导致其诱导丛枝菌根真菌的活性急剧下降^[41]。同时,若 ABC 环与 D 环完全分裂,即烯醇醚键断裂,独脚金内酯将完全失去诱导丛枝菌根分支的活性。在活性不变的情况下,AB 环是允许有一定变化的,且独脚金内酯 CD 环至少要与一个环相结合才具有诱导丛枝菌根真菌的活性。而关于刺激寄生种子发芽,ABC 环的作用没有明确报道。

4.3 生物活性最高的独脚金内酯

独脚金内酯结构如此多样,究竟哪一种生物活性最高呢? 研究表明,不管是作为种子发芽刺激物,还是作为丛枝菌根真菌诱导物,4 位羟基的引入都将增加独脚金内酯的活性,例如列当醇与其差向异构体,在所检测的独脚金内酯中活性最高^[42]。这说明 4 位羟基对于独脚金内酯生物活性是十分重要的,该羟基可以在丛枝菌根真菌与植物互动时提供氢键,以便于诱导丛枝菌根真菌分支,同时,在独脚金内酯刺激种子发芽时提供氢键,有利于种子对独脚金内酯的感知。

如前文所述,独脚金内酯作为植物激素有抑制

植物分枝的作用,在拟南芥、水稻、豌豆、矮牵牛中均有所验证。但是作为植物激素,独脚金内酯结构与功能之间的联系目前还没有相关研究,有待于研究者们进行探索。独脚金内酯以其基本的 ABCD 环为基础,通过加入不同取代基而形成了多样化的结构,进而导致其具有多种生物学功能。根据相关研究结果推测,独脚金内酯某种特定的生物学功能很可能是其某些取代基的具体表现,特定的取代基导致其特定的生物学功能,而其它取代基则会在一定程度上削弱或消除它的这种活性。

5 研究展望

研究者从大部分植物中分离得到了大量结构不一的独脚金内酯,种类多达 36 种,且不同结构的独脚金内酯具有不同的生物学功能。如前文所述,独脚金内酯结构包括 ABC 三环和 D 环,其中 ABC 三环是通过剪切 C40-类胡萝卜素的 MEP 途径而得到,而 D 环则起源于半萜前体单位,ABC 环和 D 环最终通过烯醇醚键耦合而形成独脚金内酯。由此形成的种类不一的独脚金内酯具有不同的官能团,其中 5-脱氧独脚金醇、独脚金醇、乙酸独脚金内酯、黑蒴醇、高粱内酯、列当醇等均有其特定的官能团。近年来研究还发现,独脚金内酯具有多重生物学功能,如刺激寄生植物种子发芽,诱导丛枝菌根真菌分支,作为植物激素抑制植物分枝等。此外,独脚金内酯的功能还可能涉及到很多植物生长发育及生理生化过程^[43]。研究结果显示,独脚金内酯的结构与功能之间很可能存在某种内在关系,但由于其结构研究的不深入及其功能探索的缺乏,使得进一步探索其多种结构与功能之间的映射关系显得非常困难。

作为种子萌发刺激物,目前大部分研究仅仅是发现了结构与功能之间可能存在潜在关系,但是它们具体机制却不清楚。而作为信号物质和植物激素,独脚金内酯在其结构与功能内在联系方面的研究尚未起步,亟待研究者们进行进一步探索。独脚金内酯的多重生物学功能与其多样化结构存在复杂的对应关系,绝非单一的取代基就可以表现出来,其间必定存在复杂的生物关系,这些有待于研究者们继续研究。总而言之,独脚金内酯结构与功能内在关系的研究是众多科学研究的基础,其间存在许多悬而未决的问题,如取代基与生物学功能之间究竟存在怎样具体的对应关系,每一种生物学功能活性

最高时具有哪种特定的取代基,独脚金内酯的多重生物学功能究竟是如何演化而来,有怎样的演化规律,又存在怎样的内在关系等。这些问题仍然需要进一步研究和论证。独脚金内酯作为植物学研究领域的重大突破之一,开拓了一片全新的研究领域,意义极其重大,其结构与功能的内在联系将成为未来重要的研究方向。

参考文献

- [1] Cook C E, Whichard L P, Turner B, et al. Germination of witchweed (*Striga lutea*): isolation and properties of a potent stimulant. *Science*, 1966, 154(3753): 1189-1190
- [2] Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 2005, 435(7043): 824-827
- [3] Gomez-Roldan V, Feras S, Philip B B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 2008, 455(7210): 189-194
- [4] Foo E, Reid J B. Strigolactones: New physiological roles for an ancient signal. *Plant Growth Regulation*, 2013, 32(2): 429-442
- [5] Zwanenburg B, Mwakaboko A, Reizelman A, et al. Structure and function of natural and synthetic signalling molecules in parasitic weed germination. *Pest Management Science*, 2009, 65(5): 478-491
- [6] Xie X, Yoneyama K, Yoneyama K. The strigolactone story. *Annual Review of Phytopathology*, 2010, 48: 93-117
- [7] Marzec M, Muszynska A, Gruszka D. The role of strigolactones in nutrient-stress responses in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(5): 9286-9304
- [8] Xie X, Kusumoto D, Takeuchi Y, et al. 2'-Epi-orobanchol and solanacol, two unique strigolactones, germination stimulants for root parasitic weeds, produced by tobacco. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2007, 55(20): 8067-8072
- [9] Bouwmeester H J, Roux C, Lopez-Raez J A, et al. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(5): 224-230
- [10] Yoneyama K, Xie X, Yoneyama K, et al. Strigolactones: Structures and biological activities. *Pest Management Science*, 2009, 65(5): 467-470
- [11] Parker C. Observations on the current status of *Orobanche* and *Striga* problems worldwide. *Pest Management Science*, 2009, 65(5): 453-459
- [12] Aber M, Fer A, Salle G. Transfer of organic substances from the host plant *Vicia faba* to the parasite *Orobanche crenata*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 1983, 112(4): 297-308
- [13] Shen H, Luong P, Huq E. The F-Box protein MAX2 functions as a positive regulator of photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2007, 145(4): 1471-1483
- [14] Lins R D, Colquhoun J B, Mallory-Smith C A. Effect of small broomrape (*Orobanche Minor*) on red clover growth and dry matter

- partitioning. *Weed Research*, 2006, 46(4): 313–318
- [15] Besserer A, Puech-Pages V, Kiefer P, et al. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *Plos Biology*, 2006, 4(7): 1239–1247
- [16] Smith S E, Read D J (Eds). *Mycorrhizal Symbiosis*. London: Academic Press, 2008
- [17] 刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007. Liu R J, Chen Y L. *Mycorrhizology*, Beijing: Science Press, 2007
- [18] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(10): 763–775
- [19] Gomez-Roldan V, Roux C, Girard D, et al. Strigolactones: Promising plant signals. *Plant Signaling and Behavior*, 2007, 2(3): 163–165
- [20] Ruyter-Spira C, Al-Babili S, Van der K S, et al. The biology of strigolactones. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(2): 72–83
- [21] Besserer A, Puech-Pages V, Kiefer P, et al. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *Plos Biology*, 2006, 4(7): 1239–1247
- [22] Lopez-Raez J A, Charnikhova T, Fernandez I, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis decreases strigolactone production in tomato. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(3): 294–297
- [23] Gomez-Roldan V, Feras S, Brewer P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 2008, 455(7210): 189–194
- [24] Umehara M, Hanada A, Yoshida S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 2008, 455(7210): 195–200
- [25] Wang Y, Li J. Molecular basis of plant architecture. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59(4): 253–279
- [26] Dun E A, Brewer P B, Beveridge C A. Strigolactones: discovery of the elusive shoot branching hormone. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(7): 364–372
- [27] Jiang L, Liu X, Xiong G, et al. *DWARF 53* acts as a repressor of strigolactones signalling in rice. *Nature*, 2013, 504(7480): 401–405
- [28] Wang Y, Li J. Molecular basis of plant architecture. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 253–279
- [29] Zhou F, Lin Q, Zhu L, et al. *DI4-SCF^{D3}*-dependent degradation of *D53* regulates strigolactones signaling. *Nature*, 2013, 504(7480): 406–410
- [30] Zhao L, Zhou X, Wu Z, et al. Crystal structures of two phytohormone signal-transducing α/β hydrolases: karrikin-signaling *KAI2* and strigolactone-signaling *DWARF14*. *Cell Research*, 2013, 23(3): 436–439
- [31] Kagiya M, Hirano Y, Mori T, et al. Structures of *DI4* and *DI4L* in the strigolactone and karrikin signaling pathways. *Genes to Cells*, 2013, 18(2): 147–160
- [32] Arite T, Iwata H, Ohshima K, et al. *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DADI* ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice. *Plant Journal*, 2007, 51(6): 1019–1029
- [33] Arite T, Umehara M, Ishikawa S, et al. *DI4*, a strigolactone-insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(8): 1416–1424
- [34] Alder A, Jamil M, Marzorati M, et al. The path from β -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science*, 2012, 335(6074): 1348–1351
- [35] Wei L, Xu J, Li X, et al. Genetic analysis and mapping of the dominant dwarfing gene *D53* in rice. *Plant Biology*, 2006, 48(4): 447–452
- [36] Hamiaux C, Drummond R, Janssen B, et al. *DAD2* is an α/β hydrolase likely to be involved in the perception of the plant branching hormone, strigolactone. *Current Biology*, 2012, 22(21): 2032–2036
- [37] Smith S M, Waters M T. Strigolactones: destruction-dependent perception?. *Current Biology*, 2012, 22(21): 924–927
- [38] Kapulnik Y, Delaux P M, Resnick N, et al. Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in *Arabidopsis*. *Planta*, 2011, 233(1): 209–216
- [39] Ruyter-Spira C, Kohlen W, Charnikhova T, et al. Physiological effects of the synthetic strigolactone analog GR24 on root system architecture in *Arabidopsis*: another belowground role for strigolactones?. *Plant Physiology*, 2011, 155: 721–734
- [40] Akiyama K, Ogasawara S, Ito S, et al. Structural requirements of strigolactones for hyphal branching in AM fungi. *Plant Cell Physiology*, 2010, 51(7): 1104–1117
- [41] Besserer A, Puech-Pages V, Kiefer P, et al. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *Plos Biology*, 2006, 4(7): 1239–1247
- [42] Xie X, Kusumoto D, Takeuchi Y, et al. 2'-Epi-orobanchol and solanacol, two unique strigolactones, germination stimulants for root parasitic weeds, produced by tobacco. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2007, 55(20): 8067–8072
- [43] Foo E, Reid J B. Strigolactones: New physiological roles for an ancient signal. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2013, 32(2): 429–442

MULTIPLE BIOLOGICAL FUNCTIONS OF STRIGOLACTONES

Ren Chenggang¹ Kong Cuncui^{1,2} Wang Jiping² Li Runzhi² Xie Zhihong¹

(1 *Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong 264003, China*)

(2 *Shanxi Agriculture University, Jinzhong, Shanxi 030600, China*)

Abstract Strigolactones (SLs) was the general name for strigol-like compounds, belonging to sesquiterpene lactone. SLs derived from carotenoid biosynthetic pathway. Recently, SLs had been identified having many biological functions, such as seed germination stimulants, plant signals and plant hormone. The diverse roles of SLs enable plants to coordinate their internal developmental program with the surrounding environment. In order to deepen the understanding of strigolactones, we summarized all identified biological functions of SLs: seed germination stimulants of the parasitic plants *Orobanche* and *Striga*, plant signals for the establishment of arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis and plant hormone involved in the regulation of shoot branching. The research direction and internal relations about strigolactones functions were also discussed. The conclusions would provide reference for further in-depth study of strigolactones.

Key words Strigolactones; Seed germination stimulant; Plant signal; Plant hormone