

微生物学报 *Acta Microbiologica Sinica*
55(7):819–825; 4 July 2015
ISSN 0001–6209; CN 11–1995/Q
<http://journals.im.ac.cn/actamicrocn>
doi: 10.13343/j.cnki.wsxb.20140438

植物与丛枝菌根真菌在共生早期的信号交流

段倩倩¹, 杨晓红^{1*}, 黄先智²

¹南方山地园艺学教育部重点实验室, 西南大学园艺园林学院, 重庆 400716

²西南大学蚕学与系统生物学研究所, 重庆 400716

摘要:丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF)与大多数陆生植物互利共生具有广泛的生理生态学意义,而这一生态学功能背后的共生机制我们知之甚少。已探明AM形成前宿主植物根分泌的独脚金内酯促进AMF菌丝分支,分泌的角质单体促进AMF在宿主根中定植;同时,菌根真菌的分支菌丝释放出脂质几丁糖(lipochitooligosaccharides, LCOs)和短链几丁质寡聚物(short-chain chitin oligomers, COs)信号分子诱导宿主基因表达、侧根发育以及形成Ca²⁺振荡,它们相互作用共同促进AM形成。在能同时形成菌根和根瘤的蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)和日本百脉根(*Lotus corniculatus*)植物中,根瘤共生体形成过程所需的若干基因与菌根形成所需的基因有关。这些研究成果为全面揭示菌根共生体发生过程的信号转导奠定了基础。本文对目前国内外宿主植物与AM真菌之间的信号物质及其功能、相关基因及其调控功能等进行了综述,旨在为AM真菌共生早期的信号交流研究提供有价值的参考。

关键词:丛枝菌根,共生早期,信号物质,信号交流,信号转导

中图分类号:Q933 **文章编号:**0001-6209(2015)07-0819-07

丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhiza, AM)是球囊菌门(*Glomeromycota*)真菌和大多数陆生植物形成的共生体。除了它至关重要的生态学价值外,形成这一共生体背后的机制我们知之甚少。豆科模式植物蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)和日本百脉根(*Lotus corniculatus*)作为遗传学模式系统的确立及蒺藜苜蓿基因组测序的完成,极大的促进了共生体所需的植物基因的鉴定,其中调节根瘤形成所需的很多基因也是AM共生体不可或缺的。这两类共生体通用基因的发现,是对共生体信号通路(common symbiosis signaling pathway, CSSP)^[1]通用理论的贡献。

目前,丛枝菌根共生体的发生过程可以大致分为两个阶段,即AM真菌接触宿主前与宿主植物之间共生信号的识别,以及AM真菌接触宿主植物之后的共生信号转导,本文的重点就是对现有的AM形成前后真菌与植物之间的信号交流研究进展进行综述与评述。

1 宿主植物根向AM真菌分泌的信号物质

土壤中AM真菌孢子萌发后,在未找到宿主根之前的几天内能以自身储存的脂质生活。根的分泌

基金项目:现代农业产业技术体系专项(CARS-22-ZJ0503);重庆市研究生教育教学改革研究项目(yjg143028)

* 通信作者。E-mail: yangxh2@swu.edu.cn

作者简介:段倩倩(1991-),女,山东临沂人,硕士研究生,主要研究方向为应用微生物学。E-mail: qian0608@swu.edu.cn

收稿日期:2014-09-15; **修回日期:**2014-12-16

物接触真菌后,引导菌丝趋向宿主方向延伸菌丝,进而形成分枝,直到与根的表皮细胞发生物理接触。这种引起 AM 现象发生的物质曾称为“分枝因子 (Branching Factors, BF_s)”^[2]。

1.1 独脚金内酯促进菌丝分枝

2005 年, Akiyama 等发现,所谓的分枝因子可能是植物激素独脚金内酯 (Strigolactones)——1 种倍半萜类内酯的植物激素^[3]。在磷匮乏的环境条件下,包括独脚金内酯在内的许多植物激素参与到磷酸盐缺乏的胁迫反应中,认为独脚金内酯是启动 AM 共生和促进侧根生长的第一信使^[4]。在独脚金内酯生物合成的过程中,两种类胡萝卜素裂解双加氧酶 CCD7 和 CCD8 催化类胡萝卜素的反应^[5]。豌豆 *ccd7* 和 *ccd8* 突变体的根分泌物极大地降低了与它们共生真菌菌丝分枝的形成,菌根定殖数量也发生了下调,然而,添加 10^{-8} mol/L 的人工合成的独脚金内酯 (GR24) 就能使这两种现象恢复正常^[6]。另外,AM 真菌似乎对独脚金内酯有一个高度敏感的感知系统,浓度低至 10 nmol/L 的 GR24 就能够诱导 *G. rosea* 中的细胞核分裂,线粒体膨大, NADH、NADH 脱氢酶活性增强和 ATP 含量的急剧上升,这些反应为 AMF 菌丝的生长和分枝做好了充分的物质和能量准备^[3,7]。

1.2 角质单体促进 AM 真菌定植

宿主植物根系分泌的角质单体 (cutin monomer) 是第二种重要的 AM 真菌刺激因子。最近鉴定的基因座 RAM1 和 RAM2,分别编码植物特定 GRAS 家族的转录调控蛋白和甘油-3-磷酸酰基转移酶 (glycerol-3-phosphate-acetyltransferase, GPAT)。目前发现 RAM1 基因是 Myc 信号途径中的特异性参与基因,其突变体能刺激宿主根分枝 (root-branching stimulation, RBS)。RAM1 的初级靶基因即 GPAT 表达基因 RAM2^[8]。RAM2 与拟南芥 GPAT6 具有类似的功能,为角质特异单体的生物合成所需^[9]。实验证明,蒺藜苜蓿的 *ram2* 突变体中,AMF 及棕榈疫霉 (*Phytophthora palmivora*)——1 种卵菌纲 (*Oomycete*) 病原菌——的菌丝均不能侵染植物根系,也不能形成附着胞,阻碍了菌根的形成。外源添加与角质有关的 16C 不饱和脂肪酸能恢复 *ram2* 突变体附着枝的形成功能。综上所述,角质单体作为植物信号物质能促进 AM 真菌定殖,与在卵菌纲病原体功能相类似^[10]。然而,对于角质单体能否诱导

AMF 菌丝分枝尚无报道。

2 AM 真菌产生信号因子引发植物根的反应

AM 的形成不仅仅是宿主根分泌信号物质对 AMF 的吸引、促进菌丝分支生长和诱导 AMF 在根内定殖,AMF 对宿主植物也会主动发出信号物质诱导宿主基因表达、侧根发育以及形成 Ca^{2+} 振荡,它们相互作用共同促进 AM 形成。

2.1 诱导宿主植物基因表达

菌根因子 (Myc factor) 的发现来源于 2003 年 Kosuta 等^[11]的实验。早期研究表明,植物体中有 3 个植物信号元件参与 AM 共生体发育:离子通道 (DMI1)、受体样激酶 (DMI2) 和依赖钙调蛋白的激酶 (DMI3)^[12-13],如图 1。在蒺藜苜蓿的 *dmi1*、*dmi2* 和 *dmi3* 突变体中, Myc 因子均能正常诱导 MtENOD11 的表达,而 Nod 因子则不能,说明一方面 Myc 因子刺激 MtENOD11 的表达不依赖于 CSSP 的 DMI1、DMI2 和 DMI3;另一方面, Myc 因子与 Nod 因子诱导 MtENOD11 表达的信号转导通过不同的途径发生^[11]。

2.2 诱导宿主植物侧根形成

除了诱导 MtENOD11 表达以外, Myc 因子还具有诱导蒺藜苜蓿侧根形成的功能。这一功能依赖于 DMI1/DMI2 基因,而不依赖于 DMI3^[14]。苜蓿中华根瘤菌 (*Sinorhizobium meliloti*) 的 Nod 因子也能刺激蒺藜苜蓿形成侧根,但是这一功能同时需要 DMI1/DMI2/DMI3 三个基因,并且, Nod 因子的存在也促进了蒺藜苜蓿菌根的定植。以上结果似乎暗示了假定的 Myc 因子刺激蒺藜苜蓿植物根的反应至少有两通路相应存在,一条依赖于 DMI1 和 DMI2,不依赖于 DMI3,与 Nod 因子刺激根反应的信号通路存在串路;而另一条不依赖于 DMI 基因,是一条独立的信号通路。

2.3 引发植物细胞内 Ca^{2+} 振荡

另外,萌发孢子的渗出液可引起植物细胞内 Ca^{2+} 在与真菌接触之前发生迅速的变化。 Ca^{2+} 是细胞内最普遍的第二信使之一,它偶联许多细胞外刺激导致细胞内特定生理反应的发生^[15]。 Ca^{2+} 作为真菌信号的直接证据来源于:AMF 菌丝存在但不与根发生接触的情况下蒺藜苜蓿根毛表皮细胞的细

胞核中检测到了 Ca^{2+} 振荡^[16]。与根瘤菌-豆科植物共生体一致,AM 真菌萌发孢子渗出液,以及附着枝接触导致的 Ca^{2+} 振荡在 *dmi3* 蒺藜苜蓿突变体中发生,而在 *dmi1* 及 *dmi2* 突变体中均未检测到^[16-17],说明该信号与 Nod 因子的信号途径存在串路,印证了上文中作者的观点,另外,DMI3 作为依赖钙调蛋白的激酶 (calmodulin-dependent protein kinase, CCaMK) 位于激活 Ca^{2+} 振荡信号的下游。

总之,AM 真菌产生的信号分子,能够诱导植物基因的表达,促进侧根形成以及刺激产生 Ca^{2+} 尖峰,如图 1 所示。那么这些信号分子究竟是什么呢? 研究发现,根内球囊霉菌 (*Glomus intraradices*) 分泌的共生信号是磺化和非磺化的简单的真菌脂质几丁糖 (lipochitooligosaccharides, LCOs), 能够刺激不同科不同种的植物形成 AM, 并且,AM 真菌分泌的这

类磺化和非磺化 LCOs 混合物 (s/nsMyc-LCOs) 与根瘤菌 Nod 因子具有结构相似性^[18],此现象一方面暗示了这两种共生体在进化上有亲缘关系,另一方面,为发掘可能存在的其他 Myc 因子感受器提供了推理依据。Genre 等的研究表明,短链几丁质寡聚物 (short-chain chitin oligomers, COs) 能够模拟 AM 真菌孢子萌发渗出液引发的 Ca^{2+} 尖峰现象,其中最活跃的成分为 CO4 和 CO5。该反应依赖于 DMI1 与 DMI2,不依赖于 NFP (Nod factor receptor)——假定的苜蓿中华根瘤菌中的 Nod 因子感受器。与 COs 相比,前文提到的 LCOs 混合物诱发苜蓿根器官培养的 Ca^{2+} 振荡的效率更低些,并且添加外源 GR24 能够提高 AM 真菌萌发孢子渗出液中 COs 的浓度^[19],表明 COs 是 AM 真菌对宿主植物的独脚金内酯的响应物质之一。

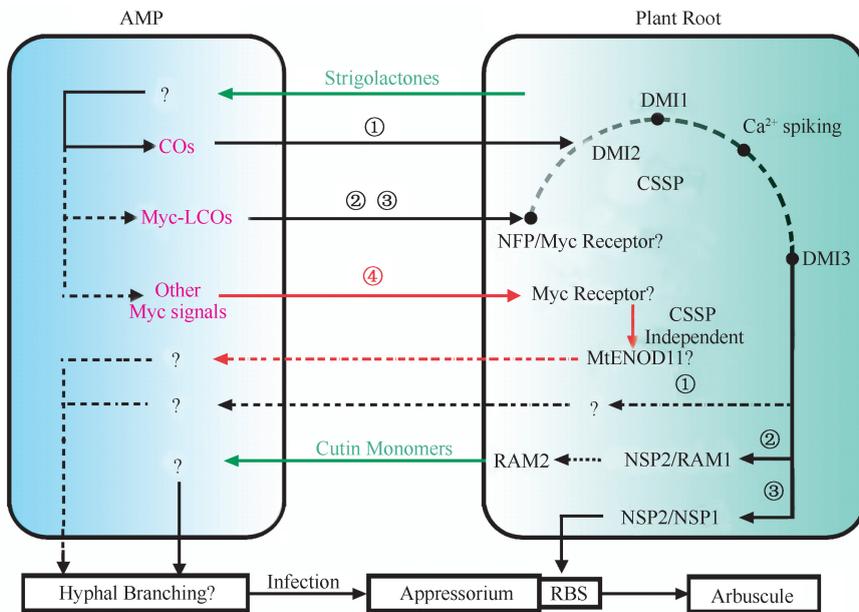


图 1. 菌根发生前期 AM 真菌与植物之间的信号转导示意图

Figure 1. Signal transduction between plants and AM fungi during the early stage of intergrowth.

3 信号交流过程有关的基因

在 AM 菌丝与宿主植物根接触之后,将在宿主植物根表面形成附着胞 (appressoria), 丛枝菌根真菌通过这一结构进入根组织。附着胞形成后,真菌菌丝穿过根表皮细胞、皮层细胞,进而在根组织内增殖并蔓延。目前在蒺藜苜蓿中鉴定的共生体信号途径包括编码 Nod 因子感受器 (NFP 和 LYK3)^[20-21]、

钙信号 (DMI1、DMI2 和 DMI3) 以及结瘤特异性转录因子 (NSP1 和 NSP2)^[22-23] 的基因。这些基因都是结瘤所必须的,DMI 也是形成菌根共生体所必须的基因 (图 1),在这一通路下游是转录物调控基因,包括 GRAS 转录因子 NSP1 和 NSP2,在结瘤基因表达调控中起作用。DMI 基因上文第 2 节中已有介绍,在此不再赘述。

3.1 基于 Nod 因子感受器的菌根因子感受器猜想
在两种豆科模式植物中,Nod 因子的假定受体都

已被克隆出来。蒺藜苜蓿中的受体为 MtNFP 和 MtLYK3^[20,24]; 百脉根的假定受体为 LjNFR1 和 LjNFR5^[25-26]。虽然 Nod 因子特异性受体的缺陷型突变体中感染不受影响,但是在榆科糙叶山黄麻属 (*Parasponia*) 中——能与根瘤菌建立共生的唯一的非豆科植物——1 个类似 MtNFP/LjNFR5 的 LysM 受体 PaNFP 能够同时调控根瘤菌和菌根真菌与宿主植物共生,表明在该植物体中 2 个共生系统共享同一个受体蛋白^[27] (图 1)。另外,Maillet 等的实验结果指出, Myc-LCOs 诱导 RBS 反应依赖于 3 个 DMI 基因,两个假定的 Nod 因子受体 LYK3 和 NFP 作用于 3 个 DMI 基因上游。*lyk3* 在感染过程中与根瘤识别有关,其突变体不影响 RBS 对 Myc-LCOs 的反应,说明该基因在 Myc-LCOs 触发的 RBS 反应中是非必需基因。而 *nfp* 突变体对 RBS 的反应与 Myc-LCOs 的浓度有关^[18]。综上所述 Myc-LCOs 存在多种效应蛋白。

MtNFP——编码该蛋白的基因为结瘤过程中 Nod 因子诱导形态学变化 (如根毛卷曲) 所必须^[28]——是膜上类似于 LysM 受体蛋白激酶 (LysM receptor - like kinase, LysM-RLK) 的蛋白质。除了 MtNFP 以外,另一个 Lys-RLK, MtLyk3 是根瘤菌共生体形成所必须的,其作用类似于入侵受体^[29]; 而 MtLyk3 在 Myc-LCOs 诱导的 LRF (lateral root formation) 中是可有可无的^[18]。虽然 Myc-LCOs 诱导的基因表达和 LRF 是依赖于 NFP 的,但是 *mntfp* 突变体仍能表现出 AMF 定殖的正常形态^[28]。另外, Gough 等针对固氮非豆科植物榆科的 *Parasponia andersonii* 的研究表明, LysM 受体为菌根真菌和根瘤菌在宿主中成功定殖所必须,该受体与短链几丁质寡聚物 (COs) 的感应有关, COs 来源于真菌细胞壁并能在多种植物中引发防御反应^[30]。由此可见,对 LysM 受体家族进行研究不仅能够解答豆科植物如何区分内生真菌和细菌,也能解答植物如何通过识别外来信号物质的结构差异读出其中传递的信息,从多种病原微生物中辨别内共生菌物,建立共生关系。

3.2 NSP 基因参与 AM 共生体信号转导的下游调控

最新研究表明,豆科植物中分别编码 E3 泛素连接酶和 GRAS 转录调节因子的 2 个基因 CERBERUS 和 NSP1 (Nodulation signaling pathway1) 与日本百脉根中 AMF 的感染有关。在 *cerberus* 突变体中,菌丝纵向延长的生长受到了抑制,从而降低了感染率;而敲除了 NSP1 之后,同时降低了 AM 真菌和根瘤菌的感染率^[31]。Delaux 等的实验结果也给

出了类似的观点:蒺藜苜蓿的 *nsp1* 突变体对 Myc-LCOs 的敏感程度和菌根感染率都发生了明显的下调。这一结果表明,之前一直被认为参与 Nod 因子信号途径的 NSP1 基因,也在 Myc-LCOs 信号途径发挥作用^[32] (图 1)。CERBERUS 和 NSP1 两个基因甚至更多根瘤共生体基因 (如 *nfp* 基因) 在菌根共生中发挥作用的实例表明,研究者们应当将二者千丝万缕的进化关系作为出发点,运用比较基因组学、反向遗传学等手段对该过程涉及的基因进行深入的挖掘与探索,将表型与基因型的联系作出新一步的探究。

研究发现,DMI 信号下游的 GRAS 家族的转录因子 NSP2 与 NSP1 都是在蒺藜苜蓿和水稻 (*Oryza sativa*) 中合成独脚金内酯必不可少的基因^[33],主要调控编码 β -胡萝卜素异构酶基因 DWARF27 (D27),是催化独脚金内酯生物合成的第一个关键步骤^[34]。蒺藜苜蓿的 *nsp1* 突变体不能合成独脚金内酯,而 *nsp2* 则是将列当醇 (orobanchol) 转化为双脱氢-列当醇 (didehydro-orobanchol) 这一关键步骤中必不可少的基因^[33]。*miR171h* 是靶基因为 NSP2 的微小 RNA,能够正调节根瘤菌感染根的延长生长,并对 Myc-LCOs 有响应。根内 *miR171h* 的过表达导致真菌定植下降,其表型与 *nsp2* 突变体类似。在根中表达能够抑制 *miR171h* 裂解的 *nsp2* 的 mRNA,将有效提高真菌定植并延伸至根伸长区。系统发育分析表明, NSP2 的 *miR171h* 调控在菌根植物中均有保存。这一发现暗示了一条由 Myc-LCOs 触发的调控机制:通过 miRNA 介导的对 NSP2 的负调控机制抑制 AM 真菌在根中的过度定植^[35]。*nsp2* 基因在 AM 信号中其他的调控机制目前仍处于一种模糊的未知状态。由此可见,CCSP 的下游调控机制的复杂情况完全超乎了我们的想象,更多的未知的信息有待开发。

4 展望

自从菌根被发现以来,其形态结构及生态学作用就引起了国内外研究者的广泛关注,在过去的 10 年中,共生互作的细胞生物学和分子生物学领域出现了许多突破性发现。虽然分子生物学、遗传学、细胞学、生物化学、生理学等技术手段的综合应用使得该领域的研究工作蒸蒸日上,但是仍然存在许多亟待解决的问题。

4.1 关于刺激菌丝分枝的信号物质

近期研究发现,真菌仍然能够定植与独脚金内

酯合成途径相关的一些突变体,说明独脚金内酯并非唯一的“分枝因子”^[36];某一植物分泌的2-羟基脂肪酸(2-OH-FA)也能在距植物根若干厘米处刺激菌丝分枝,不同的是,2-OH-FA诱导的菌丝分枝数量级较小,而独脚金内酯能在很靠近根的位置引发AM真菌强烈分枝,且多为次级菌丝分枝^[37]。但是,2-OH-FA对线粒体的作用尚无实验证实。因此,独脚金内酯与2-OH-FA的协同作用仍需作出进一步探究,并将整个植物与AM真菌共生的过程联系起来,统筹兼顾,进一步挖掘可能存在的宿主植物信号物质。

4.2 关于宿主植物对病原菌及共生菌的识别与分子防御机制

已探明,CO8是引发植物防御反应的强诱导剂,但是对Ca²⁺振荡效应非常微弱,其引发细胞核内的Ca²⁺振荡的能力较CO4/5几乎可被忽略^[19]。蒺藜苜蓿特异性表达的响应AM共生体的若干种几丁质酶(chitinase)可能会将长链的几丁质低聚物降解以解除防御反应。而有害微生物到底是通过哪些信号分子引发植物的防御反应、这些信号物质与有益微生物分泌的信号分子在定量和定性方面有哪些不同?一切仍需大量的实验进行证实。

4.3 关于菌根因子的宿主植物效应蛋白

菌根因子的宿主植物效应蛋白仍无定论,虽已证实LCOs刺激植物侧根形成依赖NFP,但NFP并非AM定殖所必须,因此必然存在另外一种或几种菌根因子效应蛋白,完成信号分子从细胞外化学信号到细胞内物理信号的转导。通过对LysM受体家族进行蛋白质组学方面的研究及对Nod因子和菌根因子结构等方面的分析从而使问题得到解答,而最近根内球囊霉基因组测序结果使得AM真菌效应蛋白的发现不再遥远^[38]。另外,转录子组学、蛋白质组学以及反向遗传学技术的不断成熟必将揭开AM真菌与植物间分子信号交流的新篇章。

参考文献

[1] Schmitz AM, Harrison MJ. Signaling events during initiation of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2014, 56(3): 250-261.

[2] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(10): 763-775.

[3] Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular

mycorrhizal fungi. *Nature*, 2005, 435(7043): 824-827.

[4] Ruyter Spira C, Al Babili S, van der Krol S, Bouwmeester H. The biology of strigolactones. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(2): 72-83.

[5] Gao Y, Li Y, Xie YF, Liu YK. Research progress on molecular mechanism of strigolactones in regulating of plant lateral shoot development and its interaction with auxin. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2013, 22(4): 98-104. (in Chinese)

高雨,李颖,谢寅峰,刘颖坤.独脚金内酯调控植物侧枝发育的分子机制及其与生长素交互作用的研究进展. *植物资源与环境学报*, 2013, 22(4): 98-104.

[6] Gomez Roldan V, Femas S, Brewer PB, Puech Pages V, Dun EA, Pillot JP, Letisse F, Matusova R, Danoun S, Portais JC, Bouwmeester H, Becard G, Beveridge CA, Rameau C, Rochange SF. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 2008, 455(7210): 189-194.

[7] Besserer A, Becard G, Jauneau A, Roux C, Sejalou Delmas N. 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*, 2008, 148(1): 402-413.

[8] Gobbato E, Marsh JF, Vernie T, Wang E, Maillet F, Kim J, Miller JB, Sun J, Bano SA, Ratet P, Mysore KS, Denarie J, Schultze M, Oldroyd GE. A GRAS-type transcription factor with a specific function in mycorrhizal signaling. *Current Biology*, 2012, 22(23): 2236-2241.

[9] Li Beisson Y, Pollard M, Sauveplane V, Pinot F, Ohlrogge J, Beisson F. Nanoridges that characterize the surface morphology of flowers require the synthesis of cutin polyester. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(51): 22008-22013.

[10] Wang E, Schornack S, Marsh JF, Gobbato E, Schwessinger B, Eastmond P, Schultze M, Kamoun S, Oldroyd GE. A common signaling process that promotes mycorrhizal and oomycete colonization of plants. *Current Biology*, 2012, 22(23): 2242-2246.

[11] Kosuta S, Chabaud M, Loughon G, Gough C, Denarie J, Barker DG, Becard G. A diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific MtENOD11 expression in roots of *Medicago truncatula*. *Plant Physiology*, 2003, 131(3): 952-962.

[12] Hao XH, Suo PF, Wang J, Han B, Zhao ML. Molecular mechanisms of arbuscular mycorrhiza symbiosis formed

- by arbuscular mycorrhiza fungi and host-plants. *Acta Agrestia Sinica*, 2012, 20(5): 800-804. (in Chinese) 郝晓红, 索培芬, 王俊, 韩冰, 赵萌莉. 丛枝菌根真菌与宿主植物识别共生的分子机制. *草地学报*, 2012, 20(5): 800-804.
- [13] Zhu XC, Song FB. Signaling and genes in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Life Science Research*, 2008, 12(2): 95-99. (in Chinese) 朱先灿, 宋凤斌. 丛枝菌根共生的信号转导及其相关基因. *生命科学研究*, 2008, 12(2): 95-99.
- [14] Olah B, Briere C, Becard G, Denarie J, Gough C. Nod factors and a diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi stimulate lateral root formation in *Medicago truncatula* via the DMI1/DMI2 signalling pathway. *Plant Journal*, 2005, 44(2): 195-207.
- [15] Hetherington AM, Brownlee C. The generation of Ca^{2+} signals in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55(6): 401-427.
- [16] Kosuta S, Hazledine S, Sun J, Miwa H, Morris RJ, Downie JA, Oldroyd GED. Differential and chaotic calcium signatures in the symbiosis signaling pathway of legumes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(28): 9823-9828.
- [17] Chabaud M, Genre A, Sieberer BJ, Faccio A, Fournier J, Novero M, Barker DG, Bonfante P. Arbuscular mycorrhizal hyphopodia and germinated spore exudates trigger Ca^{2+} spiking in the legume and nonlegume root epidermis. *New Phytologist*, 2011, 189(1): 347-355.
- [18] Maillet F, Poinso V, Andre O, Puech-Pages V, Haouy A, Gueunier M, Cromer L, Giraudet D, Formey D, Niebel A, Martinez EA, Driguez H, Becard G, Denarie J. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature*, 2011, 469(7328): 58-63.
- [19] Genre A, Chabaud M, Balzergue C, Puech Pages V, Novero M, Rey T, Fournier J, Rochange S, Becard G, Bonfante P, Barker DG. Short-chain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear Ca^{2+} spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone. *New Phytologist*, 2013, 198(1): 190-202.
- [20] Arrighi JF, Barre A, Ben Amor B, Bersoult A, Soriano LC, Mirabella R, de Carvalho Niebel F, Journet EP, Gherardi M, Huguet T, Geurts R, Denarie J, Rouge P, Gough C. The *Medicago truncatula* lysin motif-receptor-like kinase gene family includes NFP and new nodule-expressed genes. *Plant Physiology*, 2006, 142(1): 265-279.
- [21] Smit P, Limpens E, Geurts R, Fedorova E, Dolgikh E, Gough C, Bisseling T. *Medicago* LYK3, an entry receptor in rhizobial nodulation factor signaling. *Plant Physiology*, 2007, 145(1): 183-191.
- [22] Kalo P, Gleason C, Edwards A, Marsh J, Mitra RM, Hirsch S, Jakab J, Sims S, Long SR, Rogers J, Kiss GB, Downie JA, Oldroyd GED. Nodulation signaling in legumes requires NSP2, a member of the GRAS family of transcriptional regulators. *Science*, 2005, 308(5729): 1786-1789.
- [23] Smit P, Raedts J, Portyanko V, Debelle F, Gough C, Bisseling T, Geurts R. NSP1 of the GRAS protein family is essential for rhizobial Nod factor-induced transcription. *Science*, 2005, 308(5729): 1789-1791.
- [24] Limpens E, Franken C, Smit P, Willemse J, Bisseling T, Geurts R. LysM domain receptor kinases regulating rhizobial Nod factor-induced infection. *Science*, 2003, 302(5645): 630-633.
- [25] Madsen EB, Madsen LH, Radutoiu S, Olbryt M, Rakwalska M, Szczyglowski K, Sato S, Kaneko T, Tabata S, Sandal N, Stougaard J. A receptor kinase gene of the LysM type is involved in legume perception of rhizobial signals. *Nature*, 2003, 425(6958): 637-640.
- [26] Radutoiu S, Madsen LH, Madsen EB, Felle HH, Umehara Y, Gronlund M, Sato S, Nakamura Y, Tabata S, Sandal N, Stougaard J. Plant recognition of symbiotic bacteria requires two LysM receptor-like kinases. *Nature*, 2003, 425(6958): 585-592.
- [27] Op den Camp R, Streng A, De Mita S, Cao Q, Polone E, Liu W, Ammiraju JSS, Kudrna D, Wing R, Untergasser A, Bisseling T, Geurts R. LysM-type mycorrhizal receptor recruited for rhizobium symbiosis in nonlegume *Parasponia*. *Science*, 2011, 331(6019): 909-912.
- [28] Amor BB, Shaw SL, Oldroyd GED, Maillet F, Penmetsa RV, Cook D, Long SR, Denarie J, Gough C. The NFP locus of *Medicago truncatula* controls an early step of Nod factor signal transduction upstream of a rapid calcium flux and root hair deformation. *Plant Journal*, 2003, 34(4): 495-506.
- [29] Smit P, Limpens E, Geurts R, Fedorova E, Dolgikh E, Gough C, Bisseling T. *Medicago* LYK3, an entry receptor in rhizobial nodulation factor signaling. *Plant Physiology*, 2007, 145(1): 183-191.
- [30] Gough C, Cullimore J. Lipo-chitooligosaccharide signaling in endosymbiotic plant-microbe interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2011, 24(8): 1000-1010.

- 867-878.
- [31] Takeda N, Tsuzuki S, Suzaki T, Parniske M, Kawaguchi M. CERBERUS and NSP1 of *Lotus japonicus* are common symbiosis genes that modulate arbuscular mycorrhiza development. *Plant and Cell Physiology*, 2013, 54(10): 1711-1723.
- [32] Delaux PM, Becard G, Combier JP. NSP1 is a component of the Myc signaling pathway. *The New Phytologist*, 2013, 199(1): 59-65.
- [33] Liu W, Kohlen W, Lillo A, Op den Camp R, Ivanov S, Hartog M, Limpens E, Jamil M, Smaczniak C, Kaufmann K, Yang WC, Hooiveld GJEJ, Charnikhova T, Bouwmeester HJ, Bisseling T, Geurts R. Strigolactone biosynthesis in *Medicago truncatula* and rice requires the symbiotic GRAS-type transcription factors NSP1 and NSP2. *The Plant Cell*, 2011, 23(10): 3853-3865.
- [34] Alder A, Jamil M, Marzorati M, Bruno M, Vermathen M, Bigler P, Ghisla S, Bouwmeester H, Beyer P, Al Babili S. The path from beta-Carotene to Carlactone, a Strigolactone-like plant hormone. *Science*, 2012, 335(6074): 1348-1351.
- [35] Laressergues D, Delaux PM, Formey D, Lelandais Briere C, Fort S, Cottaz S, Becard G, Niebel A, Roux C, Combier JP. The microRNA miR171h modulates arbuscular mycorrhizal colonization of *Medicago truncatula* by targeting NSP2. *The Plant Journal : for Cell and Molecular Biology*, 2012, 72(3): 512-522.
- [36] Kretzschmar T, Kohlen W, Sasse J, Borghi L, Schlegel M, Bachelier JB, Reinhardt D, Bours R, Bouwmeester HJ, Martinoia E. A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching. *Nature*, 2012, 483(7389): 341-344.
- [37] Nagahashi G, Douds DD, Jr. The effects of hydroxy fatty acids on the hyphal branching of germinated spores of AM fungi. *Fungal Biology*, 2011, 115(4-5): 351-358.
- [38] Tisserant E, Malbreil M, Kuo A, Kohler A, Symeonidi A, Balestrini R, Charron P, Duensing N, Frey NFD, Gianinazzi Pearson V, Gilbert LB, Handa Y, Herr JR, Hijri M, Koul R, Kawaguchi M, Krajinski F, Lammers PJ, Masclauxm FG, Murat C, Morin E, Ndikumana S, Pagni M, Petitpierre D, Requena N, Rosikiewicz P, Riley R, Saito K, Clemente HS, Shapiro H, Van Tuinen D, Becard G, Bonfante P, Paszkowski U, Shachar Hill YY, Tuskan GA, Young PW, Sanders IR, Henrissat B, Rensing SA, Grigoriev IV, Corradi N, Roux C, Martin F. Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(50): 20117-20122.

Signal exchange between plants and Arbuscular Mycorrhizae fungi during the early stage of symbiosis - A review

Qianqian Duan¹, Xiaohong Yang^{1*}, Xianzhi Huang²

¹ Key Laboratory of Horticulture Science for Southern Mountainous Regions, Ministry of Education, College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400716, China

² Institute of Sericulture and Systems Biology, Southwest University, Chongqing 400716, China

Abstract: Much is known about Arbuscular Mycorrhizae (AM), an important component of the ecosystem, whereas little is known about the signal exchange that allows mutual recognition and reprogramming for the anticipated physical interaction. This review addresses the latest advances of signal exchange between plants and AM, including signal substances and their function, related genes and regulation function in the early stage of plant-fungal symbiosis.

Keywords: arbuscular mycorrhizae, early symbiosis, signal substances, signal exchange, signal transduction

(本文责编: 张晓丽)

Supported by the Earmarked Fund for Modern Agro-industry Technology Research System (CARS-22-ZJ0503) and by the Postgraduate Education Teaching Reform Project in Chongqing (yj143028)

* Corresponding author. Fax: +86-23-68251274; E-mail: yangxh2@swu.edu.cn

Received: 15 September 2014/Revised: 16 December 2014