

# Karrikins 信号传导通路及功能研究进展

罗晓峰, 戚颖, 孟永杰, 帅海威, 陈锋, 杨文钰, 舒凯

四川农业大学农学院生态农业研究所, 农业部西南作物生理生态与耕作重点实验室, 成都 611130

**摘要:** Karrikins 是从野火烟中发现的一类具有促进某些植物种子(如拟南芥、野燕麦)萌发的信号分子。自 2004 年其结构首次被解析以来, 目前已经发现 6 种不同形式的 Karrikin, 其活性各有不同。虽然 Karrikins 被发现的时间较短, 但其已成为植物分子生物学领域的研究热点。研究发现, Karrikins 除促进种子萌发以外, 还具有调控植物光形态建成、叶片发生等过程等生物学功能; 此外, Karrikins 与植物激素独脚金内酯(Strigolactone)在结构、信号传导通路等方面具有非常高的相似性。本文从 Karrikins 的发现史、信号传导通路、生物学功能及生态学意义等方面综述了其最新的研究进展, 并探讨了 Karrikins 领域未来的研究方向。

**关键词:** Karrikins; 种子; 萌发; 光形态建成

## Current understanding of signaling transduction pathway and biological functions of Karrikins

Xiaofeng Luo, Ying Qi, Yongjie Meng, Haiwei Shuai, Feng Chen, Wenyu Yang, Kai Shu

Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in Southwest China, Institute of Ecological Agriculture, College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

**Abstract:** Karrikins are a class of signaling molecules discovered in wildfire smoke, which can significantly promote seed germination in some species (such as *Arabidopsis* and *Avena fatua*). The structures of Karrikins were first elucidated in 2004. At present, six different types of Karrikins have been documented, and their biological activities vary significantly. So far, studies for Karrikins have become a hot spot in the plant molecular biology field. Recent advances demonstrate that Karrikins regulate plant photomorphogenesis and leaf differentiation effectively, in addition to the effect on seed germination. Furthermore, Karrikins share highly similar molecular structures and signaling transduction pathways with strigolactone. In this review, we summarize the history of discovery, signaling transduction pathways, physiological functions and ecological significance of Karrikins, and further discuss the future research directions.

**Keywords:** karrikins; seed; germination; photomorphogenesis

收稿日期: 2015-06-09; 修回日期: 2015-11-20

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(编号: 2011CB100402), 中国博士后科学基金项目(编号: 2014M552377)和四川省大学生创新训练项目(编号: 201410626066)资助[Supported by the National Basic Research Program of China (No. 2011CB100402), China Postdoctoral Science Foundation (No. 2014M552377) and Sichuan Province College Students Innovation Training Program (No. 201410626066)]

作者简介: 罗晓峰, 在读本科生, 专业方向: 生物技术。E-mail: luoxiaofeng07@sina.com

通讯作者: 舒凯, 博士, 副研究员, 硕士生导师, 研究方向: 大豆遗传学, 分子生物学。E-mail: kshu@sicau.edu.cn

杨文钰, 博士, 教授, 博士生导师, 研究方向: 作物高产优质高效栽培理论与技术研究。E-mail: mssiyangwy@sicau.edu.cn

DOI: 10.16288/j.yczs.15-275

网络出版时间: 2015-12-15 15:16:36

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20151215.1516.002.html>

植物激素是一类在植物体内合成且可以移动、能够调节植物生长的微量有机小分子,通常具有剂量小、效应大的特点,在植物生长发育过程中发挥着特殊而关键的作用,包括调控细胞分裂与伸长、组织与器官分化、开花与结实、成熟与衰老、种子发育、休眠与萌发,以及影响植物对生物和非生物胁迫的抗性等方面。

经典的植物激素有 6 大类,包括生长素(Auxin)、赤霉素(Gibberellin)、细胞分裂素(Cytokinin)、脱落酸(Abscissic acid)、乙烯(Ethyne)和油菜素甾醇(Brassinosteroid),它们在植物生长发育过程中的作用各有侧重。例如,生长素主要调控植物器官的发生、建成<sup>[1,2]</sup>和组织分化<sup>[3]</sup>;赤霉素则能够打破植物种子休眠,具有促进萌发<sup>[4]</sup>、促进主根伸长<sup>[5]</sup>、加速植物生长<sup>[6,7]</sup>、促进开花<sup>[8]</sup>的作用;脱落酸能够加速叶片及果实的脱落<sup>[9~11]</sup>、促进种子或芽的休眠<sup>[12,13]</sup>、引起气孔关闭<sup>[14,15]</sup>等。除此之外,近年来植物激素家族中又增添了一些新成员,如一氧化氮(Nitric Oxide)、水杨酸(Salicylic Acid)、茉莉酸(Jasmonic Acid)等。其中,一氧化氮能够促进种子萌发<sup>[16,17]</sup>、参与诱导细胞程序性死亡<sup>[18]</sup>、延缓叶片衰老<sup>[19]</sup>;水杨酸能够影响性别分化、参与气孔运动、细胞衰老以及光周期反应等生长发育作用<sup>[20,21]</sup>;茉莉酸除参与种子的萌发、果实成熟、根及花粉的发育之外<sup>[22]</sup>,还参与植物对机械伤害、病虫害等环境胁迫的响应<sup>[23]</sup>。

除了这些常见的植物激素以外,目前在植物生物学研究领域具有类似于植物激素功能的小分子化合物正逐渐成为植物分子生物学的研究热点。而其中之一是发现于野火烟中的一类小分子有机物 Karrikins。Karrikins 无论是从化学结构、信号通路还是生物学功能,都与独脚金内酯(Strigolactone)十分相似。独脚金内酯是天然的独脚金醇类化合物及人工合成类似物的总称,最早由 Cook 等<sup>[24,25]</sup>在独脚金非寄主植物棉花的根际分泌物中提取获得,最先分离出的独脚金内酯是独脚金醇(Strigol)<sup>[24]</sup>。近年来研究表明,独角金内酯能够抑制植物分枝<sup>[26]</sup>,调节根的发育<sup>[27,28]</sup>。

自 2004 年以来,关于 Karrikins 的研究取得了巨大的进展,本文就其发现历史、信号传导通路、生物学功能及生态学意义等方面进行了综述。

## 1 Karrikins 的发现

在典型的地中海气候区域,如智利、非洲南部、澳大利亚西南区、美国加利福尼亚州等地,夏季炎热少雨,容易引起森林火灾,而 Karrikins 就是从野火烟中被发现的。早在 20 世纪 50 年代,科学家们就发现原始森林发生火灾后,某些植物的种子能够迅速萌发<sup>[29~31]</sup>,如野生烟草的种子。这一现象引起了科学界的极大关注。Brown 等<sup>[32]</sup>推测,在森林大火的烟中,可能有一种或几种物质能够促进这些植物种子的萌发。随后的研究证实,将植物燃烧后的烟溶于水后,其水溶液确实能够提高假石楠(*Audouinia capitata*)种子的萌发速率<sup>[32]</sup>。

分离纯化烟中的相关化学物质成为了当时的研究热点。但限于分离技术的限制,该研究一直未能获得实质性进展。

直到 2004 年,Flematti 等<sup>[33]</sup>通过燃烧含有纤维素的滤纸,利用色谱分析方法对其中的化合物一一分离,并利用核磁共振技术(Nuclear magnetic resonance)解析出一种化合物的化学结构,通过人工合成,验证其在种子萌发过程中的生物学功能,并将该种物质被称为丁烯羟酸内酯(Butenolide)<sup>[33]</sup>。

自 2004~2009 年,先后有 6 种分子形式(KAR<sub>1</sub>~KAR<sub>6</sub>)的这类物质被解析(图 1)<sup>[34]</sup>。为了与其他自然形式的丁烯羟酸内酯小分子化合物区别,该种物质于 2009 年先被称为 Karrnkinolide<sup>[35]</sup>,随后被西澳大利亚大学 Steven M. Smith 实验室正式命名为“Karrikins”<sup>[34,36,37]</sup>。“Karrikins”这个单词源自于澳大利亚西南部土著民族 Nyungar 的语言,其中“karrik”在土著语中指的是烟雾,而“-in”则代表的是一大类生物活性分子,“s”则是在英语中表示复数形式。而在 2004 年首次发现的则是 KAR<sub>1</sub>。Karrikins 各种分子的生物活性有所差异,其中 KAR<sub>1</sub> 和 KAR<sub>3</sub> 活性最强<sup>[38]</sup>,KAR<sub>4</sub> 活性最弱<sup>[36]</sup>。

## 2 Karrikins 的化学结构及其合成途径

在结构上,Karrikins 均含有一个五元内酯环和一个六元杂环,与独脚金内酯的分子结构相似(图 1)。已发现的 6 种不同结构的 Karrikins,其结构的主要

区别在六元杂环上甲基的分布的位置不同(图 1)<sup>[39]</sup>。

Karrikins 存在于植物经燃烧之后的烟中,那么 Karrikins 究竟是如何产生的?其合成途径是什么?由于 Karrikins 自身的化学结构很简单,Flematti 等<sup>[40]</sup>推测其可能是来自于植物中糖类物质的高温分解,如纤维素或者其他糖类分子。但这一推测尚未在实验室条件下得到证实。因此,合成 Karrikins 的前体物质仍然未知。另一方面,关于 Karrikins 的降解过程也尚不清楚,有待于进一步研究。

### 3 信号传导途径

Karrikins 的发现与森林野火相关,确实也影响着一些野生的物种种子的萌发。不仅如此,模式植物拟南芥种子对 Karrikins 的处理也有生理响应,这大大促进了科研人员对 Karrikins 在其信号传导通路、生理学功能等方面的研究,并获得了快速的进展。

#### 3.1 Karrikins 的信号传导途径

Karrikins 的结构与独脚金内酯非常相似,表明二者可能有某种联系。研究发现, Karrikins 的信号传导途径与独脚金内酯的信号传导途径非常相似<sup>[41]</sup>。独脚金内酯参与的植物分支途径被称为类胡萝卜素衍生的 MAX/RMS/D 途径<sup>[42]</sup>。在拟南芥中参与信号传导途径的基因包括:编码核内高亮氨酸重复的 F-box 蛋白基因 *MAX2/RMS4/D3*, 编码  $\alpha/\beta$  水解酶家族成员的 *D14/D88/HTD2/AtD14/DAD2*, 编码 TCP 家族转录因子的 *TB1* 以及编码独脚金内酯信号传导途径抑制因子的 *D53*<sup>[42]</sup>。

在拟南芥中, Karrikins 与独角金内酯几乎共用了这一信号途径, Karrikins 信号途径中的受体 KAI2 与独脚金内酯的可能受体 AtD14 是同源物,二者信号抑制子也是同源基因,而且它们还共用了一个

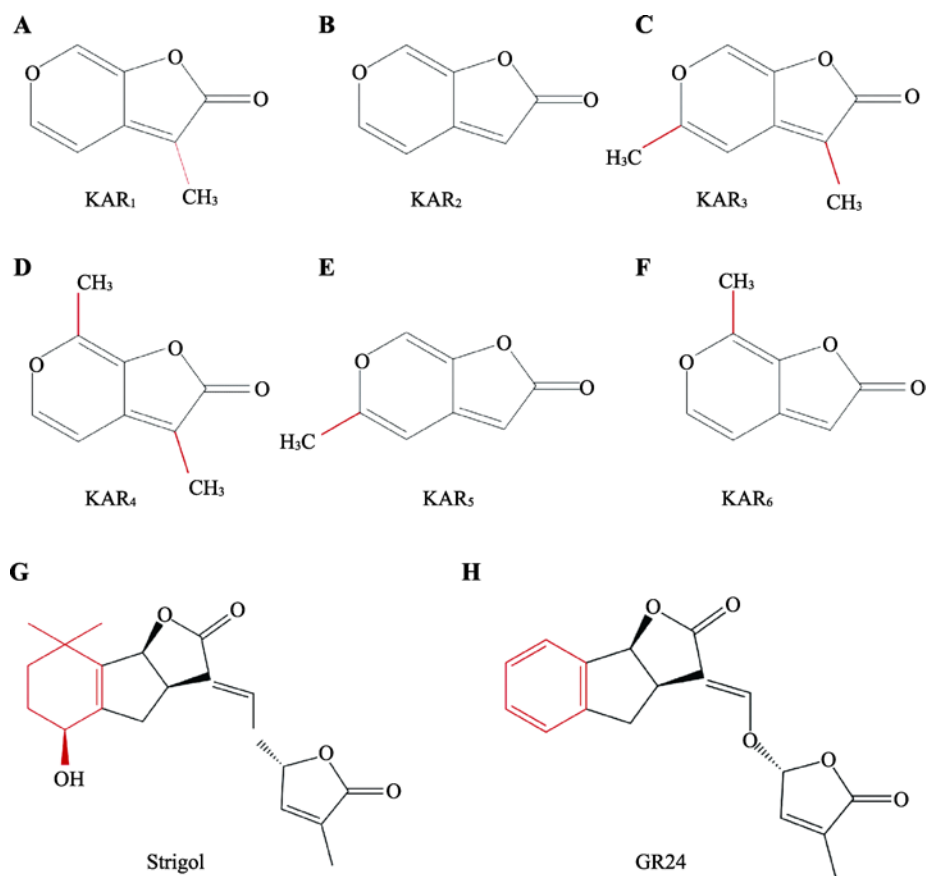
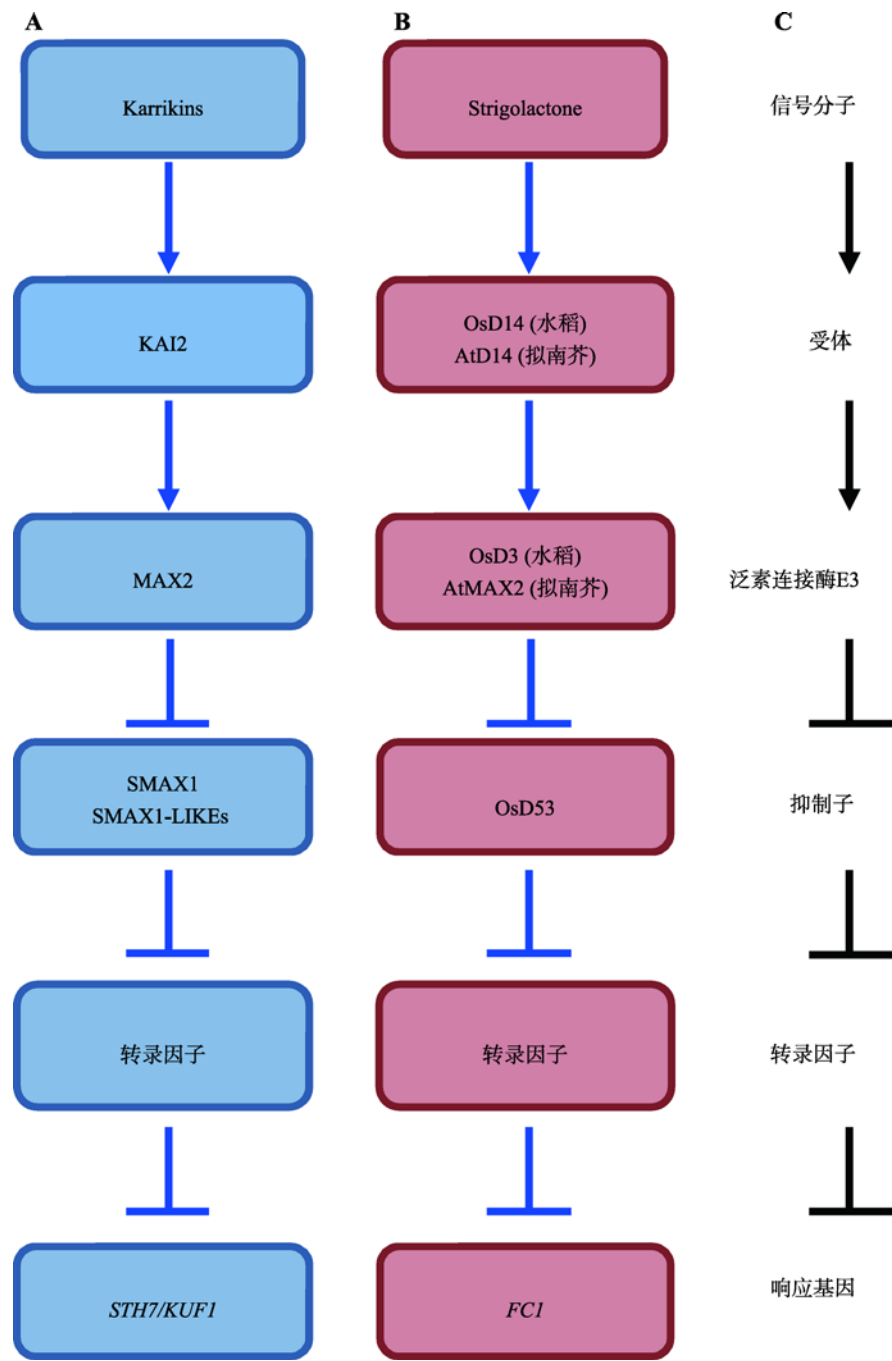


图 1 不同形式的 Karrikins 分子、独脚金内酯及其类似物 GR24 的化学结构式

Fig. 1 The chemical structure of the different karrikins, strigolactone and GR24

A~F 为 6 种不同的 Karrikins 分子; G 为独脚金醇,是从植物根中分泌的一种天然形式的独脚金内酯; H 为独脚金内酯类似物 GR24。6 种 Karrikins 分子中,不同位置的甲基(—CH<sub>3</sub>)用红色标识;独脚金内酯与其类似物 GR24 的苯环结构用红色标识,以示区别。

F-Box 类型的泛素连接酶,即 MAX2(表 1)。具体地, Karrikins 与其受体 KAI2 蛋白结合后, KAI2 蛋白的构象发生变化,与 MAX2 蛋白结合形成一个 E3 泛素连接酶复合体,使下游信号传递抑制子被泛素化,并通过 26S 蛋白酶体被降解掉;当抑制子被降解后,其下游信号响应基因得以表达,以执行相应的生物学功能,包括调控种子萌发、叶片发生、根的发育等过程<sup>[43]</sup>(图 2)。



**图 2 Karrikins 与独脚金内酯信号通路比较**  
**Fig. 2 The signaling transduction pathways of Karrikins and Strigolactone**  
A : Karrikins 的信号传导通路 ; B : Strigolactone 的信号传导通路 ; C : 二者信号通路的比较。其中 *KAI2* 和 *OsD14*、*AtD14* 为同源物 , *SMAX1*/*SMAX1-LIKEs* 与 *OsD53* 为同源物 , *OsD14*、*AtD14* 分别为独脚金内酯在拟南芥及水稻中可能的受体。

目前,对 *KAI2* 和 *AtD14* 之间功能分化的具体时间尚未确定<sup>[44]</sup>。在拟南芥中,*AtD14* 不能代替 *KAI2* 在调控种子萌发及幼苗发育过程中的作用;在调控分枝方面,*KAI2* 也不能替代 *AtD14* 的作用<sup>[44]</sup>。

Karrikins 与独脚金内酯信号通路中的抑制子直到 2013 年 12 月才被发现。中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋课题组和南京农业大学万建民课题组在水稻中分别独立发现了独脚金内酯信号通路中的抑制子 OsD53<sup>[45, 46]</sup>。在拟南芥的 Karrikins 信号通路中,其抑制子是 D53 的同源物 SMAX1,以及其他的 SMAX1-LIKE 蛋白<sup>[45, 46]</sup>。目前研究发现,抑制子基因 *D53/SMAX1* 还有一些其他相近的成员(如 *SMAX1-LIKEs*),这些不同的抑制子,可能起到了信号分流的功能,以更精确地调控植物不同组织以及不同发育时期的生长发育进程(表 1)<sup>[47]</sup>。

值得一提的是,西澳大利亚大学 Smith 实验室把江南卷柏(*Selaginella moellendorffii*)中的 *SmKAI2* 同源基因导入到拟南芥 *kai2* 突变体中,发现 *SmKAI2* 只能部分互补其表型(如幼苗生长及叶片发育);而来自地钱(*Marchantia polymorpha*)的 *MpKAI2* 基因则完全不能互补拟南芥 *kai2* 突变体的表型;更重要的是,*SmKAI2* 和 *MpKAI2* 对外源 Karrikins、SLs 等信号的响应程度也发生了显著变化<sup>[44]</sup>。这表明,植物在漫长的进化过程中,不同物种中的 *KAI2* 基因已经发生了功能上的分化。

### 3.2 与其他植物激素信号通路的对比

Karrikins 信号传导途径模式与大多数植物激素(如生长素、赤霉素、茉莉酸等)的“受体—泛素连接酶—抑制子”这一信号通路模式类似,即:受体被信号分子结合后,激活下游的泛素连接酶,后者再

泛素化降解信号传导的抑制子;当抑制子被降解后,原先被其抑制的下游基因得以表达,以执行相应的生物学功能<sup>[48~51]</sup>。例如独脚金内酯的信号通路,在拟南芥中,独角金内酯与其可能的受体 *AtD14*(在水稻中为可能为 OsD14)蛋白结合后,导致 *AtD14* 构象发生变化,改变后的 *AtD14* 与 *AtMAX2*(在水稻中为 OsD3)蛋白等结合形成一个 E3 泛素连接酶复合体,使下游的信号传递抑制子被多聚泛素化,并通过 26S 蛋白酶体被降解<sup>[52~55]</sup>;抑制子被降解后,其下游的响应基因得以表达,以执行相应的生物学功能,包括植物分枝、根的发育等过程<sup>[54]</sup>。

这一信号传导途径有着极其重要的生物学意义。当信号分子不存在或浓度极低时,受体不能被激活,其下游的泛素连接酶也不执行其功能,因此信号传导通路中的抑制子得以发挥功能,使其更下游的响应基因的转录处于“被抑制”的状态;而当信号分子浓度升高时,受体—泛素连接酶开始被激活,抑制子随后被 26S 蛋白酶体介导的途径降解,下游的响应基因得以“被释放”而开始转录,从而表现出对相应激素的响应。

## 4 Karrikins 的生物学功能

### 4.1 Karrikins 对植物种子萌发的影响

Karrikins 可以提高拟南芥种子在弱光条件下的萌发速率,且增强幼苗茎叶对光的响应能力<sup>[56]</sup>。相比 Ler 野生型,*max2* 突变体种子的萌发速率显著降低,而且对 Karrikins 处理不敏感<sup>[57]</sup>,是因为当 *MAX2* 突变后, Karrikins 的信号传导被切断。同时,在黑暗条件下, Karrikins 并没有促进种子萌发的分子功能<sup>[58]</sup>。在过去的研究中,发现 Karrikins 能够促进拟

表 1 Karrikins 信号途径中相关基因

Table 1 The key genes involved in Karrikins signaling pathway

KAR 信号相关基因	生物学功能简介	信号通路中位置	参考文献
<i>KAI2</i>	编码 $\alpha/\beta$ 水解酶家族成员;其突变体生长过程中下胚轴长度与较野生型更短。	受体	[64, 68]
<i>MAX2</i>	编码 F-box 蛋白;突变体萌发速率远远低于 Col 野生型、且对 Karrikins 不敏感;黑暗条件下其下胚轴长度较野生型更长。	泛素连接酶	[57, 69]
<i>SMAX1</i> 和 <i>SMAX1-LIKEs</i>	抑制 Karrikins 的信号,其突变体能够回复 <i>max2</i> 突变体萌发速率下降、对 Karrikins 不敏感的表型。	信号抑制子	[57]

南芥<sup>[58]</sup>、野燕麦(*Avena fatua*)、旱雀麦(*Bromus tectorum*)、灰灰菜(*Chenopodium album*)、南茼蒿(*Chrysanthemum segetum*)、野锦葵(*Malva neglecta*)、虞美人(*Papaver rhoeas*)、奇异藜草(*Phalaris paradoxa*)、蒺藜(*Polygonum arviculare*)、钝叶酸模(*Rumex obtusifolius*)、白芥(*Sinapis alba*)、石茅(*Sorghum halepense*)和繁缕(*Stellaria media*)等物种种子的萌发<sup>[59]</sup>。但值得关注的是,除了促进种子萌发以外,Karrikins 对于某些物种种子萌发过程也具有抑制的生理效应<sup>[59]</sup>。如,猪殃殃(*Galium aparine*)、荠菜(*Capsella bursa-pastoris*)、贫育雀麦(*Bromus sterilis*)和大穗看麦娘(*Alopecurus myosuroides*)等物种种子的萌发过程受到 Karrikins 的抑制<sup>[59]</sup>。

虽然 Karrikins 能够促进种子萌发,但单独使用 Karrikins 处理拟南芥种子并不能打破种子的休眠,这与赤霉素的生理效应有所区别。另外,在拟南芥中,新收获的种子对 Karrikins 不敏感,但经过后熟阶段以后,拟南芥种子对 Karrikins 的响应较为明显<sup>[39]</sup>。研究表明,随着红光照射强度增强,Karrikins 对拟南芥种子萌发的促进作用越明显<sup>[58]</sup>,这表明,Karrikins 对种子萌发的促进依赖于红光的照射。

硝酸盐可以打破拟南芥种子的初级休眠状态。因此,Karrikins 不会影响经硝酸盐处理过的拟南芥种子的萌发率<sup>[60, 61]</sup>。由于常用于植物培养的 MS(Murashige & Skoog)培养基中含有硝酸盐<sup>[62]</sup>,因此,在测定 Karrikins 对拟南芥种子萌发率影响时,不能使用 MS 培养基,而是使用 Karrikins 的水溶液。除此以外,Karrikins 与 GA<sub>3</sub>、GA<sub>4</sub>、油菜素甾醇、1-氨基环丙烷-1-羧酸、硝酸钾、野火烟雾和乙烯前体等物质相比,其促进拟南芥种子萌发的效果更明显<sup>[36,59]</sup>。

#### 4.2 Karrikins 对幼苗光形态建成的调控

Karrikins 对植物幼苗光形态建成的调控主要包括促进子叶生长、叶绿素的积累以及影响下胚轴的生长等方面<sup>[58]</sup>。研究发现,使用 Karrikins 处理能够增强拟南芥下胚轴顶部的绿色程度,该组织中的叶绿素含量较对照含量有所提高<sup>[58]</sup>。其中,经 KAR<sub>2</sub> 处理后,其下胚轴顶部绿色部分的长度显著超过对照,而且这种促进效果与遗传背景无关;即无论 Ler、Col 还是 Ws 生态型的拟南芥,只要经过 Karrikins 处理,其下胚轴顶部中的叶绿素含量均有不同程度

的提高<sup>[58]</sup>。Nelson 等<sup>[58]</sup>推测,正是叶绿素含量的提高、下胚轴顶部绿色部分的增长,促进了子叶的生长,并促进植物的光形态建成。而 Baldrianova 等<sup>[63]</sup>也证实了 Karrikins 能够促进子叶面积的增大。

Karrikins 促进光形态建成的另一个证据是 Karrikins 能够抑制拟南芥在红光条件下的下胚轴伸长。在连续的红光照射下,使用 100 nmol/L 及更高浓度的 KAR<sub>1</sub> 处理拟南芥,相比于对照,拟南芥下胚轴的伸长受到明显抑制,在浓度为 1 μmol/L 的 KAR<sub>2</sub> 处理的情况下该抑制作用尤为明显。这些现象在莴苣(*Lactuca sativa*)与野生芜菁(*Brassica tournefortii*)中都被观察到<sup>[58, 64]</sup>。但是在黑暗条件下,经过 KAR<sub>1</sub> 处理的拟南芥下胚轴的伸长并未受到抑制<sup>[58]</sup>,表明,Karrikins 在黑暗条件下无法发挥其生物学功能。这与其在影响种子萌发过程中依赖于红光的存在相一致<sup>[58]</sup>。

Karrikins 除了能够对植物幼苗的光形态建成进行调控外,科研人员还发现在幼苗生长中,Karrikins 能够促进根的伸长<sup>[63]</sup>。相比对照,施加外源 KAR<sub>1</sub> 后,拟南芥 Col 野生型的根生长更快<sup>[63]</sup>。由于干旱胁迫中,植物主要通过根系感受土壤水分含量的变化<sup>[65, 66]</sup>。所以,当干旱胁迫出现时 Karrikins 有可能是通过促进根的伸长,提高根系活力,增强植物抗干旱胁迫的能力。

独脚金内酯的人工合成类似物 GR24 也能够促进植物种子的萌发,与 Karrikins 生理效应类似。另外,在连续红光的照射下分别使用 Karrikins 和 GR24 处理拟南芥幼苗,都可抑制拟南芥下胚轴生长。但是,只有 Karrikins 才能够促进幼苗的子叶生长,而 GR24 并不具备这种效应,这说明植物体能够区分出 Karrikins 和 GR24 这两种结构非常相似的信号分子<sup>[58, 67]</sup>。由于 Karrikins 可能调控光信号,因此,其信号通路中各基因突变体幼苗具有不同的光形态建成表型。*kai2* 突变体在持续红光照射生长过程中,其下胚轴的长度较 Ler 野生型拟南芥下胚轴长度更长<sup>[64, 68]</sup>;而 *max2* 突变体在黑暗条件下的下胚轴长度会有所增加,且对 GR24 处理不敏感<sup>[69]</sup>。在使用遗传学手段筛选 *max2* 抑制子的过程中,筛选到了 *SMAX1* (*SUPPRESSOR OF MAX2 1*)基因,*smax1* 能够恢复 *max2* 突变体萌发速率下降、对 Karrikins 处理不敏感的表型;但 *smax1/max2* 双突变体在侧根长度、腋下

分枝数、成苗的花序高度等表型方面与 *max2* 单突变体差异较小<sup>[57]</sup>。这就暗示了 *max2* 可能还存在其他抑制子,在不同的生长发育过程中发挥不同的生物学功能。因此,进一步筛选更多的 *max2* 抑制子、并鉴定其功能,是更加深入理解 MAX2 功能的重要而有效的途径。

## 5 Karrikins 的生态学意义

原始森林大火过后,空气干燥,地面被残枝与灰烬覆盖,不利于种子萌发和随后植被的再生。但火灾后某些草本植物与灌木植物的种子会迅速萌发<sup>[31]</sup>,这可能是在降雨后,空气及地表的 Karrikins 溶于水中,渗流进土壤中,被某些种子感触到 Karrikins 信号(如野生烟草种子),因此会在火灾后很短的时间内完成萌发、出苗,并形成一定规模,迅速占据有利的生态位。

因此,森林火灾在生态重塑方面有着重要的意义:森林火灾虽然毁掉了地面植被,但为植被重塑提供了养料,改善了土壤条件<sup>R51</sup>;同时清除了上层植被,为下层植被创造良好的光照条件和空间,促进耐旱及喜光植物物种的萌发和生长,促进依赖于这些植物的动物的栖息,进而有助于生物多样性的保持。而 Karrikins 通过提高萌发速率及幼苗活力来促进森林火灾发生后的幼苗光形态建成<sup>[58]</sup>。在这个过程中 Karrikins 起到的具体作用是,在喜光植物中可能作为信号分子提高种子的光感受能力,提高了 *GA3ox1*、*GA3ox2* 的表达量<sup>[58]</sup>,进而促进种子的萌发。

## 6 结语与展望

自 2004 年 Karrikins 结构被解析以来,植物学界对 Karrikins 的信号传导通路、生物学功能等方面已经有了深入研究,并取得了重要进展。但是,对于这一新兴领域,依然有很多值得进一步研究的内容或方向。

首先, Karrikins 的来源及其自然合成途径依然未知。Karrikins 自发现至今已超过 10 年,虽然可以通过人工化学合成等方式获得用于科学试验的 Karrikins,但其前体物质是什么?其合成途径包括哪些具体的化学反应?还有待进一步深入研究。Karrikins 是一种来自植物体外的物质,而信号转导

途径中泛素连接酶与独脚金内酯共用 MAX2 蛋白,其信号转导通路是否由独脚金内酯的信号通路演化而来?第三, Karrikins 在表现出促进种子萌发效应的同时,其对另一些植物物种种子萌发却是抑制的。比如,同为禾本科植物的大穗看麦娘(*Alopecurus myosuroides*)和野燕麦(*Avena fatua*), Karrikins 抑制大穗看麦娘种子的萌发,但能促进同科植物野燕麦种子的萌发<sup>[59]</sup>。那么,是什么原因导致同科植物种子对 Karrikins 的响应不同?

最后,有研究表明, Karrikins 是通过提高赤霉素合成基因 *GA3ox1*、*GA3ox2* 的表达量来促进拟南芥种子的萌发<sup>[58]</sup>。而大量研究表明,ABA、GA、生长素是调控种子萌发的重要激素<sup>[70~72]</sup>;因此, Karrikins 是否对 ABA、GA、生长素等其他植物激素的合成、分解、信号传导是否产生影响?其分子机制又是怎样?值得进一步研究。脱落酸在萌发过程中与赤霉素有拮抗效应,那么脱落酸是否与 Karrikins 产生拮抗作用?在实际应用方面,既然 Karrikins 能够提高植物的光感受能力,那么其是否可以在植物生长中提高光合效率,进一步促进植物生长、提高产量? Karrikins 能够促进根的伸长,那么当干旱胁迫出现时,是否可以运用到实际生产中来减弱干旱胁迫对植物的不利影响?这些都有待进一步研究。

## 参考文献(References):

- [1] Benková E, Michniewicz M, Sauer M, Teichmann T, Seifertová D, Jürgens G, Friml J. Local, efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation. *Cell*, 2003, 115(5): 591–602. [DOI]
- [2] Bohn-Courseau I. Auxin: a major regulator of organogenesis. *C R Biol*, 2010, 333(4): 290–296. [DOI]
- [3] Woodward AW, Bartel B. Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann Bot*, 2005, 95(5): 707–735. [DOI]
- [4] Yamauchi Y, Ogawa M, Kuwahara A, Hanada A, Kamiya Y, Yamaguchi S. Activation of gibberellin biosynthesis and response pathways by low temperature during imbibition of *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant Cell*, 2004, 16(2): 367–378. [DOI]
- [5] Yaxley JR, Ross JJ, Sherriff LJ, Reid JB. Gibberellin biosynthesis mutations and root development in pea. *Plant Physiol*, 2001, 125(2): 627–633. [DOI]
- [6] Feng SH, Martinez C, Gusmaroli G, Wang Y, Zhou JL,

- Wang F, Chen LY, Yu L, Iglesias-Pedraz JM, Kircher S, Schäfer E, Fu XD, Fan LM, Deng XW. Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins. *Nature*, 2008, 451(7177): 475–479. [DOI]
- [7] de Lucas M, Davière JM, Rodríguez-Falcón M, Pontin M, Iglesias-Pedraz JM, Lorrain S, Fankhauser C, Blázquez MA, Titarenko E, Prat S. A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation. *Nature*, 2008, 451(7177): 480–484. [DOI]
- [8] Eriksson S, Böhlenius H, Moritz T, Nilsson O. GA<sub>4</sub> is the active gibberellin in the regulation of *LEAFY* transcription and *Arabidopsis* floral initiation. *Plant Cell*, 2006, 18(9): 2172–2181. [DOI]
- [9] Ohkuma K, Lyon JL, Addicott FT, Smith OE. Abscisin II, an abscission-accelerating substance from young cotton fruit. *Science*, 1963, 142(3599): 1592–1593. [DOI]
- [10] Liu WC, Carns HR. Isolation of abscisin, an abscission accelerating substance. *Science*, 1961, 134(3476): 384–385. [DOI]
- [11] van Steveninck RFM. Abscission-accelerators in lupins (*Lupinus luteus* L.). *Nature*, 1959, 183(4670): 1246–1248. [DOI]
- [12] Ali-Rachedi S, Bouinot D, Wagner MH, Bonnet M, Sotta B, Grappin P, Jullien M. Changes in endogenous abscisic acid levels during dormancy release and maintenance of mature seeds: studies with the Cape Verde Islands ecotype, the dormant model of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 2004, 219(3): 479–488. [DOI]
- [13] Karssen CM, Brinkhorst-van der Swan DLC, Breekland AE, Koornneef M. Induction of dormancy during seed development by endogenous abscisic acid: studies on abscisic acid deficient genotypes of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Planta*, 1983, 157(2): 158–165. [DOI]
- [14] Mori IC, Murata Y, Yang YZ, Munemasa S, Wang YF, Andreoli S, Tiriack H, Alonso JM, Harper JF, Ecker JR, Kwak JM, Schroeder JI. CDPKs CPK6 and CPK3 function in ABA regulation of guard cell S-type anion- and Ca<sup>2+</sup>-permeable channels and stomatal closure. *PLoS Biol*, 2006, 4(10): e327. [DOI]
- [15] Mustilli AC, Merlot S, Vavasseur A, Fenzi F, Giraudat J. *Arabidopsis* OST1 protein kinase mediates the regulation of stomatal aperture by abscisic acid and acts upstream of reactive oxygen species production. *Plant Cell*, 2002, 14(12): 3089–3099. [DOI]
- [16] Beligni MV, Lamattina L. Nitric oxide stimulates seed germination and de-etiolation, and inhibits hypocotyl elongation, three light-inducible responses in plants. *Planta*, 2000, 210(2): 215–221. [DOI]
- [17] Bethke PC, Libourel IGL, Jones RL. Nitric oxide reduces seed dormancy in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2006, 57(3): 517–526. [DOI]
- [18] Pedroso MC, Magalhaes JR, Durzan D. A nitric oxide burst precedes apoptosis in angiosperm and gymnosperm callus cells and foliar tissues. *J Exp Bot*, 2000, 51(347): 1027–1036. [DOI]
- [19] Ma W, Smigel A, Walker RK, Moeder W, Yoshioka K, Berkowitz GA. Leaf senescence signaling: the Ca<sup>2+</sup>-conducting *Arabidopsis* cyclic nucleotide gated channel2 acts through nitric oxide to repress senescence programming. *Plant Physiol*, 2010, 154(2): 733–743. [DOI]
- [20] Raskin I. Salicylate, a new plant hormone. *Plant Physiol*, 1992, 99(3): 799–803. [DOI]
- [21] Martínez C, Pons E, Prats G, León J. Salicylic acid regulates flowering time and links defence responses and reproductive development. *Plant J*, 2004, 37(2): 209–217. [DOI]
- [22] Devoto A, Turner JG. Regulation of jasmonate-mediated plant responses in *Arabidopsis*. *Ann Bot*, 2003, 92(3): 329–337. [DOI]
- [23] Creelman RA, Mullet JE. Biosynthesis and Action of Jasmonates in Plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1997, 48: 355–381. [DOI]
- [24] Cook CE, Whichard LP, Turner B, Wall ME, Egle GH. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant. *Science*, 1966, 154(3753): 1189–1190. [DOI]
- [25] Cook CE, Whichard LP, Wall EM, Egle GH, Coggon P, Luhan PA, McPhail AT. Germination stimulants. II. Structure of strigol, a potent seed germination stimulant for witchweed (*Striga lutea*). *J Am Chem Soc*, 1972, 94(17): 6198–6199. [DOI]
- [26] Gomez-Roldan V, Feras S, Brewer PB, Puech-Pagès V, Dun EA, Pillot JP, Letisse F, Matusova R, Danoun S, Portais JC, Bouwmeester H, Bécard G, Beveridge CA, Rameau C, Rochange SF. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 2008, 455(7210): 189–194. [DOI]
- [27] Kapulnik Y, Delaux PM, Resnick N, Mayzlish-Gati E, Wininger S, Bhattacharya C, Séjalon-Delmas N, Combier JP, Bécard G, Belausov E, Beeckman T, Dor E, Hershenhorn J, Koltai H. Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in *Arabidopsis*. *Planta*, 2011, 233(1): 209–216. [DOI]
- [28] Ruyter-Spira C, Kohlen W, Charnikhova T, van Zeijl A, van Bezouwen L, de Ruijter N, Cardoso C, Lopez-Raez JA, Matusova R, Bours R, Verstappen F, Bouwmeester H. Physiological effects of the synthetic strigolactone analog

- GR24 on root system architecture in *Arabidopsis*: another belowground role for strigolactones? *Plant Physiol*, 2011, 155(2): 721–734. [DOI]
- [29] Baldwin IT, Staszak-Kozinski L, Davidson R. Up in smoke: I. Smoke-derived germination cues for postfire annual, *Nicotiana attenuata* torr. Ex. Watson. *J Chem Ecol*, 1994, 20(9): 2345–2371. [DOI]
- [30] Keeley SC, Pizzorno M. Charred wood stimulated germination of two fire-following herbs of the california chaparral and the role of hemicellulose. *Am J Bot*, 1986, 73(9): 1289–1297. [DOI]
- [31] Horton JS, Kraebel CJ. Development of vegetation after fire in the chamise chaparral of southern california. *Ecology*, 1955, 36(2): 244–262. [DOI]
- [32] Brown NAC, van Staden J. Smoke as a germination cue: a review. *Plant Growth Regul*, 1997, 22(2): 115–124. [DOI]
- [33] Flematti GR, Ghisalberti EL, Dixon KW, Trengove RD. A compound from smoke that promotes seed germination. *Science*, 2004, 305(5686): 977. [DOI]
- [34] Flematti GR, Ghisalberti EL, Dixon KW, Trengove RD. Identification of alkyl substituted 2*H*-furo[2,3-*c*]pyran-2-ones as germination stimulants present in smoke. *J Agric Food Chem*, 2009, 57(20): 9475–9480. [DOI]
- [35] Dixon KW, Merritt DJ, Flematti GR, Ghisalberti EL. Karrikinolide—a phytoactive compound derived from smoke with applications in horticulture, ecological restoration and agriculture. *Acta Hort*, 2009, 813: 155–170. [DOI]
- [36] Nelson DC, Riseborough JA, Flematti GR, Stevens J, Ghisalberti EL, Dixon KW, Smith SM. Karrikins discovered in smoke trigger *Arabidopsis* seed germination by a mechanism requiring gibberellic acid synthesis and light. *Plant Physiol*, 2009, 149(2): 863–873. [DOI]
- [37] Chiwocha SDS, Dixon KW, Flematti GR, Ghisalberti EL, Merritt DJ, Nelson DC, Riseborough JAM, Smith SM, Stevens JC. Karrikins: a new family of plant growth regulators in smoke. *Plant Sci*, 2009, 177(4): 252–256. [DOI]
- [38] Flematti GR, Goddard-Borger ED, Merritt DJ, Ghisalberti EL, Dixon KW, Trengove RD. Preparation of 2*H*-furo[2,3-*c*]pyran-2-one derivatives and evaluation of their germination-promoting activity. *J Agric Food Chem*, 2007, 55(6): 2189–2194. [DOI]
- [39] Waters MT, Scaffidi A, Sun YK, Flematti GR, Smith SM. The karrikin response system of *Arabidopsis*. *Plant J*, 2014, 79(4): 623–631. [DOI]
- [40] Flematti GR, Scaffidi A, Dixon KW, Smith SM, Ghisalberti EL. Production of the seed germination stimulant karrikinolide from combustion of simple carbohydrates. *J Agric Food Chem*, 2011, 59(4): 1195–1198. [DOI]
- [41] Kagiya M, Hirano Y, Mori T, Kim SY, Kyojuka J, Seto Y, Yamaguchi S, Hakoshima T. Structures of D14 and D14L in the strigolactone and karrikin signaling pathways. *Genes Cells*, 2013, 18(2): 147–160. [DOI]
- [42] Wang MX, Peng P, Long HX, Wang P, Bai YL, Li XY. Progress in cloning of strigolactone-related genes. *Mol Plant Breed*, 2014, 12(3): 603–609.  
王闵霞, 彭鹏, 龙海馨, 王平, 白玉路, 李学勇. 独脚金内酯途径相关基因的研究进展. *分子植物育种*, 2014, 12(3): 603–609. [DOI]
- [43] Waters MT, Scaffidi A, Flematti GR, Smith SM. The origins and mechanisms of karrikin signalling. *Curr Opin Plant Biol*, 2013, 16(5): 667–673. [DOI]
- [44] Waters MT, Scaffidi A, Moulin SL, Sun YK, Flematti GR, Smith SM. A *Selaginella moellendorffii* ortholog of KARRIKIN INSENSITIVE2 functions in arabidopsis development but cannot mediate responses to karrikins or strigolactones. *Plant Cell*, 2015, 27(7): 1925–1944. [DOI]
- [45] Jiang L, Liu X, Xiong GS, Liu HH, Chen FL, Wang L, Meng XB, Liu GF, Yu H, Yuan YD, Yi W, Zhao LH, Ma HL, He YZ, Wu ZS, Melcher K, Qian Q, Xu HE, Wang YH, Li JY. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice. *Nature*, 2013, 504(7480): 401–405. [DOI]
- [46] Zhou F, Lin QB, Zhu LH, Ren YL, Zhou KN, Shabek N, Wu FQ, Mao HB, Dong W, Gan L, Ma WW, Gao H, Chen J, Yang C, Wang D, Tan JJ, Zhang X, Guo XP, Wang JL, Jiang L, Liu X, Chen WQ, Chu JF, Yan CY, Ueno K, Ito S, Asami T, Cheng ZJ, Wang J, Lei CL, Zhai HQ, Wu CY, Wang HY, Zheng N, Wan JM. D14-SCF<sup>D3</sup>-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling. *Nature*, 2013, 504(7480): 406–410. [DOI]
- [47] Smith SM, Li JY. Signalling and responses to strigolactones and karrikins. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 21: 23–29. [DOI]
- [48] Schwechheimer C. Understanding gibberellic acid signaling—are we there yet? *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11(1): 9–15. [DOI]
- [49] Sun TP. The molecular mechanism and evolution of the GA-GID1-DELLA signaling module in plants. *Curr Biol*, 2011, 21(9): R338–R345. [DOI]
- [50] Xu TD, Wen MZ, Nagawa S, Fu Y, Chen JG, Wu MJ, Perrot-Rechenmann C, Friml J, Jones AM, Yang ZB. Cell surface- and rho GTPase-based auxin signaling controls cellular interdigitation in *Arabidopsis*. *Cell*, 2010, 143(1): 99–110. [DOI]

- [51] van der Does D, Leon-Reyes A, Koornneef A, van Verk MC, Rodenburg N, Pauwels L, Goossens ARKS AP, Memelink J, Ritsema T, van Wees SCM, Pieterse CMJ. Salicylic acid suppresses jasmonic acid signaling downstream of SCF<sup>COI1</sup>-JAZ by targeting GCC promoter motifs via transcription factor ORA59. *Plant Cell*, 2013, 25(2): 744–761. [DOI]
- [52] Waldie T, McCulloch H, Leyser O. Strigolactones and the control of plant development: lessons from shoot branching. *Plant J*, 2014, 79(4): 607–622. [DOI]
- [53] Seto Y, Yamaguchi S. Strigolactone biosynthesis and perception. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 21: 1–6. [DOI]
- [54] Bennett T, Leyser O. Strigolactone signalling: standing on the shoulders of DWARFs. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 22: 7–13. [DOI]
- [55] Herskho A, Ciechanover A, Rose IA. Identification of the active amino acid residue of the polypeptide of ATP-dependent protein breakdown. *J Biol Chem*, 1981, 256(4): 1525–1528. [DOI]
- [56] Guo YX, Zheng ZY, La Clair JJ, Chory J, Noel JP. Smoke-derived karrikin perception by the  $\alpha/\beta$ -hydrolase KAI2 from *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(20): 8284–8289. [DOI]
- [57] Stanga JP, Smith SM, Briggs WR, Nelson DC. *SUPPRESSOR OF MORE AXILLARY GROWTH2* controls seed germination and seedling development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2013, 163(1): 318–330. [DOI]
- [58] Nelson DC, Flematti GR, Riseborough JA, Ghisalberti EL, Dixon KW, Smith SM. Karrikins enhance light responses during germination and seedling development in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(15): 7095–7100. [DOI]
- [59] Daws MI, Davies J, Pritchard HW, Brown NAC, van Staden J. Butenolide from plant-derived smoke enhances germination and seedling growth of arable weed species. *Plant Growth Regul*, 2007, 55(1): 73–82. [DOI]
- [60] Hilhorst HWM, Karssen CM. Dual effect of light on the Gibberellin- and Nitrate-Stimulated seed germination of *Sisymbrium officinale* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 1988, 86(2): 591–597. [DOI]
- [61] Bethke PC, Gubler F, Jacobsen JV, Jones RL. Dormancy of *Arabidopsis* seeds and barley grains can be broken by nitric oxide. *Planta*, 2004, 219(5): 847–855. [DOI]
- [62] Murashige T, Skoog F. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiol Plant*, 1962, 15(3): 473–497. [DOI]
- [63] Baldrianová J, Černý M, Novák J, Jedelský PL, Divíšková E, Brzobohatý B. *Arabidopsis* proteome responses to the smoke-derived growth regulator karrikin. *J Proteomics*, 2015, 120: 7–20. [DOI]
- [64] Waters MT, Smith SM. KAI2- and MAX2-mediated responses to karrikins and strigolactones are largely independent of HY5 in *Arabidopsis* seedlings. *Mol Plant*, 2013, 6(1): 63–75. [DOI]
- [65] Christmann A, Weiler EW, Steudle E, Grill E. A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage. *Plant J*, 2007, 52(1): 167–174. [DOI]
- [66] Felle HH, Herrmann A, Hükelhoven R, Kogel KH. Root-to-shoot signalling: apoplastic alkalization, a general stress response and defence factor in barley (*Hordeum vulgare*). *Protoplasma*, 2005, 227(1): 17–24. [DOI]
- [67] Waters MT, Nelson DC, Scaffidi A, Flematti GR, Sun YK, Dixon KW, Smith SM. Specialisation within the DWARF14 protein family confers distinct responses to karrikins and strigolactones in *Arabidopsis*. *Development*, 2012, 139(7): 1285–1295. [DOI]
- [68] Hamiaux C, Drummond RSM, Janssen BJ, Ledger SE, Cooney JM, Newcomb RD, Snowden KC. DAD2 is an  $\alpha/\beta$  hydrolase likely to be involved in the perception of the plant branching hormone, strigolactone. *Curr Biol*, 2012, 22(21): 2032–2036. [DOI]
- [69] Jia KP, Luo Q, He SB, Lu XD, Yang HQ. Strigolactone-regulated hypocotyl elongation is dependent on cryptochrome and phytochrome signaling pathways in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2014, 7(3): 528–540. [DOI]
- [70] Shu K, Zhang HW, Wang SF, Chen ML, Wu YR, Tang SY, Liu CY, Feng YQ, Cao XF, Xie Q. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2013, 9(6): e1003577. [DOI]
- [71] Liu XD, Zhang H, Zhao Y, Feng ZY, Li Q, Yang HQ, Luan S, Li JM, He ZH. Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated ABI3 activation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(38): 15485–15490. [DOI]
- [72] Shu K, Liu XD, Xie Q, He ZH. Two faces of one seed: hormonal regulation of dormancy and germination. *Mol Plant*, 2015, doi: 10.1016/j.molp.2015.08.010. [DOI]