

淺談植物荷爾蒙 Strigolactones 的生長調控與應用

Talking about the growth regulation and application of the plant hormone Strigolactones

黃玉梅¹

一、前言

過去在教科書上常提到的五種“經典”的植物荷爾蒙（phytohormones）包括：生長素（Auxin）、激勃素（Gibberellin）、乙烯（Ethylene）、細胞分裂素（Cytokinin）和脫落酸（Abscisic acid）。近年清單上又加上油菜素醇類化合物（brassinosteroids）、一氧化氮（nitric oxide）、茉莉酸（Jasmonic acid）、水楊酸（Salicylic acid）活性氧化物質（Reactive oxygen species, ROS）、多肽（peptides）…等，亦稱為植物生長調節劑。獨腳金內脂而（Strigolactone）乃學者在研究豌豆枝條分枝調控機制（含：Auxin和Cytokinin的作用）中，從突變體表現證明，除了Auxin和Cytokinin外，尚有其他荷爾蒙調控分枝，即一種從根系分泌物中分離出的物質，它能防止枝條過度分枝。在突變體中含量少分枝多，而外加分離物質在突變體中可抑制分枝的形成（Gomez-Roldan et al., 2008），研究人員將它命名為Strigolactones（含其衍生物）並確認為一種新

的植物荷爾蒙（Beveridge et al., 2009）。

Strigolactones名稱源自Butler（1995），從不同植物物種的根滲出的化合物Strigol，並誘導根寄生獨腳金（*Striga lutea*）種子的發芽，其他寄生植物如：列當屬*Orobanche*、*Phelipanche*同樣可利用宿主植物根滲出的Strigolactones刺激發芽，確保在宿主根的附近發芽，依賴宿主提供水、養分和碳水化合物。許多農作物是它們的宿主，包括玉米、粟、高粱、豆類、油菜和番茄，因而導致產量損失。由於寄生植物萌芽策略的進化，利用宿主的根際信號（signal）分子Strigolactones作為與目標宿主信號的連結。然而，植物為何釋放Strigolactones？植物合成Strigolactones並分泌到土壤中，主要是刺激誘導共生菌根菌孢子萌芽與菌絲的生理活性，增加植物水、養分的吸收與利用。

Strigolactones抑制分枝為根際的信號分子，具有調控植物生長與發育的新興植物荷爾蒙，本文介紹Strigolactones之生合

¹ 種苗改良繁殖場種苗經營課 研究員（已退休）

成與運移以及其如何調控植物生長…等概述。

二、Strigolactones 之合成與運移

Strigolactones 是類胡蘿蔔素的代謝衍生物，萜烯類化合物，為植物信號分子，內源作為植物荷爾蒙和外源在根際是根際信號分子。Strigolactones 影響包括：根生長、側根形成、根毛延長、不定根生長；腋芽發生、莖伸長、莖次生生長；葉老化，其中最明顯是側芽分枝的調控。

植物是如何合成 Strigolactones？Matusova 等學者 (2005) 利用類胡蘿蔔素合成抑制劑氟利酮 (fluridone) 處理玉米或從類胡蘿蔔素合成突變體中，分析根系滲出物含有較低的 Strigolactones 量，由此證明 Strigolactones 來自類胡蘿蔔素。

根據學者研究指出：根含有較高的 Strigolactone，而在其他組織如：下胚軸、莖和葉的通常很低甚至無法檢測 (Yoneyama, K. et al., 2007)。當然，這並不代表在枝條中就不存在，局部高濃度的 Strigolactones 在枝條產生抑制腋芽生長的作用。事實上 Strigolactones 生物合成的基因轉錄物，在許多植物的地上部組織中和腋芽周圍均可檢測到，但因作物不同而有所差異，例如：阿拉伯芥在根部最高 (Booker et al., 2004)，而水稻在地上部和番茄未成熟綠色的果實中含量最高 (Vogel et al., 2010；Zou et al., 2006)。Strigolactones 生物合成的部位主要在根延長部的皮質層，另從阿拉伯芥合成基因

的表達及定位信息顯示，亦可在植物的維管束系統和緊鄰腋芽的節點組織合成 Strigolactones (Bu et al., 2014)。

Strigolactones 合成與訊息傳導概述如圖 1 所示，在合成細胞內進行 Strigolactones 生物合成，三個質體定位酶 D27，CCD7 和 CCD8 在細胞核內，將類胡蘿蔔素催化轉化成卡內酯 (CL) (Strigolactones 的中間產物) 而存在於細胞質，卡內酯 (CL) 可直接傳遞至另一個細胞核內的受體蛋白 D14；或可能經由細胞膜的 PDR1 傳遞至 D14；或在細胞質內經 MAX1 (或其它酶) 催化合成 Strigolactones。Strigolactones 由細胞膜的 PDR1 傳遞至受體蛋白 D14，D14 將 Strigolactones 訊息傳遞給 MAX2，而 D14 和 MAX2 對 SL 感應和信號轉導均細胞核內進行。MAX2 發出信號向上傳導調控腋芽和枝系的生長；向下傳導調控根系的生長與發育，或經由細胞膜的 PIN1 載運滲出細胞外，誘發根共生叢枝菌 (AM) 孢子萌芽，並刺激菌絲分枝和生長，以及誘導寄生植物種子發芽。另一種 Strigolactones 訊息傳導 SL 樣信號可能與誘導種子發芽的 karrikin 相似，乃透過 KAI2 信息傳給 MAX2，再傳遞給細胞膜的 PIN1 載運滲出細胞外，或可能 MAX2 直接感知信息滲出細胞外。幾種與 D14 和 / 或 MAX2 相互作用的蛋白質可能影響下游反應，包括從莖細胞質膜去除 PIN1，因而改變 Auxin 的分佈。

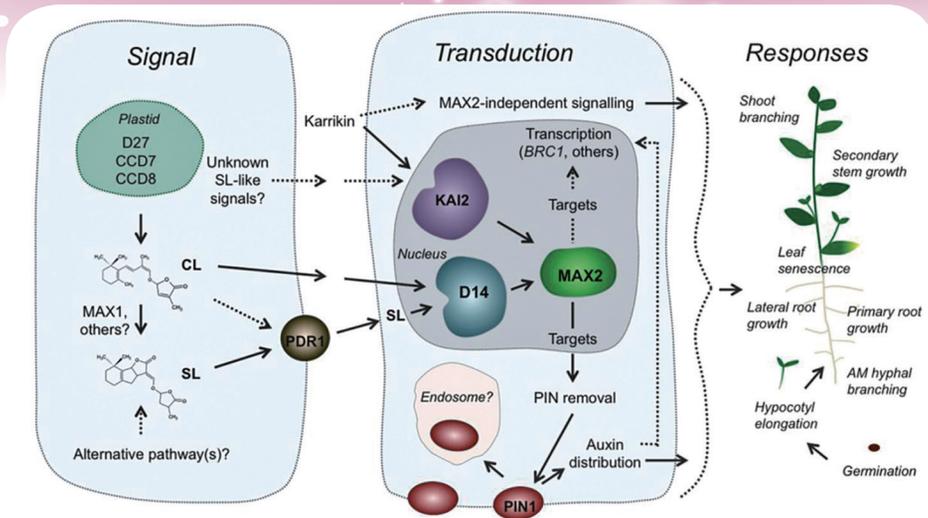


圖 1. strigolactone 信號傳導和合成的概述圖。(引用自 Waldie T., H. McCulloch, and O. Leyser. 2014. Strigolactones and the control of plant development: lessons from shoot branching. *Plant J.* 79:607-622)

三、Strigolactones 對植物的生長調控

(一) 刺激寄生植物種子發芽

由根部滲出的 Strigolactones 只要極低濃度即可誘導寄生植物 (如: *Striga spp*、*Orobanche*、*Phelipanche spp* 和 *Alectra spp*) 種子發芽, 但必需在距宿主 3mm 至 4mm 的距離之內, 才能感應宿主根部的化學訊號 (signal) 而啟動發芽機制。Strigolactones 刺激種子內的乙烯合成而促使發芽, 刺激種子萌發的 Strigolactones 通常具有專一性, 高粱是 sorgolactone; 紅苜蓿是列當 (orobanchol、alectrol); 日本野百合 (*Lotus japonicas*, 豆科) 是 5-deoxystrigol。另外, 同樣可誘導種子發芽的 karrikins 和 Strigolactones 具有相似結構性, 同源受體分別為 D14 和 KAI2 (類 D14), 均使用 MAX2 進行信號傳導 (圖 2)。Karrikins 是煙燻的衍生化合物, 在森林火災後刺激先驅植物種子發芽, 不同的是

Karrikins 可促進許多植物種子發芽, 不像 Strigolactones 具有專一性。

(二) 誘導根共生菌孢子萌芽及菌絲的生理活性

植物根系合成 Strigolactones 分泌到土壤中時, 可刺激共生菌 (如: 叢枝菌 *Arbuscular mycorrhizae*, 簡稱 AM) 孢子萌芽, 引導菌絲 (hyphae) 到達根際, 增加根和共生真菌之間的接觸, 並誘導菌絲進入根細胞, 增加生理活性 (Sharda & Koide, 2008)。陸生植物有 80% 以上與叢枝菌真菌共生, 植物根與真菌共生形成菌根 (mycorrhiza), 植物根部表皮因菌絲感染而形成穿入點, 接著菌絲穿入皮層而分叉形成叢枝體 (arbuscule)。叢枝體是作物與真菌養分交換的主要場所, 而菌根外的菌絲可分解土壤中的有機物, 並透過內皮進入導管向上運輸, 因此可讓成熟根也有像根毛的吸收功能, 對一些容易被土壤固定不易吸收的營養物質, 特別是磷肥的吸收最為顯著。

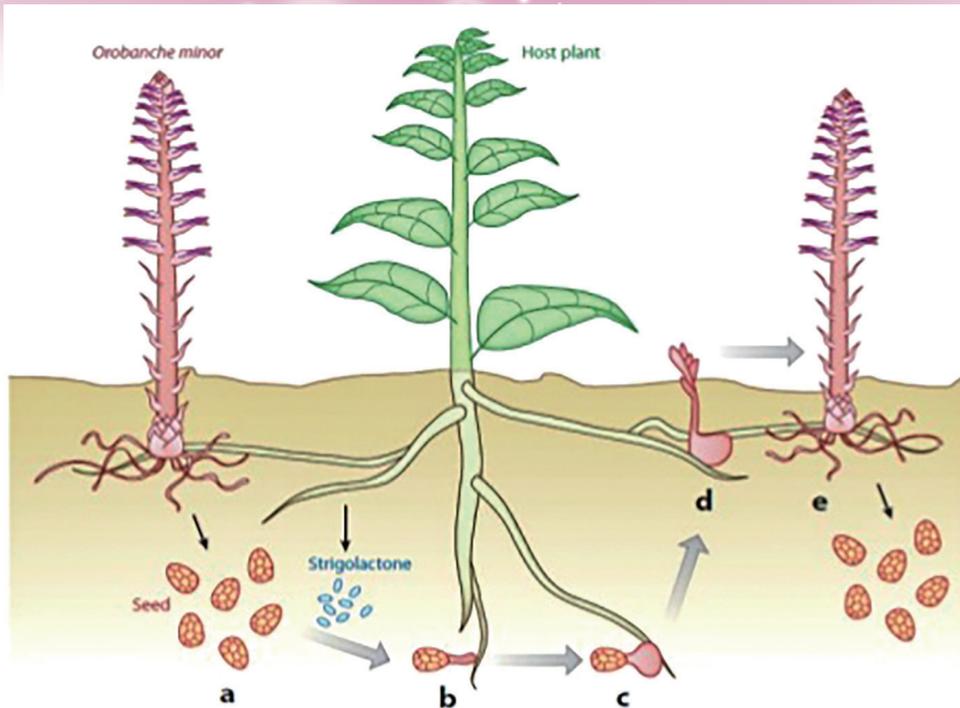


圖 2. 根寄生植物的生命週期。(a) 由宿主分泌 strigolactones 刺激種子發芽。(b) 寄生植物產生特化根的根 (吸器 haustorium)，侵入宿主幼苗。(c-d) 寄生植物在開花結籽之前在地下生長數週或數月。(e) 寄生植物產生大量種子。種子可以在土壤中存活很多年。(引用自 Xie X., Yoneyama K., Yoneyama K. 2010 The strigolactone story. *Ann. Rev. hytopathol.*48:93-117)

(三) 調控莖分枝與地上部生長

調控莖分枝抑制腋芽萌發是 Strigolactones 最明顯的作用，從豌豆突變體嫁接試驗證明 Strigolactones 可從根部移轉到枝條抑制分枝，且鄰近腋芽組織合成的 Strigolactones 亦足以抑制分枝，藉由 Strigolactones 的轉運機制可以調節地上部枝條比率的平衡。然而，調控枝芽生長與發育的機制受植物荷爾蒙 Auxin、Cytokinin 與 Strigolactones 之間的相互影響，其中 Strigolactones 對於腋芽的調控則與 Auxin 最為密切。局部 Auxin 濃度梯度決定 Auxin 的活性，並由極性 Auxin 轉運蛋白 PAT，引導 Auxin 在細胞間的移動，PAT 的移動

方向由極性的外排載體蛋白 PIN 控制，Strigolactones 從維管系統的細胞質膜去除 PIN1 因而降低 PAT (Seto & Yamaguchi, 2014)，阻礙 Auxin 輸入腋芽，抑制豌豆腋芽生長 (Crawford et al. 2010)。正常條件下 Auxin 調節 Strigolactones 生合成並保持 CCD7 和 CCD8 基因的基礎轉錄水平，使維持一定含量的 Strigolactones 而抑制腋芽生長。去除在豌豆 Auxin 來源 (去除頂芽或摘除嫩葉) 或應用 Auxin 轉運抑制劑 NPA 致 RMS5 基因顯著降低因而降低 Strigolactones 的生合成，導致 Auxin 進入腋芽，促進腋芽萌發。Strigolactones 除了抑制腋芽生長外，對地上部生長調控還

包括：刺激節間生長、加速葉子衰老、增加莖厚度和誘導次生生長等 (如圖 3) (Al-Babili and Bouwmeester. 2015)。

(四) 調整根系發育與養分吸收

植物藉由 Strigolactones 的轉運機制與生合成，調整枝系與根系的平衡關係 (Ruyter-Spira et al. 2013)。除了調控枝系的生長與發育外，亦因環境與營養狀況調整根系發育，如：促進初生根的生長及根毛的伸長，抑制支根的形成及支持根的發生 (玉米) (如圖 3)。營養缺乏時 Strigolactones 促進根毛產生，增加對養分吸收，且植物

可以將根部合成的 Strigolactones 分泌到根系附近土壤中，刺激誘導共生菌的生理活性，產生菌根來協助植物體吸收水分與養分。在缺磷的情況下植物增加 Strigolactones 的含量，調控分枝和分蘖，降低地上部生長減少對磷的依賴，並改變根的結構，增加根 / 莖比 (Al-Babili and Bouwmeester. 2015)。缺磷時阿拉伯芥具有更短的初生根，更緻密的根毛以及更多、更長的側根 (如圖 4) (Kapulnik et al., 2010)。缺磷條件下水稻芽和根部 Strigolactones 的生物合成提高，導致初生根，側根和根毛長度增加，並

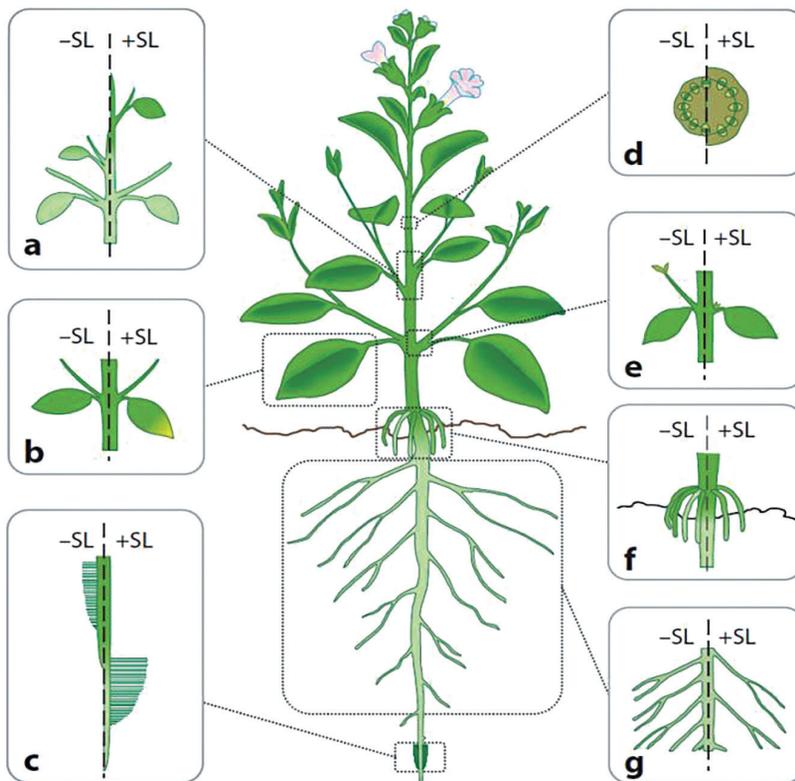


圖 3. Strigolactones 在植物發育中的作用。(a) 刺激節間生長，(b) 加速葉片衰老，(c) 增強根毛的伸長和初生根的生長，(d) 增加莖粗並誘導次生生長，(e) 抑制腋芽的生長，並抑制 (f) 不定根和 (g) 側根的形成。(引用自 Al-Babili S. and H.J. Bouwmeester. 2015. Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66:161-186)

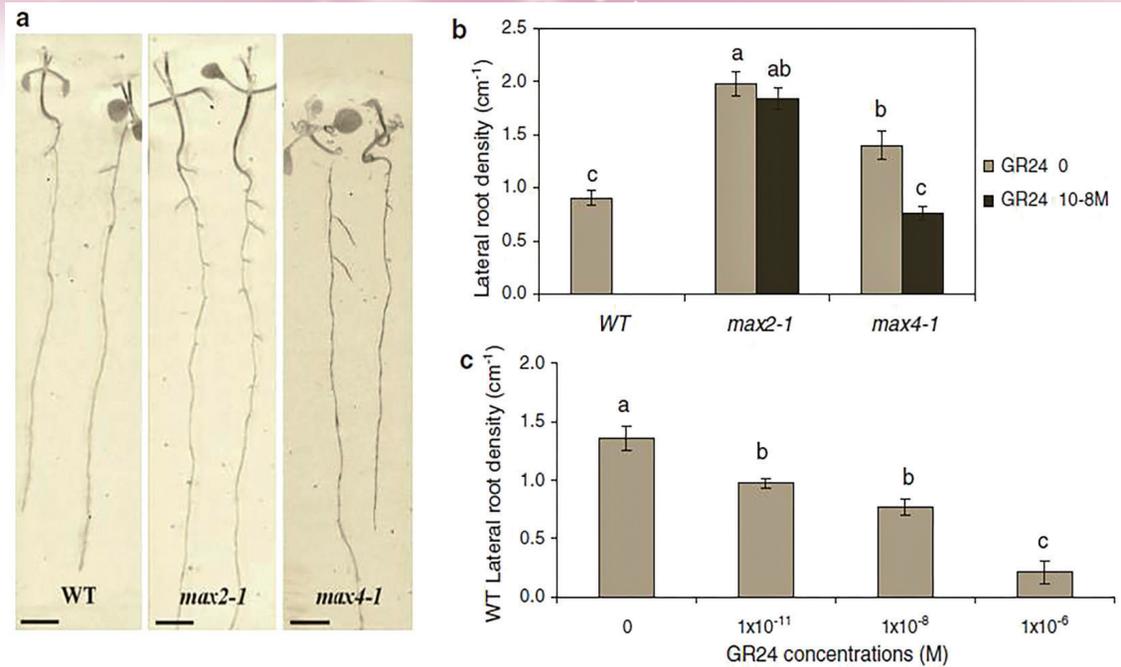


圖 4. 利用 GR24(人工合成的 strigolactone) 處理阿拉伯芥野生型 (Col-0, WT) 和突變體 (max4-1、max2-1) 對側根形成的影響。(引用自 Kapulnik Y, P.-M. Delaux, N. Resnick, E. Mayzlish-Gati, S. Winer, C. Bhattacharya, N. Séjalon-Delmas, J.-P. Combier, G. Bécard, E. Belausov, T. Beeckman, E. Dor, J. Hershenhorn, and H. Koltai. 2010. Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in Arabidopsis. *Planta* 233:209-216)

且降低側根密度 (Umehara, et al. 2010)。

整體而言在植物發育過程中 Strigolactones 對枝系的生長調控包括：抑制腋芽生長、刺激節間生長、加速葉子衰老、增加莖厚度和誘導次生生長；根系生長調控則是：促進初生根的生長、根毛的伸長、抑制支根的形成及支持根的發生 (Al-Babili and Bouwmeester. 2015)。

四、結語

Strigolactones 最初在根系分泌物中被分離出來，在根際發揮信號作用，誘導根際寄生雜草種子發芽、共生菌根菌芽胞萌芽與菌絲分枝、抑制枝系腋芽萌發、調控莖的分枝與根系的生長，已被學者確認為新的植物荷爾蒙。目前學者對 Strigolactones 仍然存在許多疑問，如：生物合成和訊息

傳導的部分路徑；分佈整個植物和分泌到土壤中；如何影響植物和其他生物體 (如菌根菌) 間的生理機制等均待進一步探討。

透過 Strigolactones 參與並控制植物生長和發育的策略，修正資源分配的平衡，是優化植物生長發育的主要參與者。高等植物在缺磷時增加 Strigolactone 產生，改變根的生長，促進菌根菌共生提升磷的攝取量，減少枝系生長。Strigolactones 的反應是從根本的改變全株架構，在不同的環境條件下優化適應的一個重要關鍵。另外，研究人員應用人工合成的 Strigolactones (或類似物)，誘導所謂的“自殺性發芽”，使在沒有寄主植物的情況下，誘導根寄生種子萌芽，降低寄生雜草對農作生產造成的損失，因而開啓另一應用課題。