

外源信号物质对根寄生植物作用研究进展

陈虞超, 陈晓军, 李 苗, 甘晓燕, 宋玉霞*
(宁夏农业生物技术重点实验室, 宁夏 银川 750002)

摘 要: 寄生被子植物中有一类寄生在寄主根部, 通过摄取寄主的水分和养分而生存的特殊植物类群即为根寄生植物。近年来有关外源信号物质对根寄生植物作用的研究受到广泛的关注, 这方面的工作主要集中于外源信号物质对根寄生植物种子萌发、吸器形成的刺激作用及其刺激机制的研究。对根寄生植物种子萌发具有刺激作用的外源信号物质主要是倍半萜、氢醌类物质以及类胡萝卜素生物合成抑制剂; 对根寄生植物的吸器形成具有刺激作用的外源物质主要包括醌类、酚类、黄酮类 3 大类物质, 其核心结构是对苯醌。外源信号物质刺激根寄生植物的种子萌发很可能是通过受体介导的信号机制进行作用的; 而刺激吸器形成则与氧化还原机制密切相关。外源信号物质对根寄生植物作用的研究对揭示根寄生植物种子萌发、吸器形成的机制及其寄生关系的建立起着重要作用, 并有助于对有害根寄生植物的防治和有价值根寄生植物资源的开发利用。

关键词: 外源信号物质; 根寄生植物; 种子萌发; 吸器形成; 刺激作用

中图分类号: R282.2 文献标识码: A 文章编号: 0253-2670(2010)09-1567-05

Advances in studies on effect of exogenous signal substances on root parasitic plant

CHEN Yur chao, CHEN Xiao jun, LI Miao, GAN Xiao yan, SONG Yur xia

(Key Laboratory of Agricultural Biotechnology of Ningxia, Yinchuan 750002, China)

Key words: exogenous signal substance; root parasitic plant; seed germination; haustorium formation; stimulation effect

目前已发现的寄生被子植物有 4 200 多种, 是被子植物中的一个特殊种类, 占被子植物总数的 1% 以上, 主要分属于 18 个科, 274 个属, 广泛分布于不同的生态环境中, 并具有不同的生育习性及与寄主识别特性^[1-2]。寄生植物依其寄生部位不同, 可分为根寄生植物和茎叶寄生植物, 依其植株叶绿素的有无, 分为半寄生植物和全寄生植物^[3]。根寄生 (root parasite) 植物叶片退化成为鳞片状, 其地下部分与寄主根相连, 地上部分与寄主彼此分离, 需要通过寄主植物木质部和韧皮部的连接来吸收营养。根寄生植物占全部寄生植物的 60% 左右, 且多数是中国传统医学宝库中珍稀药材的来源, 如肉苁蓉 *Cistanche deserticola* Y. C. Ma、锁阳 *Cynomorium songaricum* Rupr. 和草苁蓉 *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) Fedtsch. 等具有极高的药用价值与发展前景^[4]。根寄生植物有其特殊的生育、寄生特性, 通过研究外源信号物质对根寄生植物的作用, 对揭示根寄生植物特殊的生育规律、寄生特性有着极其重要的意义, 并为有益根寄生植物生产和有害根寄生杂草防治奠定基础。种子萌发和吸器形成是根寄生植物进行寄生生长的关键阶段, 关于外源信号物质对根寄生植物作用的研究主要针对这两个阶段。本文对外源信号物质对根寄生植物的种子萌发、吸器形成过程中的作用以及作用机制的研究进展进行综述, 探讨

研究中尚存在的问题, 对研究前景进行了展望。

1 根寄生植物的生活史

根寄生植物刚成熟的种子发育不完全, 只有经过一段时间的后熟过程才能完成其发育; 发育完全后的种子先必须进行一段时间的预培养, 然后在寄主 (或非寄主) 根系分泌物中的外源信号物质的刺激作用下开始萌发。萌发后的种子的胚根受到特殊外源信号物质的刺激形成独特的吸器, 吸器吸附在寄主根上, 并穿入寄主根与寄主根的维管束联结; 此时根寄生植物植株便开始吸收利用寄主的水份、矿物质元素、氨基酸、碳水化合物及其他高分子营养物质, 直至寄生植物植株长大出土、开花与结籽成熟^[5]。荒漠肉苁蓉种子萌发由胚根极的活动形成的单极性的幼苗发育方式; 初生吸器是肉苁蓉黏着寄主的器官^[6]。种子萌发是根寄生植物寄生生活开始的先决条件, 在自然条件下寄生植物的种子萌发率很低, 必需处在适宜的环境条件下, 并在外源信号物质的刺激作用下才能萌发; 萌发后种子的胚根要寄生到寄主植物根上还必须依靠独特的吸器来完成, 吸器是根寄生植物吸取寄主营养物质的“纽带”, 因此这两个阶段是根寄生植物进行寄生生长的关键时期。

2 外源信号物质对根寄生植物的作用

2.1 外源信号物质对根寄生植物种子萌发的刺激作用

* 收稿日期: 2009-12-11

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30960023)

作者简介: 陈虞超 (1982—), 男, 湖北省汉川市人, 研究实习员, 硕士, 研究方向为植物分子生物学。

Tel: (0951) 6886759 E-mail: chenychao820321@163.com

* 通讯作者 宋玉霞 E-mail: songyx666@163.com

2.1.1 对根寄生植物种子萌发具有刺激作用的外源信号物质:根寄生植物的种子萌发必须在相关的外源信号物质的刺激作用下才能实现,目前发现的此类物质主要是倍半萜、氢醌类物质以及类胡萝卜素生物合成抑制剂。众多学者对存在于自然界中的此类物质进行了广泛的研究与探寻,目前已经从多种植物的根系分泌物中分离出来十余种此类物质。Cook 等^[7]最先从非寄主植物陆地棉 *Gossypium hirsutum* L. 的根系分泌物中分离得到了独脚金醇(strigol),该物质对黄独脚金 *Striga lutea* Lour. 种子萌发具有明显的促进作用;Hauck 等^[8]首次从玉蜀黍 *Zea mays* L. 和高粱 *Sorghum bicolor* (L.) Moench 中分离得到了具有刺激根寄生植物种子萌发作用的高粱酮(sorgolactone);Yokota 等^[9]通过研究发现红三叶草 *Trifolium pratense* L. 中存在列当醇(orobanchol),其对小列当 *Orobancheminor* Smith 种子萌发具有促进作用;Sato 等^[10]研究表明,从陆地棉中分离得到的独脚金乙酸酯(strigyl acetate)也可以诱导小列当的种子萌发;Yasuda 等^[11]首次通过组织培养从蝙蝠葛 *Menispermum dauricum* DC. 中也分离得到了独脚金醇;Akiyama 等^[12]从百脉根 *Lotus japonicus* L. 中分离得到具有刺激根寄生植物种子萌发作用的 5 deoxy strigol;Xie 等^[13-16]在这方面进行了大量的研究,先后从烟草 *Nicotiana tabacum* L. 中分离鉴定出 solanacol 和 2'-epi orobanchol,从高粱中分离得到 sorgomol,从红三叶草中分离得到黑蒴醇(alectrol),从亚麻 *Linum usitatissimum* L. 中分离得到 7-oxo orobanchyl acetate 和 7-oxo orobanchol,这些物质对根寄生植物种子萌发都具有刺激作用。此外,通过分析天然的独脚金醇类化合物的化学结构,有学者人工合成了 GR 系列的独脚金醇类似物 (GR24、GR7、GR3 等),其中以 GR24 活性最高、应用最广,这些人工合成的类似物(如 GR24)以及天然的独脚金醇类化合物总称为独脚金内酯^[17]。

此外,在微生物的代谢物中也存在刺激根寄生植物种子萌发的外源信号物质。Yoneyama 的研究小组^[18]发现,芽枝霉菌(*Cladosporium*)产生的 cotylenins (CNs) 和扁桃壳孢菌(*Fusicoccum amygdali*)产生的壳梭孢素(fusicoccins, FCs)在 1×10^{-5} mol/L 的低浓度下,可诱导独脚金和小列当种子的萌发(萌发率 > 50%)。另据 Takeuchi 研究小组^[19]的实验表明,适当质量浓度(1~100 mg/L)的类胡萝卜素生物合成抑制剂氟啶酮(fluridone)和达草灭(norflurazon)不仅可缩短分枝列当 *Orobancha ramosa* L.、埃及列当 *O. aegyptiaca* Pers. 和小列当的预培养时间,促进独角金醇刺激种子萌发;还能够单独刺激预培养后的独脚金种子萌发^[20]。乔学义等研究表明 0.1 mg/L 氟啶酮能显著提高管花肉苁蓉 *Cistanche tubulosa* (Schrenk) R. Wight、荒漠肉苁蓉 *C. deserticola* Y. C. Ma 和盐生肉苁蓉 *C. salsa* (C. A. Mey.) Benth. et Hook. f. 种子的萌发率^[21]。

2.1.2 外源信号物质刺激根寄生植物种子萌发的分子机制:外源信号物质刺激根寄生植物种子萌发的分子机制目前尚不明确,众多学者在这方面进行了大量的研究工作,相关

的研究报道表明可能是通过相关受体介导的信号机制进行的。所有的独脚金内酯具有相同的碳骨架,是由三环内酯(A、B、C 3 环)通过烯醇醚键与 α, β 不饱和呋喃环 D 环耦合形成的^[21]。对独脚金内酯的生物活性分析显示,这些分子中的 C、D 环部分是根寄生植物种子对萌发信号物质产生反应的主要部位。C、D 内酯环间的烯醇醚双键是保证萌发信号物质有活性所必需的^[23]。这种刺激作用的分子机制可能是:受体中的亲核取代基攻击刺激萌发的外源信号物质的 C、D 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 内酯环以离去基团的形成消除,最后形成 A、B、C 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^[12-24]。如果外源信号物质刺激根寄生植物种子萌发是通过受体介导的信号机制进行的,则刺激反应所需要的外源信号物质的量很少,反应过程会非常迅速,而且一旦被激活,种子的萌发将是不可逆。一些研究报道也有有力地证实了这一机制的可能性。Wigchert 等^[25]研究发现刺激萌发的天然外源物质或人工合成的类似物 GR7 在 $1 \times 10^{-7} \sim 1 \times 10^{-15}$ mol/L 的低浓度下具有活性,能够刺激独脚金种子萌发。González Verdejo 等^[26]用 GR24 处理预培养后的分枝列当种子发现,5 min 即可启动种子萌发,而且是不可逆的。

虽然外源刺激根寄生植物种子萌发的分子机制目前尚不明确,但有研究表明乙烯的生物合成和活化在独脚金种子萌发过程中起着十分重要的作用。预培养后的独脚金种子用刺激萌发的外源信号物质处理后,乙烯快速产生,发芽种子产生乙烯的水平是未发芽种子的 7~100 倍。二环庚二烯(2,5-norbornadiene)是乙烯活性的抑制剂,它可抑制独脚金种子发芽,但不抑制乙烯的产生;氨基乙氧基乙烯基甘氨酸(aminoethoxyvinyl glycin, AVG)是乙烯合成前体 ACC 的抑制剂,它也可抑制独脚金种子的发芽,但加入 ACC 后这种抑制作用就消失。Babiker 等^[27]研究证明刺激萌发的外源信号物质 GR24 可调节种子内乙烯的合成,并迅速促使种子内源物质产生一系列生化代谢,从而使种子萌发。Logan 等^[28]研究发现即使在没有 GR24 的条件下,乙烯亦可完全调节独脚金种子萌发,而且内源乙烯比外源乙烯更加有效。独脚金种子预培养后,加入外源 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 对促进萌发更有效^[29]。

脱落酸(ABA)可以抑制种子萌发,目前已发现的大多数天然刺激根寄生植物种子萌发的外源信号物质与 ABA 等化合物一样来自类胡萝卜素途径,在这方面也有大量的研究报道。氟啶酮与达草灭均为类胡萝卜素生物合成的抑制剂,可抑制类胡萝卜素的生物合成,而类胡萝卜素是合成 ABA 的前体,从而可抑制 ABA 的合成。Kusumoto 等^[19]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 降低可能不是氟啶酮刺激独脚金种子萌发的主要原因。Akiyama 等^[30]认为,具有刺激根寄生植物种子萌发作

用的外源信号物质 5 deoxy strigol 及其类似物来源于类胡萝卜素途径中的八氢番茄红素 (15-*cis* phytoene), 氟啶酮抑制八氢番茄红素脱氢酶 (phytoene desaturase, PD) 的活性, 避免八氢番茄红素 (phytoene) 转化成六氢番茄红素 (phytofluene), 进而导致 5 deoxy strigol 及其类似物的积累, 刺激种子萌发。

2.2 外源信号物质对根寄生植物吸器形成的刺激作用

2.2.1 对根寄生植物吸器形成具有刺激作用的外源信号物质: 根寄生植物种子萌发只是寄生生活史的第一步, 要想成功寄生到寄主上, 还必须形成寄生器官吸器, 通过吸器来完成与寄主的附着及本质部导管的连接, 从而吸收寄主的营养。目前已发现的刺激根寄生植物吸器形成蝗外源信号物质主要包括类黄酮类、酚类、醌类 3 大类物质。刺激吸器形成的外源信号物质最先是 Lynn 等^[31] 从非寄主紫云英属植物西黄芪 *Astragalus gummifer* Labill 根中提取的类黄酮类物质 xenognosin A 和 xenognosin B。之后, Stefens 等^[32] 利用黄蓍胶分离了这两种物质, 并且人工合成了许多结构类似物, 观察到这些物质对 *Agalinis purpurea* (L.) Raf 的吸器形成具有刺激作用。Parker 等^[33] 研究发现寄主根物根系分泌物中的酚酸类化合物也可刺激根寄生植物吸器形成, 如阿魏酸、芥子酸和丁香酸。此外, Chang 等^[34] 从高粱的根中分离出的 2, 6 二甲氧基对苯醌 (2, 6 dimethoxy-*p* benzoinone, 2, 6 DMBQ) 也具有刺激根寄生植物吸器形成的作用, 并指出甲氧基是刺激吸器形成的活性基团。Handa 等^[35] 研究发现 2, 6 DMBQ 分布于植物界的 29 科 48 属植物中, 这说明 2, 6 DMBQ 是广泛存在的可刺激根寄生植物形成吸器的物质。

2.2.2 外源信号物质刺激根寄生植物吸器形成的分子机制: 外源信号物质刺激根寄生植物吸器形成的分子机制目前尚未完全清楚, 众多的研究表明该作用与氧化还原机制密切相关。吸器形成不仅受刺激吸器形成的外源信号物质的调控, 在此过程中还有众多氧化还原酶参与其中。酚类物质本身不能刺激吸器形成, 是通过氧化反应转化成醌类物质而发挥作用的。Kim 等^[36] 认为寄主植物向寄生植物提供的酚类物质本身并不具备刺激作用, 需要通过寄生植物根尖的木质素降解酶等过氧化物酶, 将其转化为有刺激活性的苯醌类物质。Lynn 等^[37] 用组织化学着色法检测寄生植物独脚金根尖氧化酶的变化, 发现独脚金根尖的氧化酶活性与吸器形成有关, 在独脚金培养基中添加丁香酸或寄主表面物质, 在吸器形成前有 2, 6 DMBQ 的存在, 而在没有添加丁香酸或寄主表面物质前, 冲洗独脚金根系, 则检测不到 2, 6 DMBQ 的存在。说明独脚金根尖氧化酶可将酚类化合物氧化行成醌类化合物, 从而刺激吸器形成。Kim 等^[38] 研究发现独脚金幼苗中存在酚氧化酶 PoxA 和 PoxB, 这两种酶在以 H_2O_2 作为辅助因子的条件下可将 60 多种已知的酚类氧化成活性醌类。Keyes 等^[38] 利用氧化染料焦枯酸和丁香醛连氮以及共焦二氯荧光黄氧化影像法, 在独脚金幼苗根分生组织中检测到了 H_2O_2 的存在, 进一步证明了酚类需要在寄生

植物合成 H_2O_2 后, 才会刺激吸器的形成。张汝民等^[39] 研究表明, 2, 6 DMBQ 与间苯二酚 (RS)、2, 6 DMBQ 与阿魏酸 (FA) 组合处理可使萌发的肉苁蓉种子全部形成吸器, 2, 6 DMBQ 属于氧化性化学刺激物, RS 和 FA 属于还原性化学刺激物, 两类物质都存在的条件下, 氧化性化学刺激物充当了电子传递链的电子受体, 而还原性刺激诱导物充当了电子传递链的电子供体, 更有利于这一氧化还原反应的进行。Smith 等^[40] 对醌类物质与根寄生植物的受体作用方式进行了研究, 认为醌类物质受到光化学刺激或得到 NADH 所提供的 1 个电子形成半醌, 半醌又失去电子再重新氧化形成醌类, 通过这样一种氧化还原机制来控制一些蛋白质和其他分子的活性, 从而刺激吸器的形成。Matvienko 等^[41] 从转录翻译水平进行了相关的研究, 用 2, 6 DMBQ 处理 *Triphysaria versicolor* Ficher and C Meyer 根后, 从 cDNA 序列分析收集到 137 个特异性的复合基因转录产物, 并对其功能做了同源性比较, 其中一些转录产物编码的蛋白质与吸器的发育关。

3 外源信号物质对根寄生植物专一性识别的作用

3.1 外源信号物质对根寄生植物种子萌发专一性识别作用: 虽然根寄生植物需要在寄生植物释放的具有刺激种子萌发的外源信号物质的作用下才能萌发, 但外源信号物质在根寄生植物的识别中, 并无专一性选择, 没有表现出种属间的专一性识别作用。Yoneyama 等^[42] 研究发现虽然独脚金内酯的结构多样性, 但其生物活性主要由 D 环发挥作用, 其他部位的细微改变不影响识别的特异性, 同一种外源信号物质可对不同种属根寄生植物种子萌发起刺激作用^[23]。Muller 等^[43] 研究发现玄参醇既能刺激 *Striga gesnerioides* (Wild) Vatke 的种子萌发, 也可刺激红苋草寄生植物 *Orobancha minor* Smith 的种子萌发^[43]。Wigchert 等^[25] 的研究结果表明高粱根系分泌的中的高粱酮可刺激寄生在豆科植物上的高加索列当 *Orobancha crenata* Berr 的种子萌发; 双子叶植物豇豆根系分泌物可刺激寄生在单子叶植物上的 *Striga hermonthica* (Del) Benth 种子萌发。人工合成的 GR24 可刺激许多种根寄生植物种子的萌发。

3.2 外源信号物质对根寄生植物吸器形成专一性识别作用: 2, 6 DMBQ 等刺激吸器形成的外源信号物质, 很多都是植物细胞壁中常见的成分, 广泛地存在于被子植物中, 具有生物合成木质素、抗病原菌侵入以及其他特定的生理功能, 但是专性寄生的根寄生植物对其寄主有很强的选择性, 这说明寄生植物和寄主植物之间存在专性识别, 这一专性识别可能是多种因素作用的结果。首先, 不同根寄生植物根部的氧化还原酶对来自同一寄主植物的酚类物质有不同的底物亲和力即氢氧还原能力, 将酚类物质转化为具有刺激活性的醌类物质的程度不同, 因此刺激吸器形成的结果也不一样^[44]。Denneal 等^[45] 用 2, 6 DMBQ 处理不同种的玄参科植物 *Triphysaria versicolor*、*T. pusilla*、*T. eriantha*, 结果发现这 3 种植物对 2, 6 DMBQ 的应答并不相同, 其吸器形成的比例分别为 90%、40% 与 10%。其次, 不同寄生植物的过氧化物酶对寄主植物的细胞壁也有很高的选择性, 吸器的细胞

壁裂解酶对其寄主表现出亲和性,能使寄主植物细胞壁裂解,可能涉及到寄主植物体内保卫素的作用。

4 问题与展望

4.1 外源信号物质的分离与鉴定:自从非寄主植物棉花根系分泌物中分离得到第一个刺激独脚金种子萌发的外源信号物质独脚金醇,以及从非寄主紫云英属植物叶中分离得到的刺激吸器形成的外源信号物质以来,目前已利用 LG-MS/MS 和核磁共振(NMR)等技术方法分离和鉴定出多种刺激根寄生植物种子萌发、吸器形成的外源信号物质。但中国植物资源丰富,如何快速、高效、准确地从更多的植物体中分离鉴定出稳定、有效的这两类外源信号物质并鉴定其化学成分及结构,值得进一步研究;同时如何加强对这两类外源信号物质的人工合成、化学结构的修饰以解决其天然浓度低、结构不稳定,也是一个亟待解决的问题。

4.2 外源信号物质对根寄生植物作用的分子机制:目前,对于外源信号物质刺激根寄生植物种子萌发、吸器形成的分子机制还知之甚少。对于外源信号物质刺激根寄生植物种子萌发的分子机制普遍认为可能是通过受体介导的信号机制进行的。Zwanenburg 等^[46]用亲和色谱法分离出相对分子质量为 6 万的膜结合蛋白,并认为这可能是该作用机制中的受体蛋白。Reizelman 等^[47]用生物素化的 GR24 来检测独脚金内酯的结合蛋白,但其受体的鉴定、两者的结合方式、通过的具体信号通路等还有待更深入的研究。同时,根寄生植物的吸器形成受多种因素调控,刺激吸器形成的外源信号物质是如何被寄生植物感知,又是经过怎样的信息传递过程最后刺激吸器形成,也都有待进一步的研究。

4.3 外源信号物质对根寄生植物专一性识别的作用:根寄生植物中存在专性寄生植物与非专性寄生植物,专性寄生植物只能识别寄生特定寄主,而非专性寄生植物对寄主的识别并不具有专一性。刺激萌发的外源信号物质对种子萌发的作用不具有专一性。刺激吸器形成的同一种外源信号物质如 2,6-DMBQ 对不同种的根寄生植物作用效果不一样,而且不同种的寄生植物对这类外源信号物质具有选择性。Denneal 等^[45]研究发现对 2,6-DMBQ 不产生反应的玄参科植物 *Triphysaria pusilla*,若用含有其他外源信号物质的 *Arabidopsis* 根系分泌物进行处理则可以形成吸器,这可能与寄生植物吸器形成相关酶的专性作用有关。刺激吸器形成的外源信号物质在寄生植物与寄主之间的专一性识别过程中起到一定的作用,具体情况还有待进一步的研究。

4.4 外源信号物质对根寄生植物作用研究的应用前景:目前,世界上根寄生植物的种类很多,加强其种子萌发、吸器形成、寄生机制的深入研究可以更加明确地对有害或有益的根寄生植物进行人为调控,尤其是对农业生产危害性较大的寄生杂草(如独脚金)的防治,以及对具有广泛应用前景的濒危寄生药材(如肉苁蓉)栽培技术革新十分重要。开发天然或人工合成的刺激萌发的外源信号物质诱导有害生植物种子的“自杀性萌发”是对根寄生杂草防治的一条新途径;利用外源信号物质刺激濒危寄生药材的种子萌发,诱导吸器形成将

大大提高其栽培的寄生率,从而解决其野生资源匮乏、开发过度问题,同时也为根寄生植物寄生生物学提供更为丰富的内容^[48]。

参考文献:

- [1] Soltis D E, Soltis P S, Doyle J J. *Molecular Systematics of Plants II. DNA Sequencing* [M]. Boston: Kluwer Academic Publishers, 1998
- [2] Yoder J L. Host plant recognition by parasitic Scrophulariaceae [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 359-365
- [3] Press M C, Graves J D. *Parasitic Plants* [M]. London: Chapman and Hall, 1995
- [4] 盛晋华, 张雄杰, 刘宏义, 等. 寄生植物概述 [J]. 生物学通报, 2006, 41(3): 9-13
- [5] Joel D M. The long term approach to parasitic weeds control: Manipulation of specific developmental mechanisms of the parasite [J]. *Crop Prot*, 2000, 19: 753-758
- [6] 盛晋华, 翟志席, 郭玉海. 荒漠肉苁蓉种子萌发与吸器形成的形态学研究 [J]. 中草药, 2004, 35(9): 1047-1049
- [7] Cook C E, Whichard L P, Turner B, et al. Germination of witchweed (*Striga lutea*): Isolation and properties of a potent stimulant [J]. *Science*, 1966, 1190: 1154
- [8] Hauck C, Müller S, Schildknecht H. A germination stimulant for parasitic flowering plants from *Sorghum bicolor*, a genuine host plant [J]. *Plant Physiol*, 1992, 139: 474-478
- [9] Yokota T, Sakai H, Okuno K, et al. Alectrol and orobanchol, germination stimulants for *Orobancha minor*, from its host red clover [J]. *Phytochemistry*, 1998, 49: 1967-1973
- [10] Sato D, Ayman A, Takeuchi Y, et al. Confirmation and quantification of strigolactones, germination stimulants for root parasitic *Striga* and *Orobancha*, produced by cotton [J]. *BioSci Biotechnol Biochem*, 2005, 69(1): 98-102
- [11] Yasuda N, Sugimoto Y, Kato M, et al. (+)-Strigor, a witchweed seed germination stimulant from *Menispermum dauricum* root culture [J]. *Phytochemistry*, 2003, 62: 1115-1119
- [12] Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Nature*, 2005, 435: 824-827
- [13] Xie X N, Kusumoto D, Takeuchi Y, et al. 2-Epi-orobanchol and solanacol, two unique strigolactones, germination stimulants for root parasitic weeds, produced by tobacco [J]. *J Agric Food Chem*, 2007, 55: 8067-8072
- [14] Xie X N, Yoneyama K, Kusumoto D, et al. Sorgomol, germination stimulant for root parasitic plants, produced by *Sorghum bicolor* [J]. *Tetrahedron Lett*, 2008, 49: 2066-2068
- [15] Xie X N, Yoneyama K, Kusumoto D, et al. Isolation and identification of alectrol as (+)-orobanchyl acetate, a germination stimulant for root parasitic plants [J]. *Phytochemistry*, 2008, 69: 427-431
- [16] Xie X, Yoneyama K, Kurita J Y, et al. 7-Oxo-orobanchyl acetate and 7-oxo-orobanchol as germination stimulants for root parasitic plants from flax (*Linum usitatissimum*) [J]. *BioSci Biotechnol Biochem*, 2009, 73(6): 1367-1370
- [17] Yoneyama K, Xie X, Yoneyama K, et al. Strigolactones: structures and biological activities [J]. *Pest Manag Sci*, 2009, 65(5): 467-470
- [18] Yoneyama K, Takeuchi Y, Ogasawara M, et al. Cytolenins and fusicoccins stimulate seed germination of *Striga hermonthica* (Del.) Benth and *Orobancha minor* Smith [J]. *J Agric Food Chem*, 1998, 46: 1583-1586
- [19] Kusumoto D, Chae S H, Mukaida K, et al. Effects of fluridone and norflurazon on conditioning and germination of *Striga asiatica* seeds [J]. *Plant Growth Regulat*, 2006, 48: 73-78
- [20] Chae S H, Yoneyama K, Takeuchi Y, et al. Fluridone and norflurazon, carotenoid biosynthesis inhibitors, promote seed conditioning and germination of the holoparasite *Orobancha minor* [J]. *Physiol Plant*, 2004, 120: 328-337
- [21] 乔学义, 王华磊, 郭玉梅. 一种刺激肉苁蓉种子萌发和吸器发育的方法 [J]. 植物学通报, 2007, 24(4): 521-525

- [22] Humphrey A J, Galster A M, Beale M H. Strigolactones in chemical ecology: waste products or vital allelochemicals? [J]. *Nat Prod Rep*, 2006, 23: 592-614
- [23] Mangnus E M, Zwanenburg B. Tentative molecular mechanisms for germination stimulation of *Striga* and *Orobanch* seeds by strigol and its synthetic analogues [J]. *J Agric Food Chem*, 1992, 40: 1066-1070
- [24] Sugimoto Y, Wighert S C M, Thuring J W J F, et al. Synthesis of all eight stereoisomers of the germination stimulant sorgolactone [J]. *J Org Chem*, 1998, 64: 1259-1267
- [25] Wighert S C M, Zwanenburg B. A critical account on the interpretation of *Striga* seed germination [J]. *J Agric Food Chem*, 1999, 47: 1320-1325
- [26] González Verdejo C I, Barandiaran X, Moreno M T, et al. An improved axenic system for studying pre-infection development of the parasitic plant *Orobancha ramosa* [J]. *Ann Bot*, 2005, 96: 1121-1127
- [27] Babiker A G T, Ejeta G, Bulter L G, et al. Ethylene biosynthesis and strigolactone induced germination of *Striga asiatica* [J]. *Physiol Plant*, 1993, 88: 359-365
- [28] Logan D C, Stewart C R. Role of ethylene in the germination of the hemiparasite *Striga hermonthica* [J]. *Plant Physiol*, 1991, 97: 1435-1438
- [29] Babiker A G T, Ma Y, Sugimoto Y, et al. Conditioning period, CO₂ and GR24 influence ethylene biosynthesis and germination of *Striga hermonthica* [J]. *Physiol Plant*, 2000, 109: 75-80
- [30] Akiyama K, Hayashi H. Plastid-derived strigolactones show the way to roots for symbionts and parasites [J]. *New Phytologist*, 2008, 178: 695-698
- [31] Lynn D, Steffens J, Kamat V, et al. Isolation and characterization of the first host recognition substance for parasitic angiosperms [J]. *Am Chem Soc*, 1981, 103: 1868-1870
- [32] Steffens J C, Lynn D G, Kamat V S, et al. Molecular specificity of haustorial induction in *Agalinis purpurea* (L.) Raf. (Scrophulariaceae) [J]. *Ann Bot*, 1982, 50: 1-7
- [33] Parker C, Musselman K J, Polhill R M, et al. *Proceedings of the Third International Symposium on Parasitic Weeds* [M]. Aleppo: International Center for Agricultural Research in Dry Areas Syria, 1984
- [34] Chang M, Lynn D G. The haustorium and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms [J]. *Chem Ecol*, 1986, 12(2): 561-579
- [35] Handa S S, Kinghorn A D, Cordeu G A, et al. Plant anticancer agent XXVI Constituents of peddles fisheri [J]. *J Nat Prod*, 1983, 18: 240-247
- [36] Kim D, Koz R, Boone L, et al. On becoming a parasite: evaluating wall oxidases in parasitic plant development [J]. *Chem Biol*, 1998, 5: 103-117
- [37] Lynn D G, Chang M. Phenolic signals in cohabitation implications for plant development [J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1990, 41: 497-526
- [38] Keyes W J, OMalley R, Kim D, et al. Signaling organogenesis in parasitic angiosperms: xenonoxin generation, perception and response [J]. *Plant Growth Regulat*, 2000, 19: 217-231
- [39] 张汝民, 陈宏伟, 张丹, 等. 肉苁蓉种子萌发与吸器形成的化学物质诱导 [J]. 林业科学, 2009, 45(6): 39-44
- [40] Smith C E, Rutledge T, Zeng Z, et al. A mechanism for inducing plant development the genesis of a specific inhibitor [J]. *Prod Nat Acad Sci USA*, 1996, 93(14): 6986-6991
- [41] Matvienko M, Tortes M J, Yoder J I. Transcriptional responses in the hemiparasitic plant *Triphysaria versicolor* to host plant signals [J]. *Plant Physiol*, 2001, 127: 272-282
- [42] Yoneyama K, Takeuchi Y, Sato D, et al. Proceedings of the 8th International Parasitic Weeds Symposium [C]. Durban: The International Parasitic Plant Society, 2004
- [43] Muller S, Hauck C, Schildknecht H. Germination stimulants produced by *Vigna unguiculata* Wapl cv. saunders Upright [J]. *J Plant Growth Regulat*, 1992, 11: 77-84
- [44] 王华磊, 汤飞宇, 杨太新, 等. 寄生被子植物吸器的研究 [J]. 生物学通报, 2004, 39(11): 7-9
- [45] Jamison D S, Yoder J I. Heritable variation in quinone induced haustorium development in the parasitic plant *triphyssaria* [J]. *Plant Physiol*, 2001, 125: 1870-1880
- [46] Fer A, Talhouarn P, Joel D M, et al. *Proceedings of the 7th International Parasitic Weed Symposium* [M]. Nantes: University of Nantes, 2001
- [47] Reizelman A, Wighert S C, deBianco C, et al. Synthesis and bioactivity of labelled germination stimulants for the isolation and identification of the strigolactone receptor [J]. *Org Biomol Chem*, 2003, 1: 950-959
- [48] 朱东玲, 宋玉霞, 郭生虎, 等. 肉苁蓉种子休眠与萌发特性的初步研究 [J]. 种子, 2006, 25(2): 17-21

红景天苷的生物合成途径及生物技术研究进展

张祖荣^{1,2}, 廖志华^{2*}

(1 重庆文理学院生命科学与技术学院, 重庆 402168; 2 西南大学生命科学学院
三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715)

摘要: 红景天苷是景天科红景天属植物最为重要的药效成分, 由于其具有多种重要的药用功效而成为当今天然产物研究的热点之一。在全面总结前人研究成果的基础上, 综述了红景天苷生物合成可能的 3 条途径: 苯丙烷类代谢途径、酪氨酸脱羧代谢途径和酪氨酸转氨代谢途径; 利用红景天组织培养、细胞培养和其他生物进行红景天苷生物合成的方法; 以及基因克隆与遗传转化在红景天苷生物合成中的作用与研究现状等相关内容。最后展望了相关研究工作的发展前景。

关键词: 红景天苷; 生物合成; 组织培养; 遗传转化

中图分类号: R282.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253-2670(2010)09-1571-04

* 收稿日期: 2009-12-18

基金项目: 西南大学引进人才科研资助项目 (XDKJ2006006)

作者简介: 张祖荣(1966—), 男, 重庆江津人, 重庆文理学院副教授, 长期从事药用植物的教学与科研工作, 现为西南大学访问学者。

E-mail: yuxixueyuan12@163.com 412587791@qq.com

* 通讯作者 廖志华 T el: (023) 68367146 E-mail: zhiliao@swu.edu.cn