

## STRIGOLACTONES: SINH TỔNG HỢP VÀ SỰ TĂNG CƯỜNG THU HÚT DƯỠNG CHẤT CỦA CÂY TRỒNG

Phạm Phước Nhân<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Khoa Nông nghiệp & Sinh học Ứng dụng, Trường Đại học Cần Thơ

### Thông tin chung:

Ngày nhận: 18/03/2014

Ngày chấp nhận: 28/08/2014

### Title:

*Strigolactones: Biosynthesis and enhancement on nutrient exploitation of crop plants*

### Từ khóa:

*Strigolactones, sinh tổng hợp, thu hút dưỡng chất, sự nảy mầm, cỏ dại ký sinh, chất tiết của rễ*

### Keywords:

*Strigolactones, biosynthesis, nutrient exploitation, germination, parasite weeds, root exudates*

### ABSTRACT

*Strigolactones (SLs) were identified from extraction and isolation of root exudates as stimulant for seed germination of plant root parasite weeds in the family of Orobanchaceae such as Striga spp., Orobanche spp., Phelipanche spp., Alectra spp. Recently, SLs have been classified as a new plant growth regulator group which has a typical function in inhibiting plant branching. SLs have been also considered as beneficial factor in plant metabolism, rhizosphere signal, plant growth and development. SLs have some basic characteristics as following: (1) on biological aspect, SLs have three main functions: stimulate seed germination of plant root parasite weeds, promote hyphal branching of arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis and inhibit plant branching; (2) SLs are synthesized from carotenoids; (3) plants regulate their SLs production and exudation depending upon variation in surrounding environment; (4) plants grow in poor nutrient condition tend to increase SLs production in order to inhibit branching and enhance mycorrhizal symbiosis; (5) plant root parasite weeds recognize their host roots due to host root exudates that attract mycorrhizal symbiotic fungi.*

### TÓM TẮT

*Strigolactones (SLs) được phát hiện ra từ việc ly trích và phân lập hợp chất tiết ra từ rễ của thực vật như là chất kích thích sự nảy mầm của những cỏ dại ký sinh rễ thuộc họ Orobanchaceae như Striga spp., Orobanche spp., Phelipanche spp., Alectra spp.. Gần đây, SLs được xem là một nhóm chất điều hòa sinh trưởng thực vật mới với vai trò nổi bật là ức chế sự phân nhánh. SLs còn được cho là nhân tố có lợi cho sự biến dưỡng của thực vật, tín hiệu vùng rễ và sự sinh trưởng, phát triển của thực vật. SLs có các đặc tính cơ bản như sau: (1) về mặt sinh học, SLs có 3 chức năng chính: kích thích sự nảy mầm của hạt ở những cỏ dại ký sinh trên rễ thực vật, kích thích sự phân nhánh sợi nấm ở các loài nấm cộng sinh trên rễ thực vật và ức chế sự phân nhánh của thực vật; (2) SLs được tổng hợp từ carotenoids; (3) thực vật điều hòa sự sản xuất và tiết SLs tùy thuộc vào sự thay đổi của môi trường sống; (4) thực vật sinh trưởng trong điều kiện nghèo dưỡng chất có khuynh hướng gia tăng sự tạo ra SLs để ngăn cản sự phân nhánh và thúc đẩy sự cộng sinh của nấm ở vùng rễ; (5) cỏ dại ký sinh ở rễ thực vật nhận dạng nhờ vào tín hiệu mà cây chủ tiết ra để hấp dẫn các nấm cộng sinh rễ.*

## 1 LƯỢC SỬ VỀ STRIGOLACTONES

Cỏ dại ký sinh thuộc loài *Striga* hoặc *Orobanch* gây thất thoát khoảng 10 tỷ USD cho các mùa vụ ở Châu Phi và một phần ở Châu Á thông qua việc hút dinh dưỡng và làm cho các loài cây trồng chậm phát triển. Hạt của cỏ dại ký sinh này lưu tồn trong đất ở trạng thái miên trạng cho tới khi hoạt chất kích thích nảy mầm được tiết ra từ rễ của nhiều loài thực vật và hợp chất thúc đẩy sự nảy mầm của cỏ dại ký sinh nói riêng, thực vật ký sinh nói chung được gọi là strigolactones (SLs). Sau khi nảy mầm, cỏ dại ký sinh bám vào rễ của cây chủ bằng một loại rễ chuyên biệt, hút và làm cạn kiệt dinh dưỡng của rễ cây bị ký sinh (cây chủ). Tên thông thường của loài *Striga* spp. được gọi là cỏ phù thủy vì chúng làm cho cây trồng còi cọc và sinh trưởng rất chậm, đó cũng là lý do chúng bị nguyên rùa là phù thủy (trong tiếng Latin, *Striga* có nghĩa là phù thủy). Trong đất, SLs được tạo ra từ cây chủ cũng được các loài nấm vùng rễ cảm nhận bằng cách tăng cường sự phân nhánh của sợi nấm, kết quả là tạo ra được sự cộng sinh trong tự cho cả cây chủ và các loài nấm rễ. SLs còn là một tín hiệu di động nội sinh của thực vật điều hòa quá trình phân nhánh và sự sinh trưởng của rễ. Vì vậy, tín hiệu SLs được xem như là một kích thích tố ở thực vật đồng thời cũng gây ra tín hiệu tương tác giữa các sinh vật khác nhau.

Nghiên cứu về SLs bắt nguồn từ những tìm hiểu độc lập về cơ chế của các quá trình như sự cộng sinh của nấm rễ, sự ký sinh thực vật và sự phân nhánh. Vào cuối thế kỷ 19, các nhà khoa học khi nghiên cứu sự cộng sinh giữa thực vật và nấm vùng rễ đã mô tả về các loài thực vật ký sinh và tiến hành các thực nghiệm dẫn đến sự khám phá ra auxin và vai trò của chúng đối với sự phân nhánh ở thực vật. Đến giữa thế kỷ 20, strigol – một hợp chất thúc đẩy quá trình nảy mầm cỏ *Striga* được phân lập và nhận diện trong dịch tiết ra từ rễ của cây bông vải (Cook *et al.*, 1966). Cùng thời điểm đó nhiều nỗ lực nhận diện các hợp chất ảnh hưởng lên sự sinh trưởng của nấm rễ, bao gồm cả việc tìm kiếm tác nhân thúc đẩy sự phân nhánh của sợi nấm. Cuối thế kỷ 20, các nhà di truyền đã tìm được một vài dòng đột biến ở thực vật có khả năng phân nhánh rất mạnh mà nguyên nhân là do kiểu hình có các đột biến liên quan đến tín hiệu và biến dưỡng của cytokinin và auxin. Các nghiên cứu về ghép cành sau đó đã chứng minh được kiểu hình phân nhánh mạnh trên những loài thực vật này là do một tác nhân xuất phát từ rễ. Những nghiên cứu này sau cùng đã quy tụ lại trong đầu thế kỷ 21 với thành tựu nổi bật là tìm ra được tác nhân gây phân nhánh

sợi nấm là strigol, đồng thời hợp chất này cũng liên quan đến sự ký sinh thực vật và nấm rễ. Gần đây, SLs được chứng minh là tác nhân ức chế sự phân cành (Gomez-Roldan *et al.*, 2008; Umehara *et al.*, 2008) và sự khám phá này rất thiết yếu cho các nghiên cứu về sinh tổng hợp và hoạt tính của SLs thông qua những loài thực vật mang các đặc tính đột biến di truyền liên quan đến SLs.

## 2 SINH TỔNG HỢP VÀ VẬN CHUYỂN STRIGOLACTONES Ở THỰC VẬT

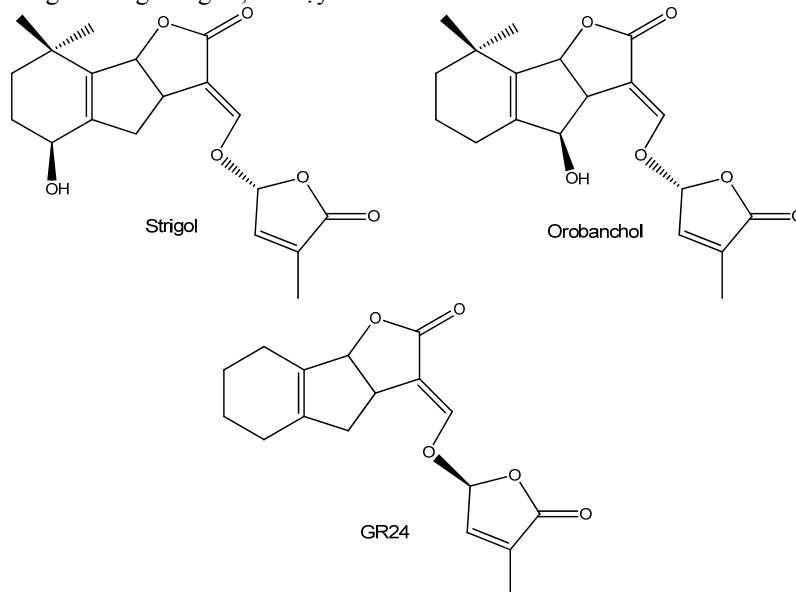
SLs được phân lập và nhận diện đầu tiên trong dịch tiết ra từ rễ của cây bông vải, sau đó là đến rễ của các cây khác như bắp, lúa miến và kê là những cây trồng bị ảnh hưởng nghiêm trọng bởi cỏ ký sinh phù thủy *Striga* (Siame *et al.*, 1993). Những hợp chất có hoạt tính sinh học này có cấu trúc tương tự như lacton hoặc terpen và có thể xuất phát từ con đường biến dưỡng hợp chất terpen ở thực vật. Được thực vật tổng hợp với hàm lượng cực thấp đã gây không ít khó khăn trong việc sử dụng các phương pháp sinh hóa để tìm ra con đường sinh tổng hợp SLs. Giả định rằng SLs có nguồn gốc từ carotenoids nên bắp và những loài thực vật khác mang đột biến carotenoids được dùng để phân tích khả năng thúc đẩy sự nảy mầm hạt của hai loài cỏ *Striga* và *Orobanch*. Nghiên cứu này đã khẳng định carotenoids có liên quan đến việc tạo ra SLs ở thực vật mặc dù hiện nay vẫn chưa thể mô tả chi tiết con đường sinh tổng hợp SLs.

Khi nghiên cứu các bản đồ di truyền của những dạng đột biến phân nhánh mạnh bao gồm các gene như *dad* (decreased apical dominance, giảm ưu thế chồi ngọn), *max* (more auxillary growth, phát triển nhiều chồi bên), *rms* (ramosus, tiếng Latin có nghĩa là phân nhánh) và *d* (dwarf, lùn), trong đó việc phát hiện ra gene gây đột biến lùn trên cây lúa liên quan đến enzyme phân cắt và oxy hóa carotenoids được chứng minh có tương quan chặt đến sinh tổng hợp SLs (Bouwmeester *et al.*, 2003; Matusova *et al.*, 2005; Jiang *et al.*, 2013). Protein cấu trúc nên loại enzyme này có chứa sắt và được tổng hợp chủ yếu ở rễ. Chức năng chính của enzyme này là tạo ra một hợp chất giống như tiền chất của SLs được gọi là carlacton, mặc dù hợp chất này vẫn chưa được phát hiện ra ở trong mô thực vật. Carlacton được tổng hợp ở plastid và có thể là một tín hiệu động của SLs.

SLs được tinh sạch từ dịch rễ và các nghiên cứu về ghép cành đã chứng minh rằng rễ là cơ quan tổng hợp SLs. Tuy vậy, các nghiên cứu về ghép cành cũng khẳng định mô ở chồi thân cũng có khả năng tổng hợp SLs. Gốc ghép dạng hoang dại có

thể làm giảm sự phân cành quá mức của dạng chồi ghép đột biến không tổng hợp được SLs, điều này cho thấy SLs có thể di chuyển từ rễ lên ngọn. SLs được phát hiện trong mạch gỗ nên được cho là vận chuyển trong mô gỗ. Tiền chất trung gian của SLs, carlacton, được chứng minh là di chuyển trong mô gỗ. SLs tồn tại rất ngắn trong vùng rễ, do vậy vẫn

chưa rõ có hay không sự hiện diện của enzyme phân giải SLs ở thực vật. Các dẫn xuất của SLs cũng như dạng tiền hoạt tính hoặc dạng dự trữ của SLs ở thực vật vẫn chưa được tìm thấy. Công thức cấu tạo của 2 SLs tự nhiên (Strigol và Orobanchol) và tổng hợp là GR24 được mô tả ở Hình 1.



**Hình 1: Cấu tạo hóa học của strigolactones tự nhiên (Strigol và Orobanchol) và tổng hợp (GR24)**

Cho đến nay đã có hơn 15 SLs tự nhiên đã được phân lập từ nhiều loài khác nhau (Xie *et al.*, 2010), nhưng GR24 là dạng tổng hợp đồng đẳng của SLs (Besserer *et al.*, 2008) rất hữu dụng trong các nghiên cứu phục hồi dạng đột biến sinh tổng hợp SLs cũng như chức năng của SLs ở thực vật. Các chất ức chế sinh tổng hợp SLs cũng được tìm thấy như: fluridone điều hòa sinh tổng hợp carotenoids; hydroxamic acid ức chế enzyme phân cắt và oxy hóa carotenoids. Tuy nhiên, cũng có một vài chất ức chế gây ra một số hiệu ứng lên sự sinh trưởng và phát triển mà không liên quan đến chức năng của SLs.

### 3 VAI TRÒ CỦA STRIGOLACTONES TRONG CÁC TIẾN TRÌNH CỦA THỰC VẬT

#### 3.1 Strigolactones và kích thích tố điều khiển sự phân cành

Ở chồi sự thành lập đỉnh sinh trưởng của chồi bên cùng lúc với sự hình thành nách lá. Đỉnh sinh trưởng của chồi bên thường ở trạng thái miên trạng nhưng nhạy cảm với các tín hiệu của kích thích tố và môi trường. Vai trò của SLs trong điều khiển sự sinh trưởng và phát triển chồi được tìm thấy khi

dạng đột biến này nhiều chồi là những dạng thiếu hụt SLs. Các chi tiết về dạng đột biến này đang tiếp tục được nghiên cứu và còn nhiều tranh cãi, tuy nhiên có một nhận định tổng quan là hệ thống điều khiển liên quan đến auxin, cytokinin, SLs và sự thiếu hụt lân sẽ cho ra một phản ứng thích hợp của cây trồng với môi trường sống. Ngoài ra, sự sản sinh SLs và ức chế sự phân cành còn liên quan đến sự thiếu chất dinh dưỡng. Trên cây lúa, SLs được chứng minh là ức chế sự nảy chồi trong điều kiện nghèo lân (Umehara *et al.*, 2010).

SLs có tác động cụ thể như thế nào lên sự phân cành ở thực vật thì vẫn còn rất nhiều tranh cãi, nhưng SLs có thể ảnh hưởng đến sự vận chuyển auxin vì sự vận chuyển này gia tăng ở dạng hình ít phân cành, từ đó SLs được cho là có tác dụng ngăn cản sự vận chuyển auxin. Có bằng chứng cho thấy rằng dòng auxin trong thân chính giới hạn khả năng của chồi bên trong việc thiết lập sự kết nối vận chuyển phân cực auxin. Vì vậy, khi cắt bỏ đỉnh sinh trưởng của chồi ngọn sẽ làm giảm sự vận chuyển auxin xuống thân mở đường cho sự vận chuyển auxin từ chồi bên xuống.

### 3.2 Strigolactones ảnh hưởng đến sự phát triển và điều hòa hấp thu dưỡng chất

Thực vật hấp thu khoáng chất từ đất thông qua hệ thống rễ. Khi các khoáng chất bị giới hạn, sự sinh trưởng của chồi bị giảm và sự phát triển rễ gia tăng. Những nghiên cứu gần đây trên cây lúa và nhiều loại cây trồng khác cho thấy SLs ức chế sự đẻ nhánh trong điều kiện nghèo dinh dưỡng, đặc biệt là lân và đạm (Umehara *et al.*, 2010; Umehara, 2011; Foo *et al.*, 2013; Marzec *et al.*, 2013). SLs có đóng góp tích cực lên sự dài của rễ chính và tiêu cực lên sự phân nhánh của rễ phụ. Còn sự dài của lông hút ở rễ bị ảnh hưởng tương tác giữa SLs, auxin và ethylene. Khi cây lúa sống trong điều kiện nghèo lân thì gia tăng tổng hợp SL và giảm sự nảy chồi. Khi bị thiếu lân hoặc đạm, sự biểu hiện gene sinh tổng hợp SLs ở rễ lúa rõ ràng hơn. Sinh tổng hợp SLs ở *Arabidopsis* cũng xảy ra khi bị thiếu lân và sự phân nhánh ở cây này phụ thuộc chặt chẽ vào hàm lượng SLs. Vì vậy, SLs góp phần chuyển hướng sinh trưởng khi điều kiện dinh dưỡng bị hạn chế, giảm phân nhánh và gia tăng sự dài của rễ.

SLs còn có nhiều ảnh hưởng khác lên sự phát triển của thực vật như có tác động tích cực lên sự phát triển thứ cấp ở thân và rễ trong sự tương tác hỗ trợ với auxin. SLs còn có tác động tốt lên điều hòa sự lão hóa của lá, đồng thời cũng có tác động nhất định lên sự điều hòa quang hợp thông qua việc ức chế cảm nhận quang tử.

### 3.3 Strigolactones thúc đẩy sự phân nhánh của nấm rễ

Nấm rễ chỉ là một nhóm nhỏ trong giới nấm thuộc họ *Glomerales* nhưng lại cộng sinh với 80% số loài thực vật trên cạn. Các bằng chứng về hóa thạch cho thấy sự tương tác giữa nấm rễ và thực vật đã có cách đây khoảng 460 triệu năm và được cho là cần thiết để thực vật phát triển trên những vùng đất trên cạn. Sự xuất hiện của nấm rễ cộng sinh làm tăng cường sự sinh trưởng của thực vật trong hầu hết các môi trường sống khác nhau, đặc biệt là khi độ hữu dụng của các dưỡng chất trong đất ở mức thấp, ví dụ như lân, đạm hay là sự thiếu nước (Brewer *et al.*, 2013). Trong mối quan hệ này, nấm rễ cũng được lợi vì chúng là những loài cộng sinh bắt buộc. Khi không có sự cộng sinh, bào tử nấm rễ có thể nảy mầm và hình thành sợi nấm nhưng không phát triển trừ khi chúng nhận diện được có rễ thực vật ở gần đó. Vào năm 2005, SLs lần đầu tiên được chứng minh là chất tiết ra từ rễ thực vật có tín hiệu đối với nấm rễ (Akiyama *et al.*, 2005). Khi cảm nhận được SLs, sợi nấm rễ

phân nhánh rất mạnh. Nấm tạo đĩa áp để xâm nhập vào rễ, phát ra tín hiệu để thực vật cảm nhận được nhằm ngăn chặn sự khởi động các đáp ứng tự vệ từ thực vật.

Sự trao đổi thông tin giữa nấm rễ và thực vật rất phức tạp, trong đó thực vật tiết ra SLs quanh môi trường vùng rễ dưới những điều kiện nhất định và thực vật có được ưu thế về lợi ích trong sự cộng sinh từ nấm rễ. Ví dụ, ở cây lúa miền sự phóng thích SLs từ rễ tăng mạnh khi cây thiếu đạm hoặc lân. Hiện nay, có phát hiện cho rằng những loài thực vật không cộng sinh với nấm rễ như *Arabidopsis* cũng có khả năng tổng hợp SLs mặc dù hàm lượng thấp hơn nhiều so với những loài có khả năng cộng sinh với nấm rễ. Ở những loài đậu có khả năng cố định đạm, sự gia tăng tổng hợp SLs chỉ diễn ra khi chúng sống trong môi trường nghèo lân nhưng sự tăng cường tổng hợp SLs không xảy ra trong môi trường nghèo đạm. Điều này chứng tỏ sự cộng sinh với nấm rễ của cây họ đậu gia tăng thêm lợi ích cho thực vật cùng với sự đóng góp của vi khuẩn cố định đạm.

### 3.4 Strigolactones thúc đẩy sự nảy mầm của thực vật ký sinh và những loài thực vật khác

Hai họ thực vật ký sinh *Striga* và *Orobanche* có ảnh hưởng tiêu cực lớn nhất đối với con người vì chúng ký sinh trên các loại cây trồng như bắp, lúa miến, kê, lúa nước và một vài loại đậu ở các vùng nhiệt đới và ôn đới. Sự ký sinh của loài cỏ *Striga* là một nhân tố sinh học có tác động tiêu cực lên sản xuất nông nghiệp trên nhiều vùng canh tác trên thế giới. Khi đồng ruộng bị nhiễm loại cỏ này thì rất khó để diệt trừ vì chúng tạo ra hàng ngàn hạt có kích thước rất nhỏ (có đường kính khoảng 0,2 mm) và những hạt này có tính miễn trạng rất bền khi ở trong đất. Chúng chỉ nảy mầm khi nhận được tín hiệu kích thích sự nảy mầm là SLs ở nồng độ rất thấp (Fernandez-Aparicio *et al.*, 2011; Zwanenburg and Pospíšil, 2013). Một khi đã nảy mầm chúng phát triển một cơ quan đặc biệt gọi là giác bám để xâm nhập vào rễ cây chủ. Sau khi xâm nhập thành công, cỏ ký sinh phát triển nhờ dưỡng chất từ cây chủ, ra hoa kết trái và phát tán hàng ngàn hạt nhỏ bé tiếp tục duy trì sự miễn trạng trong đất và sẵn sàng gây hại cho các mùa vụ tiếp theo.

*Striga* là một loại ký sinh bắt buộc, chúng không thể sống nếu nảy mầm xong mà không ký sinh được với cây chủ. Do vậy, hạt của chúng có chiến lược thích nghi riêng là duy trì tính miễn trạng sâu và chỉ nảy mầm khi có tín hiệu từ cây chủ (sự tiết ra SLs từ rễ cây chủ). Chi tiết về ảnh hưởng

của SLs lên sự nảy mầm này đang được nghiên cứu rất sâu nhờ các công cụ về di truyền học.

### 3.5 Chiến lược làm giảm thất thoát năng suất cây trồng do cỏ ký sinh gây ra

Phòng trừ cỏ *Striga* hay *Orobanchae* trong các vùng canh tác nông nghiệp thì rất khó nhưng không phải là không thể. Trận dịch cỏ *Striga* vào giữa thế kỷ 20 đã được khống chế ở Mỹ. Một trong những cách phòng trừ hữu hiệu cỏ *Striga* là kích thích sự nảy mầm rồi sau đó tự chết đi nhờ vào các chất kích thích nảy mầm khi không có cây chủ vì *Striga* là loài ký sinh bắt buộc không thể sống độc lập. Do hạt của *Striga* rất nhỏ (dự trữ được ít dưỡng chất), sau khi nảy mầm nếu không có cây chủ chúng sẽ chết rất nhanh. Tuy nhiên, việc áp dụng đại trà phương pháp này trên đồng ruộng rất tốn kém và không khả thi ở những vùng đang phát triển nơi mà cỏ *Striga* là một dịch hại và phát tán rộng.

Gia tăng dưỡng chất trong đất bằng biện pháp bón phân hoặc trồng cây họ đậu có khả năng cố định đạm có thể làm giảm tác hại của cỏ *Striga*. Khi dinh dưỡng trong đất đầy đủ, những cây chủ sẽ tiết ra ít SLs và vì vậy *Striga* sẽ không nảy mầm. Tuy nhiên, đối với đa số nông dân, bón phân đầy đủ trên phạm vi diện tích lớn là không khả thi vì vượt quá khả năng tài chính của họ. Biện pháp xen canh giữa bắp và đậu cũng hạn chế được sự xâm nhiễm của *Striga*. Một số cây họ đậu còn tiết ra các chất hóa học có tác dụng ức chế hay can thiệp vào sự sinh trưởng và phát triển của *Striga*. Biện pháp xen canh hoặc luân canh đang được khuyến khích vì cho lợi ích cao hơn độc canh (Pickett *et al.*, 2010). Trong tương lai các nhà nghiên cứu có thể kỳ vọng chọn tạo được giống bắp có khả năng trực tiếp tạo ra chất đối kháng chống lại cỏ *Striga*. Luân canh cây trồng một lần nữa cho thấy lợi ích trong việc ngăn ngừa lưu tồn và phát tán các loài dịch hại.

Một cách tiếp cận khác là giải mã tín hiệu của SLs. Thông thường, SLs tạo ra tín hiệu như nhau về sự phân nhánh, sự cộng sinh với nấm rễ và kích thích sự nảy mầm của cỏ *Striga*. Tuy nhiên, xem xét cấu trúc tự nhiên của các SLs khác nhau cho thấy có sự khác biệt về hoạt tính sinh học. Chẳng hạn có những hợp chất thúc đẩy mạnh sự phân nhánh của nấm rễ nhưng không kích hoạt sự nảy mầm của cỏ *Striga*. Điều này cho thấy, các tác động về mặt sinh học của các SLs khác nhau là khác nhau. Dựa vào đó các nhà nghiên cứu có thể chọn tạo ra cây trồng với những SLs chuyên biệt, có đáp ứng hữu dụng trong việc phòng trừ cỏ dại.

## 4 KẾT LUẬN VÀ CÁC HƯỚNG NGHIÊN CỨU TRONG TƯƠNG LAI

Khoảng 10 năm trước, có ít nhà sinh học thực vật biết đến SLs nhưng hiện nay người ta đã nhận ra rằng hợp chất này có nhiều chức năng đa dạng ở thực vật và hấp dẫn được nhiều nhà nghiên cứu. Chất điều hòa sinh trưởng SLs có một chức năng cổ điển ở trên rễ là tín hiệu cảm ứng số lượng. Việc tiết ra SLs ở gần vùng rễ thực vật có thể là nguyên nhân đóng góp cho sự trao đổi tín hiệu và hình thành sự cộng sinh với các loài nấm rễ.

Sự hiểu biết hiện nay của chúng ta về SLs vẫn còn nhiều khiếm khuyết, chẳng hạn như quá trình sinh tổng hợp, vận chuyển, phóng thích ra khỏi rễ hay sự khác biệt về hoạt tính sinh học của từng SLs. Các nghiên cứu trong tương lai nên tập trung vào cơ chế cảm nhận SLs ở thực vật cũng như nấm rễ diễn ra như thế nào hoặc làm thế nào để SLs được chuyển hóa thành tín hiệu trên cả hai đối tượng này. Các kết quả nghiên cứu trước đây cho thấy SLs tham gia vào việc định hình cấu trúc của cành có liên quan đến các chất điều hòa sinh trưởng khác nên cũng cần có các nghiên cứu về sự tương tác mang tính mạng lưới phức tạp này.

Các phương pháp về di truyền học cũng đang được sử dụng để tạo ra các loài cây trồng kháng với cỏ *Striga* hay *Orobanchae*. Gần đây đã có một số tiến bộ về giống kháng trên lúa nước và hướng dương, tuy nhiên trên cây đậu tính kháng lại đa gene nên rất khó thực hiện. Cây bắp gần đây đã được trồng ở Châu Phi và rất miễn cảm với sự ký sinh của cỏ *Striga*. Tuy nhiên, cây lúa miền bản địa lại không miễn cảm với *Striga* có thể mở ra hướng nghiên cứu tìm ra gene kháng và chuyển vào cây bắp. Bằng cách kết hợp các phương pháp tiếp cận như di truyền và canh tác, hy vọng một ngày không xa tác hại của những loài cỏ ký sinh này chỉ còn là dĩ vãng.

Ở Việt Nam, cỏ ký sinh *Striga asiatica* với cây chủ là lúa (Spallek *et al.*, 2013), nhưng cho tới nay chưa thấy có bằng chứng thiệt hại do cỏ dại này gây ra. Phần lớn các kết quả nghiên cứu gần đây trên nhiều loài thực vật chứng minh SLs được rễ tiết ra nhiều hơn khi sống trong điều kiện thiếu dưỡng chất, đặc biệt là thiếu lân (López-Ráez *et al.*, 2008; Kohlen *et al.*, 2011; Mayzlish-Gati *et al.*, 2012; Koltai, 2013; Foo *et al.*, 2013) và nấm cộng sinh với rễ giúp thực vật hấp thu lân tốt hơn (Paszkowski *et al.*, 2002; Yadav *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2012). Trong điều kiện đất phèn ở Đồng bằng sông Cửu Long, phần lớn cây trồng gặp khó khăn trong việc hấp thu lân nên cần có các nghiên

cứu về ảnh hưởng của SLs đến khả năng hấp thu lân của cây trồng trong điều kiện bất lợi, vì SLs có thể sẽ được áp dụng trên thực tế đồng ruộng (Koltai, 2014). Về lâu dài cần tiến hành phân lập các loài nấm rễ cộng sinh bản địa nhằm tìm hiểu vai trò của chúng trong dinh dưỡng cây trồng. Mặt khác, có thể dựa vào tác dụng ngăn cản sự phân cành để tiến hành các nghiên cứu ảnh hưởng của SLs đến sinh trưởng và phát triển của cây trồng và hoa kiểng nhằm tìm ra những ứng dụng thực tiễn cho sản xuất nông nghiệp.

## TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Akiyama K., Matsuzaki K., Hayashi H., 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435: 824-827.
2. Besserer A., Bécard G., Jauneau A., Roux C., and Séjalon-Delmas N., 2008. GR24, a synthetic analog of strigolactones, stimulates the mitosis and growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* by boosting its energy metabolism. *Plant Physiology* 148: 402-413.
3. Bouwmeester H. J., Matusova R., Zhongkui S., Beale M. H., 2003. Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 6: 358-364.
4. Brewer P. B., Koltai H., and Beveridge C. A., 2013. Diverse roles of strigolactones in plant development. *Molecular Plant* 6: 18-28.
5. Cook C. E., Whichard L. P., Turner B., Wall M. E. and Egley G. H., 1966. Germination stimulant of witchweed (*S. lutea* Lour): isolation and properties of a potential stimulant. *Science*: 1189-1190.
6. Fernandez-Aparicio M., Yoneyama K., and Rubiales D., 2011. The role of strigolactones in host specificity of *Orobanche* and *Phelipanche* seed germination. *Seed Science Research* 21: 55-61.
7. Foo E., Yoneyama K., Huggill C. J., Quittenden L. J., and Reid J. B., 2013. Strigolactones and the regulation of pea symbioses in response to nitrate and phosphate deficiency. *Molecular Plant* 6: 76-87.
8. Gomez-Roldan V., Fermas S., Brewer P. B., Puech-Page V., Dun E. A., Pillot J. P., Letisse F., Matusova R., Danoun S., Portais J. C., Bouwmeester H., Bécard G., Beveridge C. A., Rameau C., and Rochange S. F., 2008. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* 455: 189-194.
9. Jiang L., Liu X., Xiong G., Liu H., Chen F., Wang L., Meng X., Liu G., Yu H., Yuan Y., Yi W., Zhao L., Ma H., He Y., Wu Z., Melcher K., Qian Q., Xu H. E., Wang Y., and Li J., 2013. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice. *Nature* 504: 401-405.
10. Kohlen W., Charnikhova T., Liu Q., Bours R., Domagalska M.A., Beguerie S., Verstappen F., Leyser O., Bouwmeester H., and Ruyter-Spira C., 2011. Strigolactones are transported through the xylem and play a key role in shoot architectural response to phosphate deficiency in nonarbuscular mycorrhizal host *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 155: 974-987.
11. Koltai H., 2013. Strigolactones activate different hormonal pathways for regulation of root development in response to phosphate growth conditions. *Annals of Botany* 112: 409-415.
12. Koltai H., 2014. Review: Implication of non-specific strigolactones signaling in the rhizosphere. *Plant Science* 225: 9-14.
13. López-Ráez J. A., Charnikhova T., Gómez-Roldán V., Matusova R., Kohlen W., De Vos R., Verstappen F., Puech-Pages V., Bécard G., Mulder P., and Bouwmeester H., 2008. Tomato strigolactones are derived from carotenoids and their biosynthesis is promoted by phosphate starvation. *New Phytologist*: 178: 863-874.
14. Marzec M., Muszynska A., and Gruszka D., 2013. The role of strigolactones in nutrient-stress responses in plants. *International Journal of Molecular Science* 14: 9286-9304.
15. Matusova R., Rani K., Verstappen F. W., Franssen M. C., Beale M. H., Bouwmeester H. J., 2005. The strigolactone germination stimulants of the plant parasitic *Striga* and *Orobanche* spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiology* 139: 920-934.
16. Mayzlish-Gati E., De-Cuyper C., Goormachtig S., Beeckman T., Vuylsteke M., Brewer P. B., Beveridge C. A., Yermiyahu U., Kaplan Y., Enzer Y., Wininger S., Resnick N., Cohen M., Kapulnik Y., and Koltai H., 2012. Strigolactones are involved in root response

- to low phosphate conditions in Arabidopsis. *Plant Physiology* 160: 1329-1341.
17. Paszkowski U., Kroken S., Roux C., Briggs S. P., 2002. Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 13324-13329.
  18. Pickett J. A., Hamilton M. L., Hooper A. M., Khan Z. R., Midega C. A. O., 2010. Companion cropping to manage parasitic plants. *Annual Review of Phytopathology* 48: 161-177.
  19. Siame B. A., Weerasuriya Y., Wood K., Ejeta G., and Butler L. G., 1993. Isolation of strigol, a germination stimulant for *Striga asiatica* from host plants. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 41: 1486-1491.
  20. Spallek T., Mutuku M., and Shirasu K., 2013. The genus of *Striga*: a witch profile. *Molecular Plant Pathology* 14: 861-869.
  21. Umehara M., 2011. Strigolactone, a key regulator of nutrient allocation in plants. *Plant Biotechnology* 28: 429-437.
  22. Umehara M., Hanada A., Yoshida S., Akiyama K., Arite T., Takeda-Kamiya N., Magome H., Kamiya Y., Shirasu K., Yoneyama K., Kyojuka J., Yamaguchi S., 2008. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature* 455: 195-200.
  23. Umehara M., Hanada A., Magome H., Takeda K. N., Yamaguchi S., 2010. Contribution of strigolactones to the inhibition of tiller bud outgrowth under phosphate deficiency in rice. *Plant Cell Physiology* 51: 1118-1126.
  24. Xie X. N., Yoneyama K., and Yoneyama K., 2010. The strigolactone story. *Annual Review of Phytopathology* 48: 93-117.
  25. Yadav V., Kumar M., Deep D. K., Kumar H., Sharma R., Tripathi T., Tuteja N., Saxena A. K., and Johri A. K., 2010. A phosphate transporter from the root endophytic fungus *Piriformospora indica* plays a role in phosphate transport to the host plant. *Journal of Biological Chemistry* 285: 26532-26544.
  26. Yang S. Y., Grønlund M., Jakobsen I., Grottemeyer M. S., Rentsch D., Miyao A., Hirochika H., Kumar C. S., Sundaresan V., Salamin N., Catausan S., Mattes N., Heuer S., and Paszkowski U., 2012. Nonredundant regulation of rice arbuscular mycorrhizal symbiosis by two members of the PHOSPHATE TRANSPORTER1 gene family. *Plant Cell* 24: 4236-4251.
  27. Zwanenburg B. and Pospíšil T., 2013. Structure and activity of strigolactones: new plant hormones with a rich future. *Molecular Plant* 6: 38-62.