

初探植物荷爾蒙 Strigolactones

農委會種苗改良繁殖場 黃玉梅

關鍵字：植物荷爾蒙、獨腳金內脂、分枝

Key words: phytohormones, strigolactone, shoot branching,

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。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 (如圖 1)，從突變體的表現證明涉及第三個因子調控分枝，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，在突變體中含量減少，這些化合物外施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) 並於 2008 年確認為新的植物荷爾蒙 (Beveridge et al., 2009)。

Strigolactones (SLs) 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 *Striga lutea* (witchweed) 根寄生植物的種子發芽，其他寄生植物如: *Orobanche*、*Alectra* 和 *Phelipanche* 同樣可利用宿主植物根滲出的 SL 刺激發芽，確保在宿主根的附近發芽，根寄生植物具有沒有 (或很少) 光合作用能力，完全依賴宿主為他們提供水、同化物和營養素。除了自然植被外，許多農作物也是它們的宿主，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 strigolactone？植物合成 strigolactones 並分泌到土壤中，可刺激誘導共生真菌-叢枝菌 (AM) 孢子萌芽、菌絲分枝，增加真菌孢子和菌絲的生理活性。

Strigolactones 抑制分枝、根際信號分子，具有調控植物生長

與發育的新興植物荷爾蒙，本文介紹 Strigolactones 之特性、生物合成和信號基因的表達、信息傳遞以及如何調控植物發育的生理作用等概述。

二、Strigolactones(SLs)之特性與分類

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。

天然 Strigolactones 的共同特點是具有丁烯醇內酯基團的三個環（稱為“ABC”）組成的三環內酯結構，並透過烯醇-醚(enol-ether)橋連接 D 環(圖 2a)，因此具有 ABC 和烯醇-醚橋(D 環)是天然的活性 Strigolactones 不變的特徵。在 AB 環不同位置上添加羥基會產生不同的 Strigolactones 家族(AI-Babili and Bouwmeester. 2015)，可分為具有特徵 ABC-D 環結構與 strigol 相似的結構 I(圖 2b 左列)如:5-Deoxystrigol、Strigol、Sorgomol、Sorgolactone 等；結構 II 是具有 C-2 的 S 構型與結構 I (ent-1) 的對映異構體(圖 2b 中列)如: 4-Deoxyorobanchol、Orobanchol、Fabacyl acetate、Solanacol 等；結構 III 是結構 II (2 β -epi-II) 和結構 I 的異構體，是市售人工合成的 SLs 如: Carlactone、GR24、ent-GR24、karrikin (KAR1)、 β -apo-13-carotenone(圖 2b 右列)，SLs 家族中的 AB 部分可以通過甲基化，羥基化，環氧化或酮基化進行修飾，因而產生不同的 SL，推定生合成不同 Strigolactone 之間的關係如圖 3(Ruyter-Spira et al. 2013)。

三、Strigolactones 生物合成途徑

植物是如何合成 Strigolactones？學者利用類胡蘿蔔素生合成抑制劑氟利酮(fluridone)處理玉米或從類胡蘿蔔素生合成突變體中，分析根系滲出物含有較低的 Strigolactones 量，由此證明 SL 來自類胡蘿蔔素 (Matusova, et al. 2005)。而 Strigolactones 生物合成途徑如圖 4 所示：初始步驟是透過異構酶(D27)，將全反式胡蘿蔔素(all-*trans*- β -carotene)轉化為 9-順式- β -胡蘿蔔素(9-*cis*- β -carotene) (Alder et al. 2012)，其催化反應具可逆性。在水稻和阿拉伯芥該反應由含鐵酶 D27 催化，D27 是植物中第一

個鑑定的全反式 β -胡蘿蔔素轉化為 9-順式- β -胡蘿蔔素的異構酶 (Alder et al., 2012)。也許存在 9-順- β -胡蘿蔔素的替代來源，可能來自自發異構化，因在 *d27* 突變體的分枝表現不如下游酶的突變體(如 *ccd8*)中那樣嚴重(Linet et al. 2009; Waters et al. 2012)。步驟 2 是在異構化之後，經由 CCD7 誘導在 C9''-C10'' 的位置切割，將 9-順式- β -胡蘿蔔素(9-*cis*- β -carotene)轉化為 9-順式- β -apo-10''-胡蘿蔔醛(9-*cis*- β -apo-10''-carotenal)和 β -紫羅蘭酮(β -ionone)。接著步驟 3 是由 CCD8 進行 9-順式- β -apo-10-胡蘿蔔醛的底物重組，添加三個氧並重新排列主鏈形成 A 環以及特徵的 D 環和烯醇 - 醚橋(enol-ether)，即產生卡內酯(carlactone; CL) (如圖 4)，卡內酯(carlactone)是合成 Strigolactone 的中間產物。CL 在水稻和阿拉伯芥中具有 Strigolactone 相類似的活性，可以抑制 *ccd8* 突變體中的枝條分枝和其他 SL 調節的相關表現(Alder et al. 2012; Scaffidi et al. 2013)。CL 可以從阿拉伯芥和水稻中分離，其以放射性標記 CL，在培養試驗中證明 CL 確實是內源 SL 中間產物 (Seto et al. 2014)。

在 D27，CCD7 和 CCD8 催化酶的下游是細胞色素 P450、MAX1，最後合成活性 SL 的步驟(如圖 4)。從阿拉伯芥嫁接實驗中，嫁接到 *d27*，*max3* 或 *max4* 嫁接 *max1* 的砧木具有野生型的分枝，互補因嫁接突變體的高度分枝(Booker et al. 2005; Waters et al. 2012)，MAX1 推論存在於細胞質，而 MAX3 和 MAX4 在根尖、皮質和下胚軸中表達最高，在維管束定位顯示 MAX1 可以在從木質部裝載或卸載移動 Strigolactone 前驅物。卡內酯(carlactone)則是在 MAX4 和 MAX1 之間移動的前驅物 (Scaffidi et al. 2013; Seto et al. 2014)。從 Strigolactone 的中間產物卡內酯(carlactone)僅再需要幾個步驟即可形成 B 和 C 環變成 5-Deoxystrigol，是為簡單的 Strigolactone (Alder et al. 2012)，MAX1 可能催化所有的反應，除了 MAX1 目前尚未發現其它催化生合成 Strigolactone 的候選物。或許可能有其它未知的酶，參與 Strigolactones 合成和進一步加工所需的中間步驟，藉以產生目前已知的多種 Strigolactones (Ruyter-Spira et al. 2013)。

四、Strigolactones 生物合成部位

根據學者從不同物種中增加分枝或分蘖的突變體研究，以及 Strigolactone 生合成和信息傳導基因的確認，更有助於我們對

Strigolactone 的運移、傳導及調控植物發育的瞭解。學者整理 Strigolactone 生物合成和信號傳導的基因詳如表 1，在阿拉伯芥中有更多腋芽生長的突變體 (*max*)；在豌豆的 *ramosus* (*rms*)；水稻的矮稈 (*d*) / 高分蘗矮小 (*htd*)；矮牽牛 (*dad*)。利用野生型 (WT) 和突變體砧木、接穗等不同組合接枝嫁接研究，在這些突變體的表現中得到印證，*MAX*，*RMS*，*D* 和 *DAD* 等基因為參與生合成的信號基因，包括：阿拉伯芥的 *MAX1*、*MAX3* 和 *MAX4*；水稻的 *D10*、*D17* / *HTD1* 和 *D27*；豌豆的 *RMS1* 和 *RMS5*；以及矮牽牛 *DAD1* 和 *DAD3*。參與 Strigolactones 感應和(或)信號傳導的蛋白質，包括：阿拉伯芥的 *MAX2*；水稻的 *D3* 和 *D14*；豌豆的 *RMS4*；矮牽牛的 *DAD2* 等。生物合成突變體因缺乏 Strigolactone 而表現高分枝/分蘗型態，可以藉由外加合成的 Strigolactone 類似物質 GR24 來挽救，但對 Strigolactone 感應的突變體則無法回復 (Al-Babili and Bouwmeester. 2015)。

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 Strigolactone 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 生物合成基因的轉錄物在許多植物中的地上部組織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 *CCD7* (*MAX3*) 基因的轉錄在根部最高 (Booker et al. 2004)，而水稻在地上部和番茄未成熟綠色的果實中 *CCD7* 的表達最高 (Vogel et al. 2010；Zou et al. 2006)。大部分的研究顯示 *CCD8* 基因含量也是在根部最高 (Al-Babili and Bouwmeester. 2015)，但在阿拉伯芥中 *CCD8* (*MAX4*) 在維管束組織、葉與花的腋芽無所不在，在根部僅在分化區上方的中心柱檢測到。在水稻 *CCD7* 在全株植物的維管束中表達 (Zou et al. 2006)，而 *CCD8* 在根、節、節間和花序中的維管束細胞中表達 (Arite et al. 2007)。

Strigolactones 生物合成的部位主要在根延長部的皮質層，另從阿拉伯芥生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)。生合成之後在根系的部分 Strigolactones 滲出於根際作為信號分子，在矮牽牛由 *PDR1* 促進局部的 Strigolactones 滲出 (圖 5)，但不能確定 *PDR1* 是否參與 Strigolactones 從皮質層運移至木質部

(圖 5)。突變體嫁接試驗證明抑制分枝的化合物可從根部移轉到枝條，外施 GR24 的組合結果顯示 Strigolactones 可以通過木質部轉移，當然，從根部轉運 Strigolactones 並非分枝抑制的先決條件，鄰近腋芽組織合成的 Strigolactones 足以抑制分枝(圖 5)。然而，藉由 Strigolactones 的轉運機制，可以微調或調節根及根際條件與枝條(分枝)比率的平衡，也可對芽的 Auxin 產生負向反應，調控整個植物的 Strigolactones 分佈並影響生長與發育。如：水稻在缺磷的狀況下水稻芽和根的 Strigolactones 生物合成基因表達提高，Strigolactones 的含量增加(Umehara et al., 2010)(圖 6)，減少分蘖調控生長因應缺磷的狀況。

五、Strigolactones 運移與訊息傳導

雖然學者對 Strigolactones 的生合成、運移、訊息傳遞路徑仍然存在疑惑，但仍將主要路徑推測建立起來，如圖 7 為 Strigolactones 調控枝條分枝的推定途徑：由 RMS1 和 RMS5 一起參與類胡蘿蔔素衍生物合成 Strigolactones，在根和芽合成的 Strigolactones (在豌豆為 orobanchyl acetate) 並向上移動，在枝條中由 RMS3 和 RMS4 回應 Strigolactones 訊息，對芽局部產生反應而抑制側芽萌發(如野生型)，但突變體 rms3 和 rms4 却增加分枝的表現。另外，RMS2 則介導的回饋信號的傳遞，回饋信號除了來自莖頂的 Auxin 向下移動，並藉由 RMS1 和 RMS5 的轉錄作用，調節提高 Strigolactones 的生物合成。回饋信號還抑制從根の木質部細胞分裂素(X-CK)輸出，且 Auxin 抑制苗株局部的細胞分裂素(Cytokinin; CK)產生(如圖 7)(Beveridge et al. 2009)。

Strigolactones 如何在植物中運移？早期在豌豆，阿拉伯芥和矮牽牛的嫁接實驗中即證明 Strigolactones 可以從根部移動到枝條，另外，在番茄和阿拉伯芥的木質部汁液中亦檢測到 Strigolactones (Kohlen et al, 2011)。而 Strigolactones 如何從根部滲出到土壤，已知在矮牽牛需要 PIRIOTROPIC DRUG RESISTANCE 1 (PDR1) 蛋白質 (Kretschmar et al. 2012)，PDR1 是運移 Strigolactones 的蛋白，是 ATP 結合 CASSETTE (ABC) 轉運蛋白家族的一分子，亦參與其它激素例如 ABA 和 Auxin 的轉運作用。PDR1 在根尖高度表達與 Strigolactones 滲出到土壤中的表現量一致，滲出的 Strigolactones 引導叢枝菌(AM)的菌絲到

達植物的根部，並促進菌絲進入根細胞(Sharda & Koide, 2008)。有趣的是，在阿拉伯芥中沒有 PDR1(或同源物質)，因此，相較於其他物種阿拉伯芥根系分泌物含較低的 Strigolactones，這可能與阿拉伯芥沒有與菌根共生有關(Kohlen et al. 2011)。活性 Strigolactones 在枝條中的轉運作用並不明確，在矮牽牛 PDR1 在節和莖表達，而休眠芽中不表達，突變體 pdr1 增加側芽生長，但只在基部節點表達。這與父本突變體相反，父本突變體在更多部位的節點處，並出現高度分枝(Snowden & Napoli, 2003)。PDR1 是否參與 Strigolactones 運輸到枝條仍不確定，但 PDR1 在腋芽附近高度表達，表示對於 Strigolactones 抑制腋芽生長有直接作用，但此抑制作用是否由根產生 Strigolactones 被運輸到枝條，或是在枝條直接產生 Strigolactones(或兩者)仍然有待進一步探討。

參與 Strigolactones 訊息感應的兩種主要蛋白質，F-box 蛋白質(F-box protein)及 α/β 水解酶(α/β -Hydrolase)，其中 α/β 水解酶如：阿拉伯芥的 AtD14、矮牽牛的 DAD2、水稻的 D14/D88/HTD2 等。F-box 蛋白質如：阿拉伯芥的 MAX2、豌豆的 RMS4、矮牽牛的 PhMAX2A 和 PhMAX2B、水稻的 D53 等(表 1)。許多研究顯示 D14 參與 Strigolactones 訊息感應，並支持 D14 為受體，可能類似參與激勃素(GA)訊息感應的 α/β 水解酶 GID1 蛋白的方式。Strigolactones 合成與訊息傳導概述如圖 8 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。

六、Strigolactones 對植物的生理作用

1. 誘導寄生植物種子發芽：

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；紅苜蓿是列當醇 orobanchol 及 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 SLs 具有相似結構性（丁烯羧酸內酯環），同源受體分別為 D14 和 KAI2（類 D14），均使用 MAX2 進行信號轉導（見圖 9）。Karrikins 是煙霧衍生的化合物，在森林火災後誘導先鋒物種的種子發芽，不同的是 Karrikins 可刺激許多物種種子的發芽，不像 strigolactones 具有專一性。

2. 誘發根共生菌孢子萌芽及菌絲的生理活性：

植物根系分泌的 Strigolactones 可以誘發根共生菌(如:叢枝菌 arbuscular mycorrhizae，簡稱 AM)孢子萌芽，並刺激共生真菌菌絲（hyphae）分枝和生長，引導菌絲到達植物的根，並促進菌絲進入根細胞（Sharda & Koide，2008）增加植物根和真菌之間的共生體的接觸。植物合成 strigolactones 並分泌到土壤中，可刺激誘導共生真菌叢枝菌(AM)孢子萌芽、菌絲分枝，增加真菌孢子和菌絲的生理活性。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，即宿主植物將光合作用產物供給真菌，而菌根則以其根外菌絲來協助植物體吸收水分與養分。菌根菌從根毛侵入根部，並將菌絲伸出根外，菌絲可分解土壤中的有機物，並吸收無機養分、低分子有機物和水分，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，特別是磷肥的吸收尤其顯著。

3. 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 (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，SLs 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，抑制腋芽生長 (Crawford et al. 2010)。正常條件下 Auxin 調節 SL 生合成並保持 CCD7 和 CCD8 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 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 10) (Al-Babili and Bouwmeester, 2015)。

4. 影響根系架構及根系發育與養分的吸收：

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 10)。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。在缺磷的情況下尤其明顯，缺磷植物的 Strigolactones 含量增加，減少分枝和分蘖，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 11)(Kapulnik et al.,2010)。缺磷條件下水稻芽和根的 Strigolactones 生物合成基因表達被提高，導致初生根，側根和根毛長度增加，並且降低側根密度 (Umehara, et al. 2010)。

整體而言在植物發育中 Strigolactones 對植物生長調控如圖 10 所示，枝系生長包括：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 (Al-Babili and Bouwmeester. 2015)。

七、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中的種子發芽和共生菌根真菌中的菌絲分枝，抑制腋芽萌發調控莖分枝與根系的生長，已被科學家確認為新的植物荷爾蒙。但科學家對 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；獨腳金內酯如何影響植物和其他生物體如 AM 真菌中的不同生理過程；不同 Strigolactones 的相關性等均待進一步探討。

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，促進真菌共生提升磷酸鹽的攝取量，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，農學研究人員應用人工合成的 strigolactones(或類似物)，誘導所謂的“自殺發芽”，在沒有寄主植物的情況下，誘導根寄生植物種子萌芽，降低因寄生雜草對農作生產造成的損失。

主要參考文獻

- Al-Babili S. and H.J. Bouwmeester. 2015. Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66:161-186.
- Arite T, Iwata H, Ohshima K, Maekawa M, Nakajima M. 2007. *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DAD1* ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice. *Plant J.* 51:1019-29.

- Beveridge C.A., E.A. Dun, and C. Rameau. 2009. Pea has Its tendrils in branching discoveries spanning a century from auxin to strigolactones. *Plant Physiol.* 151:985-990.
- Booker J, Auldridge M, Wills S, McCarty D, Klee H, Leyser O. 2004. MAX3/CCD7 is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule. *Curr. Biol.* 14:1232–38.
- Bu Q, Lv T, Shen H, Luong P, Wang J, et al. 2014. Regulation of drought tolerance by the F-box protein MAX2 in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 164:424–39.
- Crawford S, Shinohara N, Sieberer T, Williamson L, George G. 2010. Strigolactones enhance competition between shoot branches by dampening auxin transport. *Development* 137:2905–13
- Kapulnik Y., P.-M. Delaux , N. Resnick, E. Mayzlish-Gati , S. Wininger, 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.
- Matusova R, Rani K, Verstappen FW, Franssen MC, Beale MH, Bouwmeester HJ. 2005. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobancha* spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiol.* 139:920–34
- Ruyter-Spira C., S. Al-Babili, S. van der Krol, and H. Bouwmeester. 2013. The biology of strigolactones. *Trends Plant Sci.* 18:72-83.
- Seto Y, and Yamaguchi S. 2014. Strigolactone biosynthesis and perception. *Curr. Opin. Plant Biol.* 21:1–6
- Umehara M., A. Hanada, H. Magome, N. Takeda-Kamiya and S. Yamaguchi. 2010. Contribution of Strigolactones to the Inhibition of Tiller Bud Outgrowth under Phosphate Deficiency in Rice. *Plant Cell Physiol.* 51(7): 1118–1126.
- Vogel J T, Walter MH, Giavalisco P, Lytovchenko A, Kohlen W, et al. 2010. SICCD7 controls strigolactone biosynthesis, shoot branching and mycorrhiza-induced apocarotenoid formation in tomato. *Plant J.* 61:300–11.

- Waldie T., H. McCulloch, and O. Leyser. 2014. Strigolactones and the control of plant development: lessons from shoot branching. *Plant J.* 79:607-622.
- Yoneyama K., X. Xie, K. Yoneyama, and Y. Takeuchi. 2009. Strigolactones: structures and biological activities. *Pest Manag. Sci.* 65: 467-470.
- Zou J, Zhang S, Zhang W, Li G, Chen Z, et al. 2006. The rice *HIGH-TILLERING DWARF1* encoding an ortholog of *Arabidopsis MAX3* is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds. *Plant J.* 48:687–98

表 1 參與 strigolactone 生物合成和信號傳導的基因

Tab. 1. Genes involved in strigolactone (SL) biosynthesis and signaling

Role	Protein identity/function	Gene name				References
		<i>Arabidopsis</i>	Pea	Petunia	Rice	
SL biosynthesis	9- <i>cis</i> /all- <i>trans</i> - β -Carotene isomerase	<i>AtD27</i>			<i>D27</i>	5, 67, 137
	Carotenoid cleavage dioxygenase 7 (CCD7)	<i>MAX3</i>	<i>RMS5</i>	<i>DAD3</i>	<i>HTD1/D17</i>	5, 15, 33, 154
	Carotenoid cleavage dioxygenase 8 (CCD8)	<i>MAX4</i>	<i>RMS1</i>	<i>DAD1</i>	<i>D10</i>	5, 6, 110, 114, 115
	Cytochrome P450, cytochrome 711 (CYP711)	<i>MAX1</i>		<i>PbMAX1</i>	<i>Caractone oxidase (Os01g0700900), orobanchol synthase (Os01g0701400), Os01g0701500, Os02g0221900, Os06g0565100</i>	16, 34, 151
SL perception/signaling	α/β -Hydrolase	<i>AtD14</i>		<i>DAD2</i>	<i>D14/D88/HTD2</i>	8, 46, 84
	F-box protein	<i>MAX2</i>	<i>RMS4</i>	<i>PbMAX2A, PbMAX2B</i>	<i>D3</i>	13, 34, 46, 50, 116
	Class I Clp ATPase protein				<i>D53</i>	55, 153

Abbreviations: D, DWARF; DAD, DECREASED APICAL DOMINANCE; HTD, HIGH TILLERING DWARF; MAX, MORE AXILLARY GROWTH; RMS, RAMOSUS.

(Al-Babili and Bouwmeester, 2015)

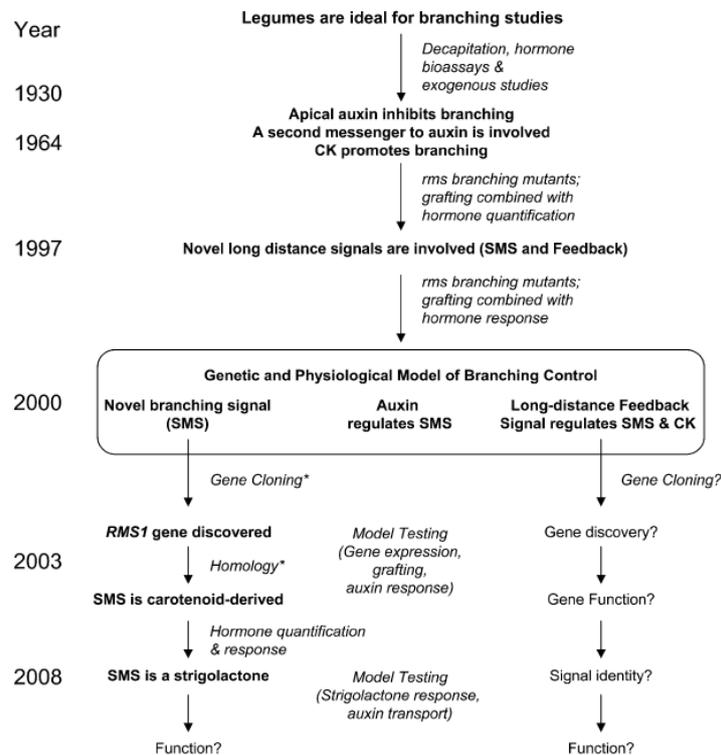


Fig.1. Research date line for the discovery of strigolactones as the new branching hormone, its regulation by auxin, and the involvement of longdistance feedback signaling. Approximate date line is shown on left, major hypotheses in bold, and experimental approaches in italics. Question mark (?) highlights knowledge gaps; asterisk (*) denotes discoveries that relied on research in *Arabidopsis*. CK, Cytokinin; SMS, novel branching signal. (Beveridge *et al.*, 2009)

圖 1. 新的分枝荷爾蒙 strigolactones 之研究年曆

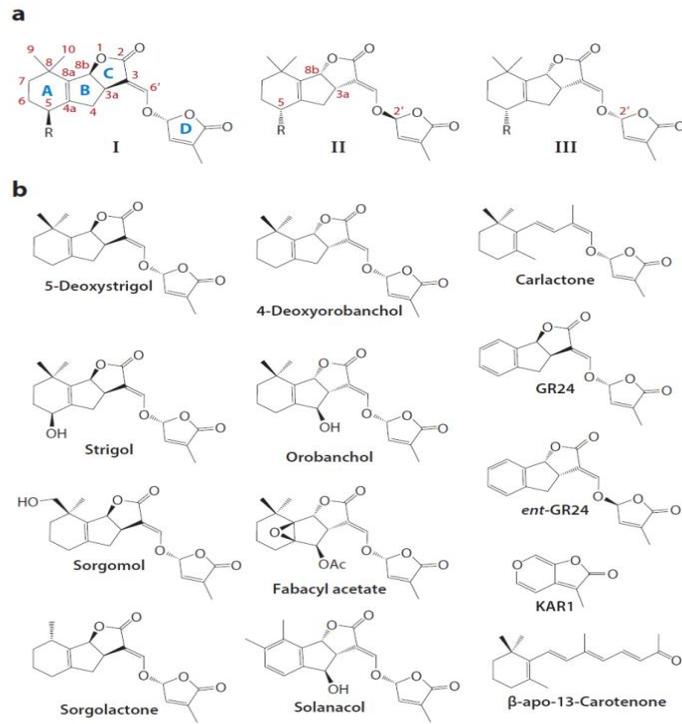


Fig. 2. Structures of strigolactones (SLs) and other compounds.

(Al-Babili and Bouwmeester, 2015)

圖 2. Strigolactones 及其衍生物質的化學結構。

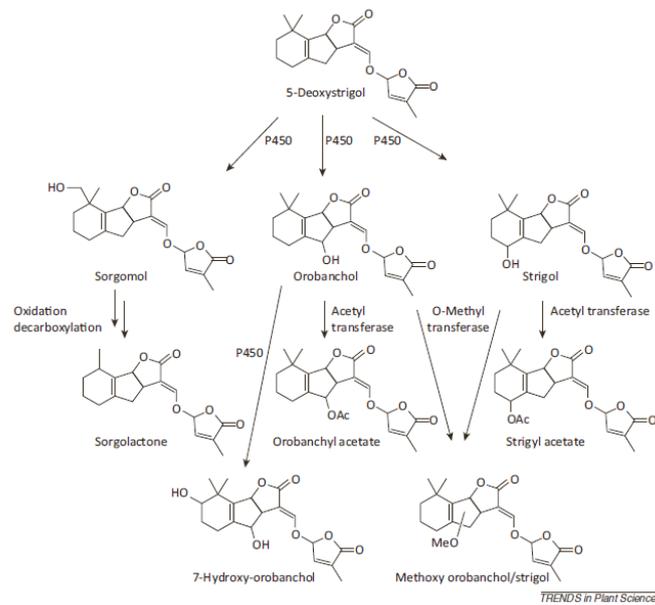


Fig. 3. Putative biosynthetic relationships between different strigolactones.

(Ruyter-Spira *et al.*, 2013)

圖 3. 不同 strigolactones 之間推論的生成關係。

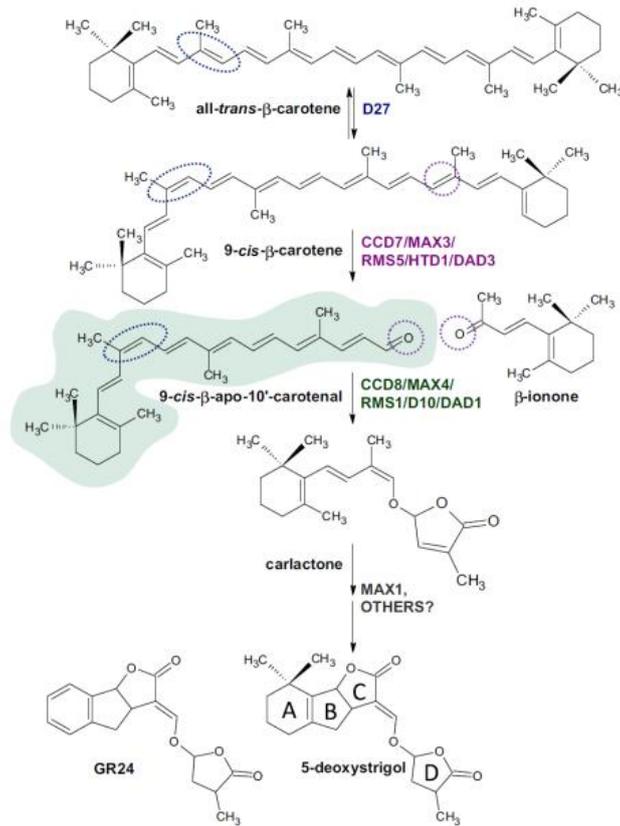
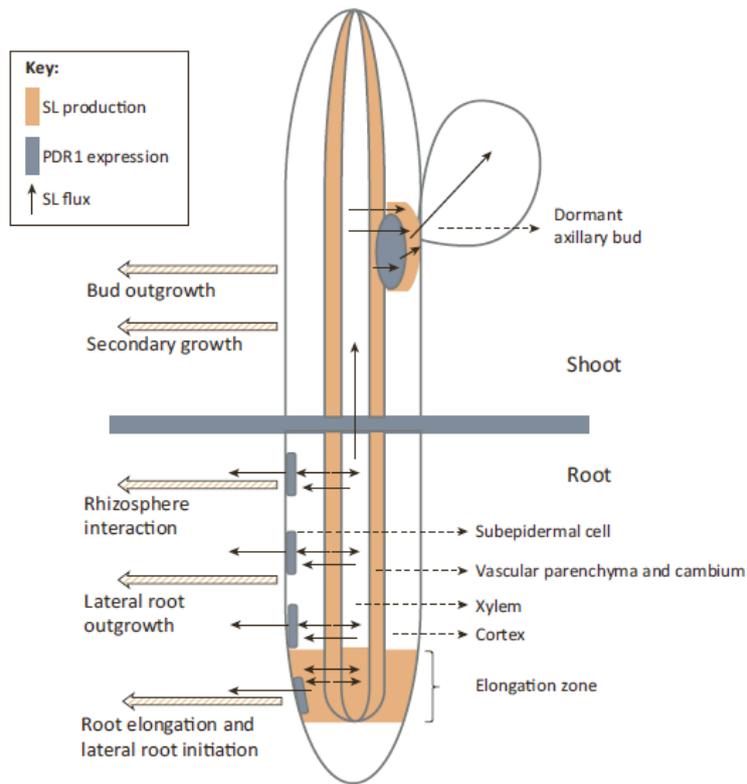


Fig. 4. The proposed pathway of strigolactone synthesis from the precursor all-trans-β-carotene to the simple strigolactone 5-DS. The molecular re-arrangements catalysed by D27, CCD7 and CCD8 are highlighted in blue, violet and green, respectively. The four rings of 5-DS are designated A–D. The synthetic strigolactone GR24 is shown to the left of 5-DS. (Waldie *et al.*, 2014)

圖 4. strigolactone 從前趨物全反式胡蘿蔔素到簡單的 5-DS 的合成路徑。



TRENDS in Plant Science

Fig. 5. Putative localization of strigolactone biosynthesis and fluxes throughout the plant. (Ruyter-Spira *et al.*, 2013)

圖 5. 推論 strigolactone 生物合成和運移的部位

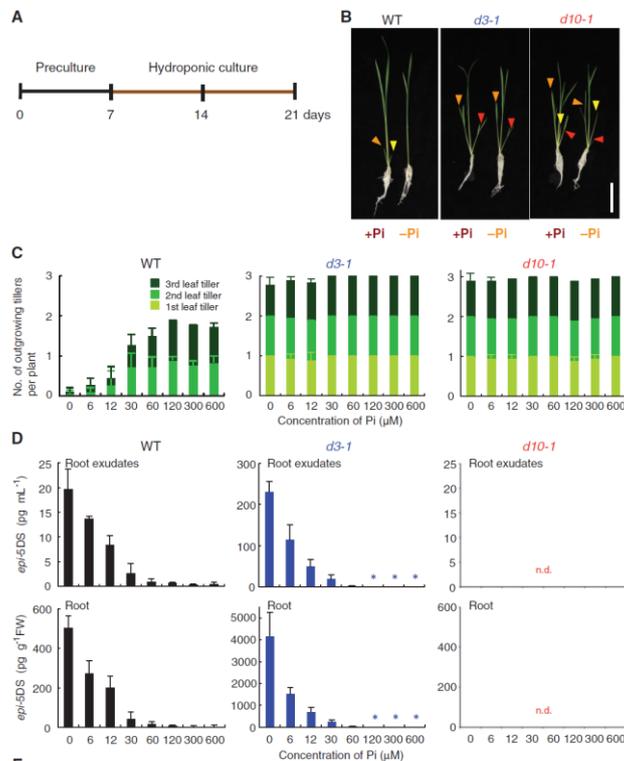


Fig. 6. Effect of Pi on tiller bud outgrowth and SL levels. (Umehara *et al.*, 2010)

圖 6. 磷對藥芽生長和 strigolactone 含量的影響

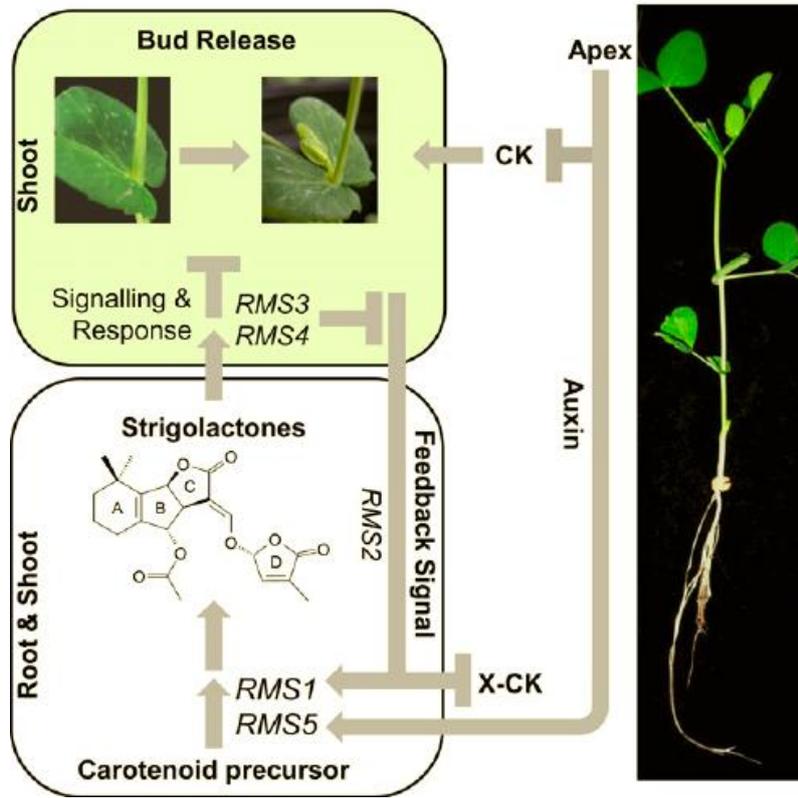


Fig. 7. Strigolactone branching pathway. (Beveridge *et al.*, 2009)

圖 7. Strigolactone 調控分枝的路徑。

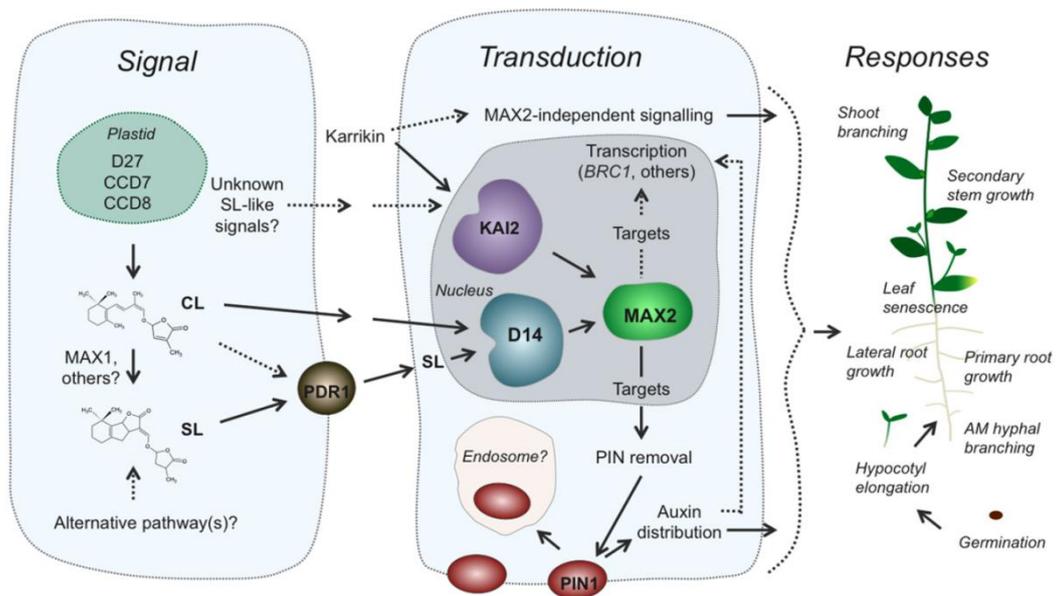


Fig. 8. An overview of strigolactone (SL) signalling and synthesis.

圖 8. strigolactone 信號傳導和合成的概述圖。

(Waldie *et al.*, 2014)

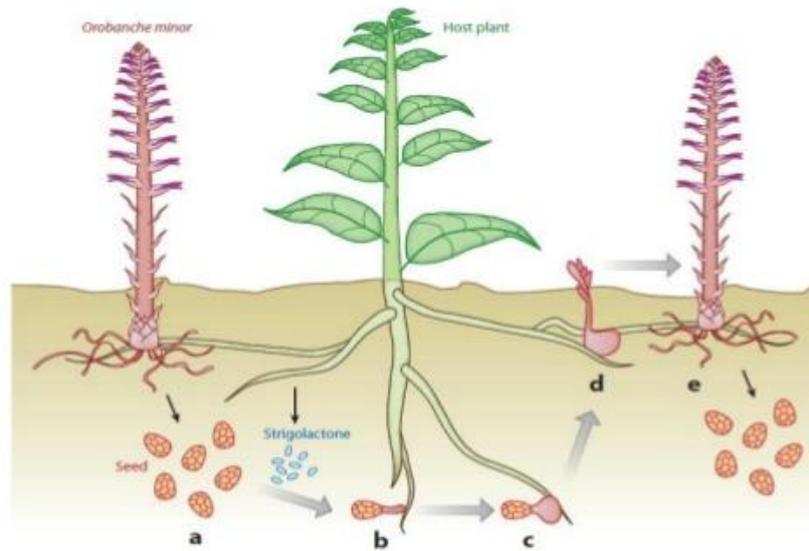


Fig. 9. Life cycle of a root parasitic plant, *Orobanche minor*. (a) Seed germination is elicited by host- derived stimulants, including strigolactones. (b) Seedling attaches to host root with haustoria. (c–d) Parasite tubercles grow underground for several weeks or months before emergence of the flowering shoots. (e) The parasite produces a large number of seeds. which remain viable for many years in soil.

(Xie *et al.*, 2010)

圖 9. 根寄生植物的生命週期

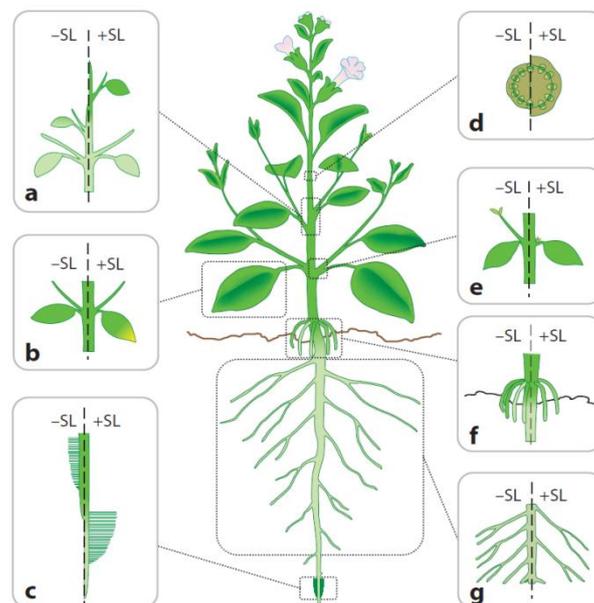


Fig. 10. Roles of strigolactones (SLs) in plant development. SLs (a) stimulate internode growth, (b) accelerate leaf senescence, (c) enhance the elongation of root hairs and the growth of primary roots, (d) increase stem thickness and induce secondary growth, (e) inhibit the outgrowth of axillary buds, and inhibit the formation of (f) adventitious and (g) lateral roots. (Al-Babili and Bouwmeester, 2015)

圖 10. strigolactones 在植物發育中的作用。

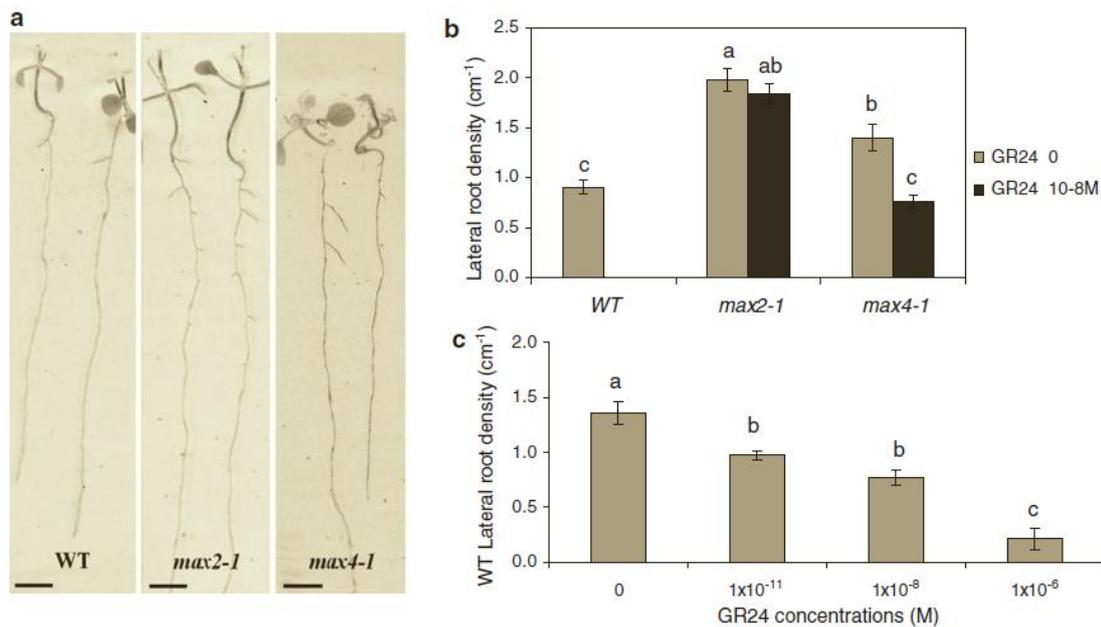


Fig. 11. Lateral roots formation in wild-type Arabidopsis (Col-0, WT), *max4-1* and *max2-1* mutants grown under GR24 and control treatments. A Root morphology of 12-day-old WT, *max2-1* and *max4-1* seedlings. Bars represent 0.5 cm. b Effect of 10⁻⁸ M GR24 on lateral root density of *max2-1* and *max4-1* mutants, after 12 days of seedling incubation (n = 20). c Effect of different concentrations of GR24 on lateral root density of WT plants, after 12 days of seedling incubation (n = 20). Error bars indicate \pm SE. Different letters (a, b, c) indicate statistically significant different means according to Kruskal–Wallis test and box-plot analysis (Kapulnik *et al.*, 2010)

圖 11. 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。