

植物激素响应和调控丛枝菌根共生研究进展

廖德华, 刘俊丽, 刘健健, 杨晓峰, 陈 潇, 顾 冕, 陈爱群*

(南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏南京 210095)

摘要:【目的】丛枝菌根是土壤中的丛枝菌真菌 (arbuscular mycorrhizal, AM) 与大多数陆地植物根系形成的互惠共生体。丛枝菌根的形成过程是一系列信号交换和转导的结果, 受到很多基因的程序化表达调控。植物激素作为重要的信号物质被证实能够参与调控植物与AM真菌的互作过程。本文简述了植物激素在调控丛枝菌根形成的作用机理, 为激素调控丛枝菌根形成的研究与应用提供理论线索。【主要进展】外源施加低浓度的生长素和脱落酸能够促进丛枝菌根共生, 而外源施加赤霉素能够显著抑制丛枝菌根中丛枝的形成; 内源缺失赤霉素, 脱落酸以及油菜素内酯会抑制丛枝菌根共生; 茉莉酸合成突变体推迟丛枝菌根形成; 独脚金内酯合成、转运以及受体突变体都会抑制丛枝菌根共生; 生长素以及脱落酸受体表达量降低会抑制丛枝菌根共生。但是生长素信号受体的降低表达不仅能够显著抑制丛枝菌根的形成还能显著抑制丛枝细胞的正常发育, 而植物脱落酸信号受体表达降低突变体中丛枝细胞发育正常。【研究展望】激素如何调控丛枝菌根共生的研究仍处于起步阶段。随着转基因和基因编辑技术 (如Crispr/cas9系统介导的基因敲除技术) 的快速发展以及通过菌根植物的基因组、转录组、蛋白质和代谢组数据的挖掘, 丛枝菌根共生中的众多科学问题以及与其他植物-微生物互作系统等问题都将一一得到解答。

关键词: 丛枝菌根; 共生; 植物激素; 调控

中图分类号: S154.36

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2016)06-1679-11

Advances in the response and modulation of phytohormones on arbuscular mycorrhizal symbiosis

LIAO De-hua, LIU Jun-li, LIU Jian-jian, YANG Xiao-feng, CHEN Xiao, GU Mian, CHEN Ai-qun*

(College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: 【Objectives】Arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis that is formed by AM fungi in soil and most land plants is the most widespread mutualistic association in nature. The establishment of AM symbiosis involves complicated pathways of signal exchange and transduction, which are regulated by many genes with stringent and coordinated expression procedures. Plant hormones are well known to be signaling molecules that act in almost all physiological processes during plant growth and development, and also have been demonstrated to play crucial roles in modulating interactions between plants and microbe, including the AM fungi. In this article, the research progresses on the phytohormone-mediated regulation of AM symbiosis in last decade were reviewed. 【Major advances】External application of low concentration of both auxin and abscisic acid improved the formation of AM symbiosis, while endogenous lack of gibberellin, abscisic acid and brassinolide repressed mycorrhization. Mutants with defection in jasmonic acid biosynthesis retarded AM fungal colonization, and knock down of the receptors of strigolactone, auxin and abscisic acid inhibited AM symbiosis. Notably, the repressed expression of receptor of auxin not only decreased the AM colonization, but also inhibited the arbuscule abundance in cortical cells. 【Expectations】The current research regarding the molecular mechanisms underlying the phytohormone-

收稿日期: 2015-06-30 接受日期: 2015-01-20

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31372121, 31272225) 资助。

作者简介: 廖德华 (1987—), 男, 福建泰宁人, 博士研究生, 主要从事植物丛枝菌根共生的分子机制研究。

* 通信作者 E-mail: chenag8@njau.edu.cn

mediated regulation in the establishment of AM symbiosis is still in the early stage. With the rapid development of transgenic and gene editing techniques, such as Crispr/cas9-mediated gene knockout technology, and through the deeply mining of the genomic, transcriptomic, proteomic and metabolomics data set, the scientific questions with respect to AM symbiosis and other plant-microbial interaction systems will be finally answered.

Key words: arbuscular mycorrhiza; symbiosis; phytohormone; regulating

丛枝菌根是属于球囊菌门(*Glomeromycota*)的丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌与植物根系形成的互惠共生体^[1-2],是自然界中存在最为广泛的陆生共生体。地球上80%以上的陆生植物(除十字花科、藜科、石竹科、莎草科和少数形成排根的豆科类植物外)都可以与土壤中不同种类的AM真菌共生形成丛枝菌根^[3]。丛枝菌根的形成被认为是植物根系与AM真菌经过漫长时间协同进化的结果。从已发现的植物化石记录推测,丛枝菌根的共生起源至少发生在4亿年以前^[4]。

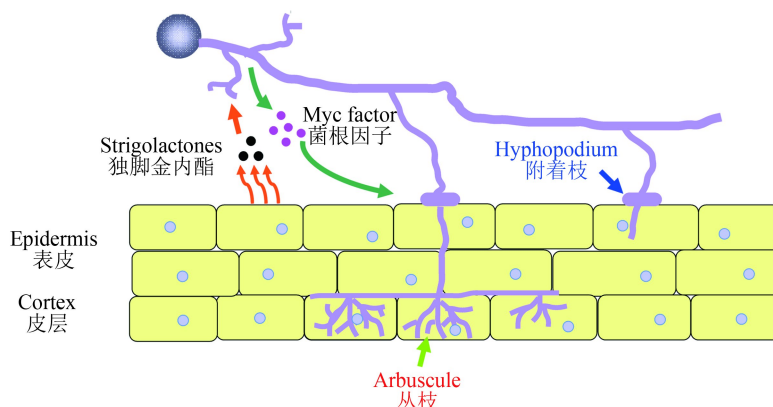
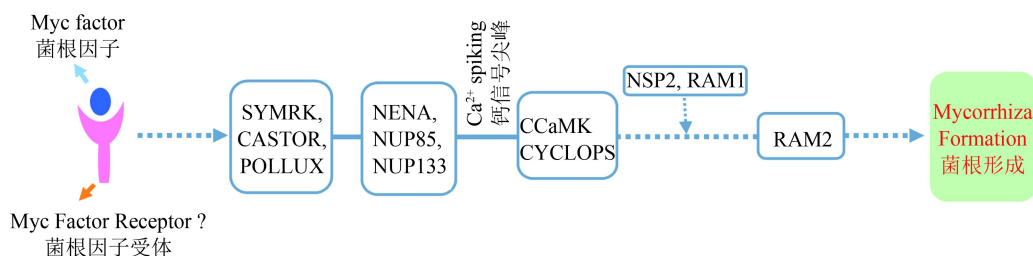
AM真菌与宿主植物间的互惠共生关系主要体现在形成丛枝菌根后植物根系可以通过AM真菌大量的根外菌丝数十倍地扩展在土壤中的吸收空间,增加对土壤中养分(主要是P和N)的吸收利用;作为交换,植物将多达20%的光合产物用于供给AM真菌生长繁殖,以维持两者的共生关系^[5-8]。宿主向根系输送光合产物的过程也增加了根系细胞内渗透调节物质(如可溶性糖)的有效浓度,从而增强宿主植物对多种环境胁迫,如盐害、干旱的抵御能力^[9]。AM真菌对根系的侵染还能诱导宿主植物获得系统性抗性,从而减轻病原菌对植株的侵害^[10]。由此可见,丛枝菌根共生已经成为高等植物适应环境胁迫的重要进化机制之一。丛枝菌根共生过程的研究有助于深入理解丛枝菌根的作用机理,为AM真菌的进一步应用提供理论基础。在过去十年中,丛枝菌根研究学者在丛枝菌根共生体如何建立的机理性研究方面已经取得了大量进展,其中植物激素作为重要的信号分子被证实调控植物与AM真菌互作过程中起重要的作用。本文以丛枝菌根的共生过程和植物激素为视角,简要综述了各种植物内源激素在响应和调控丛枝菌根共生方面的最新研究进展。

1 丛枝菌根共生的建立及信号调控途径

不同种类AM真菌和不同植物根系之间形成丛枝菌根共生的过程是非常一致的。丛枝菌根共生体的建立起始于植物根系普遍分泌的“分枝因子”(主要

为独脚金内酯化合物)诱导土壤中AM真菌孢子萌发和分枝,并向植物根系附近延伸^[11-12]。与此同时,AM真菌也向根际释放出被称为“丛枝菌根因子”的信号物质(包括硫化的脂壳寡聚糖、非硫化的脂壳寡聚糖和壳寡聚糖等)^[13-14]。植物在识别AM真菌分泌的丛枝菌根因子后会激活一个保守的共生信号途径(common symbiosis signaling pathway)^[15]。菌丝与宿主根部接触以后,并不会立即进入宿主的细胞,而是在其根表先形成一个称为附着枝(菌足)的结构,同时在相应位置的根表皮细胞会发生骨架结构变化。AM真菌的菌丝体侵入到根系表皮细胞以及皮层细胞,并在根组织内部增殖蔓延。丛枝菌根共生的一个重要特征就是菌丝体侵入到皮层细胞,并经过多次分枝形成丛枝结构(图1),包围丛枝的是由宿主质膜产生的环丛枝膜结构(periarbuscular membrane)^[16]。丛枝被认为是宿主植物与AM真菌进行养分交换的主要场所,AM真菌与宿主之间的物质和信号交换主要发生在环丛枝膜与AM真菌质膜之间约100 nm宽的质外体中^[17]。

近年来,通过图位克隆、突变体功能研究和比较基因组分析在蒺藜苜蓿、百脉根和水稻等模式植物中克隆/鉴定到多个丛枝菌根共生信号传导途径中的关键基因(简称共生基因),如两个编码核孔蛋白的基因NUP85和NUP133、两个编码阳离子通道蛋白的基因CASTOR和POLLUX(也称为DMII)、一个编码富含亮氨酸重复序列的类受体激酶的基因SYMRK(DMI2)、一个编码钙/钙调蛋白依赖的蛋白激酶基因(DMI3/CCaMK)以及与之互作的功能未知的基因CYCLOPS(IPD3)^[18]。最近的研究还报道了几个处于该信号途径下游的GRAS家族的转录因子NSP1、NSP2、RAM1和RAD1^[19-23](图2)。这些基因的功能缺失或导致AM真菌的菌丝体侵入宿主皮层细胞受阻,或导致不能形成正常的丛枝结构^[24-25]。其中部分基因也被证实参与调控豆科植物根瘤的形成,如将蒺藜苜蓿中的3个DMI基因中任何一个突变均导致其不能形成正常的丛枝菌根和根瘤^[18,26]。研究还发现,水稻DMI3(OsCCaMK)基因能够恢复蒺

图 1 丛枝菌根共生的形成过程^[95]Fig. 1 The establishment of arbuscular mycorrhizal symbiosis^[95]图 2 丛枝菌根共生信号途径^[15]Fig. 2 The signaling pathway associated with arbuscular mycorrhizal symbiosis^[15]

藜苜蓿 *dmi3* 突变体形成正常丛枝菌根和根瘤的能力^[27]。生物信息学分析显示 DMI3 是植物特有的基因, 在动物、微生物以及在不能形成丛枝菌根共生的拟南芥中都没有发现其同源基因存在^[28-29], 由此推断在植物长期的进化过程中 DMI3 以及此类共生基因的丢失是拟南芥等非丛枝菌根植物丧失丛枝菌根共生能力的一个内在因素。

2 植物激素在丛枝菌根共生过程中的调控

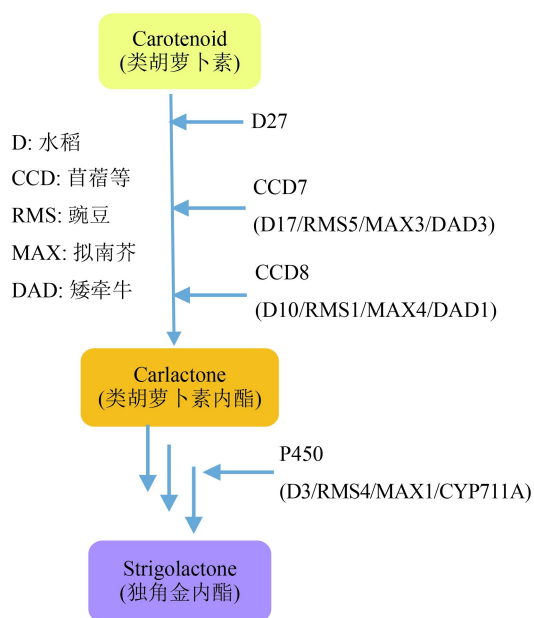
丛枝菌根形成过程的复杂性决定了 AM 真菌与宿主植物之间需要进行持续的信号交流。植物激素作为重要的信号分子已被证明在调控植物与微生物(根瘤菌、AM 真菌、病原菌等)互作过程中起重要的作用。

2.1 独角金内酯

独角金内酯是一类倍半萜烯化合物, 也是近年来发现的一类新型分枝抑制激素^[30]。独角金内酯几乎存在于所有的植物中, 主要在根中被合成, 虽然其具体的合成途径还不很清楚, 但对几种植物突变体材料的遗传分析表明, 独角金内酯的生物合成起源

于 MEP (2-C-Methyl-D-Erythritol-4-Phosphate) 途径, 以类胡萝卜素为前体进行合成^[31]。目前已经有多个酶被证实参与独角金内酯的生物合成, 包括β-胡萝卜素异构酶 D27 (Dwarf 27)、类胡萝卜素裂解双加氧酶(carotenoid cleavage dioxygenase) CCD7 (MAX3/RMS5/HTD1/D17) 和 CCD8 (MAX4/RMS1/DAD1/D10) 和细胞色素 P450 单加氧酶 (Cyt P450, MAX1) (图 3)。

在侵染发生之前, 植物根系分泌的独角金内酯化合物能够刺激 AM 真菌孢子萌发和强烈分枝, 以增加菌丝接触植物根系的机会^[31-32]。目前已经从很多植物的根中分离出独角金内酯, 与之合成相关的基因也被发现存在于所有被研究的高等植物中。研究表明, 独角金内酯的生物合成受到丛枝菌根和根瘤共生信号途径中的两个转录因子 *NSP1* (Nodulation Signaling Pathway1) 和 *NSP2* 调控^[20-22, 33-35]。这两个基因在豆科植物和非豆科植物中的功能相对比较保守, 且 *NSP1* 在百脉根等植物的丛枝菌根中被诱导上调表达^[22]。苜蓿和水稻 *nsp1* 突变体中独角金内酯不能被合成, 而 *NSP2* 在调控藜苜蓿植物体内列当醇向二脱氢列当醇(豆科植物中主要的独角金内酯产物)转化过程中起重要作用^[36]。在百脉根中突变 *NSP1* 显

图3 独角金内酯合成途径^[95]Fig. 3 The biosynthesis pathway of strigolactones^[95]

著抑制 AM 真菌菌丝对根系的侵入, 早期侵染阶段受到抑制^[22]。在苜蓿中双突变 *NSP1* 和 *NSP2* 能够下调独角金内酯合成途径中 β -类胡萝卜素异构酶编码基因 *CCD7* 的表达水平, 从而降低根系分泌独角金内酯含量的分泌, 导致抑制 AM 真菌孢子的萌发并显著降低 AM 真菌 (*G. intraradices*) 对苜蓿的侵染强度^[36]。在苜蓿、豌豆和水稻等植物中突变或抑制独角金内酯合成途径中的 *CCD7* (*RMS5/D17*) 和 *CCD8* (*PsRMS1/D10*), 独角金内酯的生物合成也受到抑制, 其浓度在这些基因的突变体中往往低于可检测水平^[11, 37-39]。与之对应的是, AM 真菌对 *ccd7* 和 *ccd8* 突变体的侵染也显著降低, 而外源施加独角金内酯人工合成类似物 GR24 能够恢复 AM 真菌对这些突变体的正常侵染^[11]。尽管目前尚未明确独角金内酯是如何在植物体内进行运输, 但对矮牵牛中一个 ABC (ATP-binding cassette transport family) 转运体 *PDR1* 的突变体功能研究发现, *PDR1* 可能行使独角金内酯外运体的功能。*pdr1* 突变体根系分泌独角金内酯含量降低, 其 AM 真菌侵染率与野生型对照相比也显著降低, 并呈现出侵染延迟^[40]。值得注意的是, 尽管在这些基因的突变体中 (*ccd7*、*ccd8* 和 *pdr1*) AM 真菌侵染率受到显著抑制, 但 AM 真菌对根系并没有表现出异常的侵染过程。因此推测, 这些突变体 AM 真菌侵染率降低可能是由于根系合成和分泌独角金内酯的缺失抑制了 AM 真菌的活性所引起。

除了上述负责独角金内酯合成和转运的基因外,

最近还在水稻、拟南芥、豌豆等植物中鉴定到独角金内酯代谢途径中的几个相关基因 *D3* (*MAX2*、*RMS4*)、*D14* (*DAD2*、*AtD14*) 和 *D53*。*D3* 编码一类 F-box 蛋白, 通过形成 SCF (Sklp1-Cullin-F-box) 蛋白复合体, 参与蛋白泛素化并介导蛋白质降解^[41]。*D14* 编码一个 α - β 水解酶家族蛋白质, 参与独角金内酯途径信号转导^[42]。*D53* 可能编码一个 I 类 Clp ATPase 类似的核蛋白, 扮演独角金内酯信号的抑制因子的角色^[43-44]。在独角金内酯存在条件下, *D53* 与 *D14*、*D3* 互作, 形成 *D53-D14-SCFD3* 蛋白复合体。*D53* 蛋白被泛素化, 进而特异地被蛋白酶体降解, 从而诱导下游目标基因对独角金内酯信号的响应^[45] (图3)。最近的研究表明, *D3* 在维持丛枝菌根共生过程中起非常关键的作用。AM 真菌对水稻 *d3* 突变体的侵染在早期阶段受到阻碍, 菌丝在根系表面能够形成附着胞, 但对根系的侵入被限制在表皮细胞, 菌丝中出现隔膜结构, 并极少能侵入到皮层细胞中形成丛枝。在 *d3* 突变体中一些受丛枝菌根共生诱导表达的基因被显著下调^[46]。另一实验室在对豌豆 *D3* 突变体 *rms4* 的研究中也观察到类似的 AM 真菌侵染率和丛枝丰度降低的结果^[39]。有意思的是, 尽管水稻 *d3* 和 *d14* 突变体地上部都呈现出矮化多分蘖的表型, 且都对独角金内酯不敏感, 但 AM 真菌对水稻 *d14* 突变体的侵染 (AM 真菌侵染率和丛枝丰度) 并没有受到抑制; 相反, 接种 AM 真菌 *G. intraradices* (4 周) 和 *G. margarita* (5 周) 后, *d14* 与野生型对照相比显示出更高的 AM 真菌侵染率^[46], 暗示了 *D14* 可能不直接参与丛枝菌根的共生过程。水稻 *d53* 突变体对独角金内酯也不敏感, 目前尚没有直接证据证明 *D53* 是否能够参与调控丛枝菌根的共生过程。

2.2 生长素

生长素作为植物中的一种重要的内源激素已被证明在植物生长发育的各个阶段都起重要的作用, 其中包括参与调控植物根系发育以及植物-微生物 (如病原真菌) 的互作过程。一系列的研究结果显示, 形成丛枝菌根后, 植物根系内源生长素浓度会显著增加^[47-51]。Meixner 等 (2005, 2007) 通过大豆分根实验证实, 在接种 AM 真菌后的丛枝菌根根部的 IAA (吲哚乙酸, Indole-3-acetic acid) 浓度与对照相比有显著增加, 而在不接种 AM 真丛枝菌根部的 IAA 浓度则没有显著增加^[48, 52]。Etemadi 等 (2014) 利用人工合成的生长素响应启动子 DR5 驱动 GUS 报告基因在番茄丛枝菌根中的表达结果显示, DR5 启动子能够驱动 GUS 报告基因在形成丛枝的细胞中大量表

达, 进一步证实 AM 真菌对植物根系的侵入能够诱导生长素在被侵入细胞中的积累^[60]。Hanlon 等 (2010) 对两个番茄生长素相关突变体研究发现, 在温室接种 AM 真菌培养条件下, 无论是生长素响应不敏感突变体 *dgt*, 还是生长素极性运输超活性突变体 *pct* 的 AM 真菌侵染率与野生型相比都略有降低, 但在两个突变体被侵染的根段中内生菌丝、丛枝和泡囊都能够正常发育, 暗示了生长素信号参与了丛枝菌根共生的起始过程^[94]。Etemadi 等 (2014) 研究发现, 采用低浓度的生长素类似物 2, 4-D 在不影响根系发育的基础上能够提高番茄、苜蓿和水稻中的 AM 真菌侵染率, 特别是丛枝菌根中的丛枝形成丰度, 表明了生长素同样能够参与调控丛枝菌根共生的后期过程^[60]。

植物可以通过生长素合成、降解、转运等途径控制内源生长素的含量和动态平衡。James (2008) 等报道了两个苜蓿生长素水解酶基因 *MtIAR33* 与 *MtIAR34* 在丛枝菌根中被显著诱导上调表达^[51]。对近年来公布的植物丛枝菌根转录组数据的分析也发现, 一些参与生长素代谢或信号转导相关的基因在丛枝菌根中能够被强烈诱导表达^[53-58]。本实验室前期在番茄中鉴定到一个受外源生长素 IAA 和丛枝菌根共生共同诱导强烈表达的 GH3(Grethen Hagen 3)家族基因 *SIGH3.4*。该基因编码的蛋白被预测为生长素氨酰化合成酶, 主要催化自由态的 IAA 与部分氨基酸结合形成结合态的 IAA, 从而能够调节 IAA 在植物体内的动态平衡。在没有生长素诱导或不接种 AM 真菌的植物中几乎不表达。利用该基因的启动子驱动 GUS 报告基因的研究方法证实, 该基因在 IAA 诱导下主要在根尖和根系成熟区的中柱和皮层细胞表达; 而在接种 AM 真菌的根系中主要在含有丛枝的皮层细胞中表达^[59]。最近本实验室在烟草中克隆到该基因的直系同源基因 *NtGH3.4*, 在烟草中超表达该基因能够显著降低转基因植株根系中自由态 IAA 的含量, 并抑制 AM 真菌对烟草根系的侵染, 导致大量发育不完全或畸形的丛枝出现 (未发表数据)。在番茄、水稻与苜蓿中超表达一个调控生长素受体 TIR1 和 AFB 的 *miR393* 能够显著降低 AM 真菌侵染率, 并抑制菌丝在侵入细胞中的分枝, 从而产生发育不良或畸形的丛枝形态^[60]。这些结果表明了生长素在植物体内的动态平衡对于维持丛枝菌根的正常共生起到至关重要的作用。

植物中的各类激素虽然都可以独立行使其生物学功能, 但在调节植物的某一生长发育过程往往是

由多种激素协同作用完成^[33]。施加外源生长素被证实能够诱导豌豆、水稻和拟南芥中编码独脚金内酯合成途径的 *CCD7 (D17/MAX3)* 和 *CCD8 (D10/MAX4)* 的上调表达。Foo 等 (2013) 对一个生长素缺陷型豌豆突变体 *bsh* 生理功能的研究, 发现与野生型相比, *bsh* 突变体地上部和根系中的生长素浓度分别要低 15 倍和 3 倍。与之对应的是, *bsh* 突变体中独脚金内酯合成途径中 *CCD8* 的表达被抑制, 根系的分泌独脚金内酯显著降低, 其 AM 真菌侵染率和丛枝形成丰度也被受到显著抑制。外源施加独脚金内酯类似物只能够部分恢复 *bsh* 突变体的 AM 真菌侵染率, 揭示了生长素能够通过控制根系中独脚金内酯的水平对丛枝菌根共生形成的早期阶段进行调控^[61]。

2.3 赤霉素

赤霉素作为一种重要的植物内源激素广泛参与了植物生长发育以及应对生物和非生物胁迫的调控过程。早期曾有研究报道 AM 真菌能够产生赤霉素, 在被 AM 真菌侵染的植物根系中赤霉素会显著积累^[62]。基因芯片和定量表达结果分析显示, 番茄、苜蓿和水稻等植物中的一些与赤霉素合成相关或信号途径中的基因 (如赤霉素-3 β -双加氧酶编码基因 *GAGA3-ox*) 在丛枝菌根中被诱导上调表达^[53, 63]。赤霉素在植物体内的活性浓度受到合成和降解途径的协同调节。最近对一个豌豆赤霉素合成突变体 *na-1* 的丛枝菌根侵染指标统计发现, *na-1* 突变体丛枝菌根中的丛枝丰度较野生型增加 40%, 丛枝与根内菌丝的比例也要显著高于野生型^[67]。外源施加赤霉素能够显著抑制 WT 和突变体 *na-1* 中的丛枝形成丰度以及丛枝与根内菌丝的比例, 暗示了植物体内赤霉素信号能够负调控丛枝菌根共生。与此结论相一致的是, 外源施加赤霉素对豌豆、水稻和苜蓿等植物的丛枝菌根共生具有明显的抑制作用^[64-65]。

GRAS 转录因子家族的 DELLA 蛋白被认为处于赤霉素信号调控途径的中心位置。DELLA 蛋白能够负调控赤霉素信号, 在活性赤霉素存在条件下, DELLA 与赤霉素受体 GID1 发生互作, 并被泛素化途径降解, 进而激活赤霉素信号途径下游基因表达^[65]。最近对水稻、豌豆和苜蓿中 DELLA 介导的丛枝菌根共生效应的研究发现, 水稻 *DELLA* 突变体 *slr1*, 豌豆 *DELLA* 双突变体 *la/cry-s* 以及苜蓿双突变体 *della1/della2* 均表现出不同程度的丛枝菌根共生缺陷^[64-65, 67]。与野生型相比, 豌豆 *la/cry-s* 双突变体根系中只能形成较少的丛枝和根内菌丝。与此结果类似

的是,接种 AM 真菌的水稻 *slr1* 突变体,其根内菌丝和丛枝丰度也显著降低,但菌丝在根表形成附着枝并不受影响。在水稻中超表达 *SLR1/DELLA* 对丛枝菌根共生具有显著促进效应。水稻 DELLA 蛋白能够与另一个 GRAS 蛋白 DIP1 (DELLA Interacting Protein 1) 互作。DIP1 被证实又能够通过先前的报道的丛枝菌根共生信号途径中的 GRAS 转录因子 RAM1 相互作用参与对丛枝菌根共生的调控^[64]。苜蓿中存在三个 *DELLA* 基因,苜蓿双突变体 *della1/della2* 双突变体的丛枝菌根中几乎观察不到有丛枝形成,但与野生型以及豌豆和水稻 *DELLA* 的突变体相比,苜蓿 *della1/della2* 双突变体的根内菌丝在皮层中的生长并没有受到显著影响。令人意外的是, *MtDELLA1* 主要在维管组织和内皮层中表达,在被 AM 真菌菌丝侵染的细胞中表达很低,且丛枝菌根共生对其表达水平没有显著影响,暗示了 DELLA 对丛枝形成的影响可能是间接的。Floss 等 (2013) 将 *MtDELLA1* 蛋白的 DELLA 结构域缺失,使其失去对赤霉素响应而不被降解,但保留抑制赤霉素信号的功能域,创造了一个显性的赤霉素不敏感的 DELLA 突变基因 *della1-A18*。将该突变基因转入到 *della1/della2* 中可以恢复该双突变体丛枝菌根中丛枝的正常形成和发育。值得注意的是,苜蓿 *della1/della2* 双突变体中一些丛枝菌根共生信号途径 (图 2) 中的基因 (如 *NSP1* 和 *NSP2*) 的表达也显著下调。有意思的是,共生信号途径中 *CYCLOPS/IPD3* 功能的缺失也同样会导致菌丝能够侵入皮层,但丛枝形成受阻。将 *della1-A18* 通过 CaMV35S 组成型启动子驱动转入到苜蓿 *cyclops/ipd3* 突变体中也能够恢复该突变体丛枝菌根中的丛枝正常形成^[65]。这些结果暗示了 DELLA 蛋白不但可以通过调控赤霉素信号影响丛枝菌根共生,还可以参与到对丛枝菌根共生信号途径的调控。最近有研究还发现,水稻 DELLA/SLR1 能够与独角金内酯代谢途径中的 D14 互作,暗示了赤霉素和独角金内酯信号途径能够协同调控丛枝菌根的共生^[42]。

尽管此前大多数的研究报道都认为赤霉素对丛枝菌根共生具有负调控作用,而 Takeda 等 (2015) 的研究发现,赤霉素对于维持丛枝菌根共生具有多效性^[68]。一方面,外源施加赤霉素能够抑制 AM 真菌菌丝对宿主根系的侵入,并抑制丛枝菌根共生信号途径中两个 RAM 转录因子 (Reduced Arbuscular Mycorrhization) RAM1 和 RAM2 的表达 (RAM1 和 RAM2 被证实在菌丝对根系侵染和丛枝形成过程在起重要作用)。另一方面,抑制赤霉素的生物合成或

信号途径同样能够影响宿主根系的丛枝菌根发育。抑制赤霉素的生物合成能够降低根内菌丝的分枝,并抑制一个受丛枝菌根共生诱导、维持丛枝菌根正常共生所必需的枯草杆菌蛋白酶类似的丝氨酸蛋白酶基因 *SbtM1* (subtilisin-like serine protease1) 的表达水平。外源施加 GA 能够恢复根内菌丝在细胞中的分枝和 *SbtM1* 的表达水平,证明了植物根系内源赤霉素缺乏的信号也能够对丛枝菌根共生产生抑制效应。这些结果也暗示了赤霉素信号对丛枝菌根共生不仅具有负调控作用,也能够通过与丛枝菌根共生信号互作,对丛枝菌根共生起促进作用。

2.4 脱落酸

脱落酸作为关键的非生物胁迫信号,能够广泛参与植物的非生物胁迫反应。最近研究表明,脱落酸在 AM 真菌对植物的侵染过程中也起到非常重要的调控作用。大豆和玉米在形成丛枝菌根后其根系脱落酸含量会显著增加,但对于所增加的脱落酸究竟是来源于 AM 真菌还是宿主植物并不清楚^[48, 69]。对一个番茄脱落酸合成突变体 *sitiens* 的丛枝菌根侵染效应的研究发现,尽管在该突变体中还残留一定浓度的脱落酸,但该突变体根系的丛枝菌根侵染频率、侵染强度以及丛枝的发育和功能都受到显著降低^[70-71]。外源施加脱落酸可以恢复 *sitiens* 突变体丛枝菌根的正常发育。这些结果暗示了脱落酸在丛枝菌根共生过程中能够起到直接的正调控作用。有意思的是,虽然丛枝菌根和根瘤两个不同的共生系统能够共享部分信号调控途径,但研究发现脱落酸在根瘤发育过程中可能起负调控作用^[72]。由于番茄 *sitiens* 以及其它一些脱落酸缺失突变体 (如 *notabilis*) 或转基因材料中乙烯的合成能够被显著诱导增加,暗示了脱落酸还可以通过抑制乙烯信号途径间接参与丛枝菌根共生的调控过程^[73]。

最近对苜蓿脱落酸信号途径中一些相关基因的研究结果发现,脱落酸信号受体复合物 PP2A 中的一个亚基 PP2AB'1 既能够响应丛枝菌根共生信号,也能够响应外源脱落酸信号。表达分析显示, *PP2AB'1* 基因的表达水平与 AM 真菌侵染率具有较好的正相关性。在苜蓿中抑制该基因的表达或突变该基因能够显著降低 AM 真菌对苜蓿根系的侵入,但在被侵入的根段中根内菌丝和丛枝能够正常形成。外源施加脱落酸不能恢复 *pp2ab'1* 突变体的丛枝菌根共生缺陷,暗示了脱落酸介导的丛枝菌根共生的正调控效应依赖于 *PP2AB'1*^[74]。

2.5 茉莉酸

茉莉酸作为重要信号分子能够广泛参与植物的生长发育和应对胁迫(如损伤和病菌侵入)的系统性响应过程^[75]。早期研究报道, AM 真菌对大麦、苜蓿和黄瓜等植物根系的侵入能够诱导宿主根系内茉莉酸含量的增加^[48, 76–77]。一些茉莉酸合成相关基因(如丙二烯氧化合酶编码基因 *AOS* 和丙二烯氧化合酶编码基因 *AOC*) 也被发现能够在形成丛枝的细胞中特异性表达^[78]。但到目前为止, 对于茉莉酸是否能够直接调控丛枝菌根共生还没有定论。近年来一系列的研究发现, 外源施加茉莉酸或其衍生物对不同植物的丛枝菌根共生具有不同的调控效应, 其结果受到很多因素的影响, 其中包括茉莉酸的施加剂量、植物品种、接种时间和营养条件等。如 Regvar 等 (1996) 研究发现, 外源施加低浓度 (5 μM) 的茉莉酸对大蒜丛枝菌根共生有明显的促进效应^[79]; 而另一实验室发现, 施加高浓度 (0.05~5 mM) 的茉莉酸能够抑制早金莲和番木瓜根系的 AM 真菌侵染率^[80]。

此外, 多个实验室的研究结果显示, 通过胁迫或基因操作等手段改变植物内源茉莉酸的浓度能够显著影响丛枝菌根共生。Landgraf 等 (2012) 通过反复对苜蓿植株造成伤害增加其内源茉莉酸水平能够显著促进 AM 真菌对苜蓿根系的侵染效率^[81]。Isayenkov 等 (2005) 发现, 抑制苜蓿中茉莉酸合成途径中丙二烯氧化合酶编码基因 *AOC* 的表达, 能够显著降低转基因苜蓿植株中内源 JA 的浓度, 并推迟其丛枝菌根共生过程和抑制丛枝在丛枝菌根中的形成^[82], 暗示了茉莉酸在丛枝菌根共生过程中可能具有正调控效应。与此结论相一致的是, 番茄茉莉酸合成突变体 *spr2* 的 AM 真菌侵染率显著降低, 该缺陷能够被外源施加甲基茉莉酮酸酯恢复^[83]。但令人意外的是, Herrera-Medina 等 (2008) 发现番茄茉莉酸不敏感突变体 *jai-1* 与野生型相比却拥有更高的 AM 真菌侵染率, 并且外源施加甲基茉莉酮酸酯能够显著抑制野生型植株根系的 AM 真菌侵染率^[70]。

2.6 水杨酸、油菜素内酯、乙烯和细胞分裂素

水杨酸作为一种重要内源信号分子被证实能够协同调节植物的抗病防卫反应, 因此也被推测能够响应丛枝菌根共生过程^[84]。研究发现, AM 真菌对植物的侵入能够诱导水杨酸在宿主植物中短暂(侵染的早期阶段)积累^[85]。外源施加水杨酸到水稻根部不影响 AM 真菌在水稻根表形成附着枝, 但能延迟丛枝菌根的早期共生过程^[85]。Herrera-Medina 等 (2003) 研

究发现, 通过转基因途径抑制(超表达来源于细菌的水杨酸羟化酶)或增加(组成型表达水杨酸生物合成酶)烟草内源活性水杨酸的浓度能够显著影响 AM 真菌对烟草根系的侵染和丛枝菌根共生^[86]。有意思的是, 在接种 *G. intraradices* 菌种条件下, 转基因植物内源活性 SA 浓度与根系侵染率和丛枝形成丰度呈显著的负相关效应; 而在接种 *G. intraradices* 菌种条件下, 转基因植物内源活性水杨酸浓度的改变能够影响 AM 真菌对根系的侵染进度, 但并不影响最终的根系侵染率和侵染强度^[86]。由于缺乏更多的与水杨酸合成或响应相关的突变体的实验证据, 对于植物内源水杨酸水平与丛枝菌根共生的因果关系还有待进一步确定。

油菜素内酯几乎能够 and 所有植物激素互作, 并协同调节植物的生长发育和应对各种生物和非生物胁迫的响应过程^[87]。但目前对于番茄油菜素甾醇是否能够参与响应和参与调控丛枝菌根共生的研究还相对较少。Foo 等 (2013) 对一个豌豆油菜素内酯合成缺陷突变体 *lkb* 的研究发现, 尽管该突变体中的油菜素甾醇浓度只有野生型中的一半, 但其根系 AM 真菌侵染率与野生型相比并没有显著差异^[67]。最近对番茄中一个油菜素内酯合成突变体 *d'* 的 AM 真菌侵染效应的研究发现, 接种 AM 真菌 (*R. irregularis*) 八周后, 该突变体根系的丛枝菌根侵染频率与野生型相比显著降低。该实验室还发现, 抑制番茄中的一个定位于环丛枝膜上的蔗糖转运体 *SISUT2* 表达能够显著促进 AM 真菌对番茄根系的侵染。通过酵母双杂交和双分子荧光互补技术证明 *SISUT2* 能够和油菜素内酯合成和信号途径中的两个蛋白 (*SIBAKL* 和 *SIMSBP1*) 互作, 暗示了 *SISUT2* 能够通过油菜素内酯介导的信号途径负调控植物的丛枝菌根共生过程^[88]。

通过对番茄乙烯过量产生突变体 *epinastic* 丛枝菌根侵染效应分析发现, 该突变体的根系丛枝菌根侵染强度受到显著抑制^[89–90]。Torres de Los Santos 等 (2011) 对另一个抑制番茄成熟突变体 *rin* (ripening inhibitor) 的丛枝菌根侵染效应分析发现, 与对照相比, 该突变体根系丛枝菌根侵染的各项指标(包括 AM 真菌侵染率、侵染强度和丛枝丰度)都显著增加, 暗示了乙烯对菌根共生具有负调控效应^[90]。由于 *RIN* 基因被鉴定为一个调控乙烯产生的 *MADS*-box 类型的转录因子, 暗示了番茄植物能够通过乙烯介导的 *RIN* 途经调控丛枝菌根共生过程。

早期的研究发现, 被 AM 真菌侵染的植物中的细胞分裂素浓度会显著上升, 但对于增加的细胞分

裂素究竟是由 AM 真菌产生还是由宿主植物应激产生并不清楚^[62, 91–92]。最近利用苜蓿细胞分裂素不敏感突变体 *cre1* 的研究结果表明, 细胞分裂素可能在丛枝菌根发育中不扮演重要作用^[93]。

综上所述, 尽管近年来对于植物激素响应和调控丛枝菌根共生的分子机制方面研究有了一定程度的进展, 但鉴于植物激素在植物体内的作用方式和其本身信号调控途径的复杂性, 目前的研究工作对于真正解析丛枝菌根共生过程中各种激素的作用地位以及相互之间存在的互作还有很长的路要走。本综述在此对各种激素参与丛枝菌根共生的互作效应作出总结 (表 1), 期望从事该研究领域的专家学者能够从中发掘和凝练更深层次的科学问题, 以促进该研究领域的更快发展。

3 结语

植物激素作为信号分子参与调控丛枝菌根的共生过程已成为丛枝菌根研究学者的共识。但由于植物体内激素的含量 (包括植物内源产生的和 AM 真菌产生的) 非常低, 且不同激素之间在调控植物的各种生理过程以及植物与微生物互作过程中存在着普遍的互作效应。因此, 对于激素如何调控丛枝菌根共生的研究也只是个开始。随着转基因技术和基因编辑技术 (如 Crispr/cas9 系统介导的基因敲除技术) 的快速发展, 我们相信在不久的将来, 通过对双子叶和单子叶菌根植物的转录组、蛋白质和代谢组数据的挖掘以及对菌根共生条件下激素合成、代谢和信号转导途径中相关基因进行系统性研究, 丛枝菌根

表 1 不同植物激素对丛枝菌根形成的影响

Table 1 Effect of different phytohormones on arbuscular mycorrhiza formation

激素 Phytohormone	实验材料 Plant material	实验处理 Treatment	实验现象 Phenomenon
独脚金内酯 Strigolactone	独脚金内酯合成/响应不敏感外运突变体 Outbound Mutants insensitive to biosynthesis /responses	接种 AM 真菌 AM fungi inoculation	抑制 AM 真菌感染与丛枝细胞形成 ^[39, 46] Repressing mycorrhizal infection rate and arbuscule formation
生长素 Auxin	野生型 (番茄) Tomato (Wide type)	外源施加低浓度 2, 4-D External application of low concentration of 2, 4-D	感染率增加, 丛枝丰度增加 ^[60] Increased mycorrhizal infection and arbuscule formation
		接种 AM 真菌 Inoculation of AM fungi	IAA 活性提高 ^[60] Higher IAA activity
	抑制生长素受体 TIR1 和 AFB 表达的转基因材料 Transgenic plants with repressed expression of auxin receptors TIR1 and AFB	接种 AM 真菌 AM fungi inoculation	抑制 AM 真菌感染与丛枝形成 ^[60] Repressing mycorrhizal infection and arbuscule formation
赤霉素 Gibberellin	水稻、苜蓿、烟草 (野生型) Rice, Medicago and Tobacco (Wide type)	外源施加赤霉素 Gibberellin external application	抑制 AM 真菌感染 ^[64–65] Repressing mycorrhizal infection
	<i>DELLA</i> 突变体 <i>DELLA</i> mutants	接种 AM 真菌 Inoculation of AM fungi	抑制 AM 真菌感染 ^[64, 65] Repressing mycorrhizal infection
脱落酸 Absciscic acid	番茄 (野生型) Tomato (Wide type)	外源施加低浓度脱落酸 Absciscic acid external application in low concentration	促进 AM 真菌感染 ^[72, 96] Increasing mycorrhizal infection
	脱羧酸合成以及信号传导突变体 Mutants with defection in absciscic acid biosynthesis and signal transduction	接种 AM 真菌 Inoculation of AM fungi	抑制 AM 真菌侵 ^[72–73, 96] Repressing mycorrhizal infection
茉莉酸 Jasmonic acid	大蒜 (野生型) Garlic (Wide type)	外源施加低浓度茉莉酸 External application of low concentration of jasmonate	促进 AM 真菌感染 ^[79] Increasing mycorrhizal infection
	茉莉酸合成突变体 Mutant with defection in jasmonic acid biosynthesis	接种 AM 真菌 Inoculation of AM fungi	推迟 AM 真菌感染 ^[85] Retarding mycorrhizal infection
油菜素内酯 Brassinolide	油菜素内酯合成突变体 Mutant with defection in brassinolide biosynthesis	接种 AM 真菌 Inoculation of AM fungi	抑制 AM 真菌侵 ^[88] Repressing mycorrhizal infection
乙烯 Ethylene	乙烯过量产生突变体 Mutants with over-production of ethylene	接种 AM 真菌 Inoculation of AM fungi	促进 AM 真菌感染 ^[89–90] Increasing mycorrhizal infection

共生中的众多科学问题, 比如激素信号与丛枝菌根共生信号的互作机制, 菌根共生信号途径在单子叶和双子叶植物中保守性, 以及与其它植物-微生物互作系统之间相关性等, 都将得到一一解析。

参 考 文 献:

- [1] Schöbeler A, Schwarzott D, Walker, C. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution[J]. *Mycological Research*, 2001, 105: 1413–1421.
- [2] Tisserant E, Malbreil M, Kuo A, *et al.* Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(50): 20117–20122.
- [3] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*(3rd ed)[M]. New York, London: Academic. 2008.
- [4] Remy W, Taylor T. N, Hass H, *et al.* Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1994, 91: 11841–11843.
- [5] Finlay R D. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extra radical mycelium[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59: 1115–1126.
- [6] Leigh J, Hodge A, Fitter A.H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material[J]. *New Phytologist*, 2009, 181: 199–207.
- [7] Kiers E T, Duhamel M, Beesetty Y, *et al.* Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis[J]. *Science*, 2011, 333: 880–882.
- [8] Fellbaum C R, Gachomo E.W, Beesetty Y, *et al.* Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109: 2666–2671.
- [9] Feng G, Zhang F.S. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to high accumulation of soluble sugars in roots[J]. *Mycorrhiza*, 2002, 12: 185–190.
- [10] Liu J, Maldonado-Mendoza I, Lopez-Meyer M, *et al.* Arbuscular mycorrhizal symbiosis is accompanied by local and systemic alterations in gene expression and an increase in disease resistance in the shoots[J]. *The Plant Journal*, 2007, 50: 529–544.
- [11] Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Nature*, 2005, 435: 824–827.
- [12] Besserer A, Puech-Pagès V, Kiefer P, *et al.* Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria[J]. *PLoS Biology*, 2006, 4: 1239–1247.
- [13] Maillet F, Poinot V, André O, *et al.* Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhizal[J]. *Nature*, 2011, 469: 58–63.
- [14] Genre A, Chabaud M, Balzergue C, *et al.* 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: 179–189.
- [15] Oldroyd G E. Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants[J]. *Nature Review. Microbiology*, 2013, 11(4): 252–63.
- [16] Harrison M J. Cellular programs for arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Current Opinion Plant Biology*, 2012, 15(6): 691–698.
- [17] Balestrini R, Bonfante P. Cell wall remodeling in mycorrhizal symbiosis: a way towards biotrophism[J]. *Front Plant Sci*, 2014, 4(5): 237.
- [18] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses[J]. *Nature Review Microbiology*, 2008, 6: 763–775.
- [19] Gobbato E, Marsh J F, Vernié T, *et al.* A GRAS-type transcription factor with a specific function in mycorrhizal signaling[J]. *Current Biology*, 2012, 22(23): 2236–2241.
- [20] Lauressergues D, Delaux P M, Formey D, *et al.* The microRNA miR171h modulates arbuscular mycorrhizal colonization of *Medicago truncatula* by targeting NSP2[J]. *The Plant Journal*, 2012, 72(3): 512–22.
- [21] Delaux P M, Bécard G, Combier J P. NSP1 is a component of the Myc signaling pathway[J]. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 59–65.
- [22] Takeda N, Tsuzuki S, Suzuki T, *et al.* CERBERUS and NSP1 of *Lotus japonicus* are common symbiosis genes that modulate arbuscular mycorrhiza development[J]. *Plant Cell Physiology*, 2013, 54(10): 1711–23.
- [23] Xue L, Cui H, Buer B, *et al.* Network of GRAS transcription factors involved in the control of arbuscule development in *Lotus japonicus*[J]. *Plant Physiology*, 2015, 167(3): 854–71.
- [24] Hause B, Fester T. Molecular and cell biology of arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Planta*, 2005, 221(2): 184–96.
- [25] Gutjahr C, Banba M, Croset V, *et al.* Arbuscular mycorrhiza-specific signaling in rice transcends the common symbiosis signaling pathway[J]. *Plant Cell*, 2008, 20(11): 2989–3005.
- [26] 袁志林, 陈连庆. 丛枝菌根共生体形成过程中的信号识别与转导机制[J]. *微生物学通报*, 2007, 34(1): 161–164.
- Yuan Z L, Chen L Q. The Mechanism of Signal Recognition and Transduction in the Establishment of Mycorrhizal Associations[J]. *Journal of Microbiology China*, 2007, 34(1): 161–164.
- [27] Chen C, Ané J M, Zhu H. OsIPD3, an ortholog of the *Medicago truncatula* DMI3 interacting protein IPD3, is required for mycorrhizal symbiosis in rice[J]. *New Phytologist*, 2008, 180: 311–315.
- [28] Hrabak E M, Chan C W M, Gribskov M. The Arabidopsis CDPK-SnRK super-family of protein kinases[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132: 666–680.
- [29] Harper JF, Harmon A. Plants, symbiosis and parasites: A calcium signaling connection[J]. *Nature Review Molecular Cell Biology*, 2005, 6: 555–566.
- [30] Seto Y, Kameoka H, Yamaguchi S, Kyoizuka J. Recent advances in strigolactone research: chemical and biological aspects[J]. *Plant Cell Physiology*, 2012, 53(11): 1843–53.
- [31] Humphrey A J, Beale M H. Strigol: biogenesis and physiological activity[J]. *Phytochemistry*, 2006, 67(7): 636–40.
- [32] Scheffknecht S, St-Arnaud M, Khaosaad T. An altered root exudation pattern through mycorrhization affecting microconidia germination of the highly specialized tomato pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (Fol) is not tomato specific but also occurs in Fol nonhost plants[J]. *Canadian Journal of Botany-revue Canadienne De Botanique*, 2007, 85(3): 347–351.
- [33] 陈彩艳, 邹军煌, 张淑英等. 独角金内酯能抑制植物的分枝并介导植物与丛枝真菌及寄生植物间的相互作用[J]. *中国科学C辑: 生命科学*

- 科学, 2009, 39(6): 525–533.
- [34] Kaló P, Gleason C, Edwards A, *et al.* Nodulation signaling in legumes requires NSP2, a member of the GRAS family of transcriptional regulators. *Science*, 2005, 308: 1786–1789.
 - [35] Smit P, Raedts J, Portyanko V, *et al.* NSP1 of the GRAS protein family is essential for rhizobial Nod factor-induced transcription. *Science*, 2005, 308: 1789–1791.
 - [36] Liu W, Kohlen W, Lillo A. Strigolactone biosynthesis in *Medicago truncatula* and rice requires the symbiotic GRAS-type transcription factors NSP1 and NSP2[J]. *Plant Cell*, 2011, 23(10): 3853–3865.
 - [37] Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer P B, *et al.* Strigolactone inhibition of shoot branching[J]. *Nature*, 2008, 455(7210): 189–194.
 - [38] Vogel J T, Walter M H, Giavalisco P, *et al.* SICCD7 controls strigolactone biosynthesis, shoot branching and mycorrhiza-induced apocarotenoid formation in tomato[J]. *The Plant Journal*, 2010, 61(2): 300–311.
 - [39] Foo E, Yoneyama K, Hugill C, *et al.* Strigolactones and the regulation of pea symbioses in response to nitrate and phosphate Deficiency[J]. *Molecular Plant*, 2013, 6: 76–87.
 - [40] Kretschmar T, Kohlen W, Sasse J, *et al.* A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signaling and branching[J]. *Nature*, 2012, 483: 341–344.
 - [41] Zhao J, Wang T, Wang M, *et al.* DWARF3 participates in an SCF complex and associates with DWARF14 to suppress rice shoot branching[J]. *Plant Cell Physiology*, 2014, 55(6): 1096–1099.
 - [42] Nakamura H, Xue Y L, Miyakawa T, *et al.* Molecular mechanism of strigolactone perception by DWARF14[J]. *Nature Communication*, 2013, 4: 2613.
 - [43] Zhou F, Lin Q, Zhu L, *et al.* D14-SCF(D3)-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signaling[J]. *Nature*, 2013, 504(7480): 406–410.
 - [44] Jiang L, Liu X, Xiong G, *et al.* DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice[J]. *Nature*, 2013, 504(7480): 401–405.
 - [45] Smith S M, Li J. Signalling and responses to strigolactones and karrikins[J]. *Current Opinion Plant Biology*, 2014, 21: 23–29.
 - [46] Yoshida S, Kameoka H, Tempo M, *et al.* The D3 F-box protein is a key component in host strigolactone responses essential for arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(4): 1208–1216.
 - [47] Fitze D, Wepning A, Kaldorf M, *et al.* Auxins in the development of an arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162: 1210–1219.
 - [48] Meixner C, Ludwig-Müller J, Miersch O, *et al.* Lack of mycorrhizal autoregulation and phytohormonal changes in the supernodulating soybean mutant nts1007[J]. *Planta*, 2005, 222: 709–715.
 - [49] Jentschel K, Thiel D, Rehn F, *et al.* Arbuscular mycorrhiza enhances auxin levels and alters auxin biosynthesis in *Tropaeolum majus* during early stages of colonization[J]. *Physiology Plantarum*, 2007, 129: 320–333.
 - [50] Kerstin J, Dorothee T, Frank R, *et al.* Arbuscular mycorrhiza enhances auxin levels and alters auxin biosynthesis in *Tropaeolum majus* during early stages of colonization[J]. *Physiology Plantarum*, 2007, 129: 320–333.
 - [51] James J C, Stephanie M S, Dora L, *et al.* The auxin conjugate hydrolase family of *Medicago truncatula* and their expression during the interaction with two symbionts[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2008, 27: 26–38.
 - [52] Meixner C, Vegvari G, Ludwig-Müller J, *et al.* Two defined alleles of the LRR receptor kinase GmNARK in supernodulating soybean govern differing autoregulation of mycorrhization[J]. *Physiology Plantarum*, 2007, 130: 261–270.
 - [53] Güimil S, Chang H.S, Zhu T, *et al.* Comparative transcriptomics of rice reveals an ancient pattern of response to microbial colonization[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102: 8066–8070.
 - [54] Fiorilli V, Catoni M, Miozzi L, *et al.* Global and cell-type gene expression profiles in tomato plants colonized by an arbuscular mycorrhizal fungus[J]. *New Phytologist*, 2009, 184: 975–987.
 - [55] Guether M, Balestrini R, Hannah M, *et al.* Genome-wide reprogramming of regulatory networks, transport, cell wall and membrane biogenesis during arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Lotus japonicus*[J]. *New Phytologist*, 2009a, 182(1): 200–212.
 - [56] Breuillin F, Schramm J, Hajirezaei M, *et al.* Phosphate systemically inhibits development of arbuscular mycorrhiza in *Petunia hybrida* and represses genes involved in mycorrhizal functioning[J]. *The Plant Journal*, 2010, 64(6): 1002–1017.
 - [57] Hogekamp C, Arndt D, Pereira P A, *et al.* Laser microdissection unravels cell-type-specific transcription in arbuscular mycorrhizal roots including CAAT-box transcription factor gene expression correlating with fungal contact and spread[J]. *Plant Physiology*, 2011, 157: 2023–2043.
 - [58] Gaude N, Bortfeld S, Duensing N, *et al.* Arbuscule-containing and non-colonized cortical cells of mycorrhizal roots undergo extensive and specific reprogramming during arbuscular mycorrhizal development[J]. *The Plant Journal*, 2012, 69: 510–528.
 - [59] Liao D, Chen X, Chen A, *et al.* The characterization of six auxin-induced tomato GH3 genes uncovers a member, SIGH3.4, strongly responsive to arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Plant Cell Physiology*, 2015, 56(4): 674–687.
 - [60] Etemadi M, Gutjahr C, Couzigou J M, *et al.* Auxin perception is required for arbuscule development in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(1): 281–292.
 - [61] Foo E. Auxin influences strigolactones in pea mycorrhizal symbiosis[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170: 523–528.
 - [62] Shaul-Keinan O, Gadkar V, Ginzberg I, *et al.* Hormone concentrations in tobacco roots change during arbuscular mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices*[J]. *New Phytologist*, 2002, 154: 501–507.
 - [63] Ortu G, Balestrini R, Pereira P A, *et al.* Plant genes related to gibberellin biosynthesis and signaling are differentially regulated during the early stages of AM fungal interactions[J]. *Molecular Plant*, 2012, 5(4): 951–954.
 - [64] Yu N, Luo D, Zhang X, *et al.* A DELLA protein complex controls the arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants[J]. *Cell Research*, 2014, 24(1): 130–133.
 - [65] Floss D S, Levy J.G, Lévesque-Tremblay V, *et al.* DELLA proteins regulate arbuscule formation in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, E5025–E5034.
 - [66] Harberd NP, Belfield E, Yasumura Y. The angiosperm gibberellin-

- GID1-DELLA growth regulatory mechanism: how an 'inhibitor' enables flexible response to fluctuating environments[J]. *Plant Cell*, 2009, 21: 1328–1339.
- [67] Foo E, Ross J J, Jones W T, *et al.* Plant hormones in arbuscular mycorrhizal symbioses: an emerging role for gibberellins[J]. *Annals of Botany*, 111(5): 769–79.
- [68] Takeda N, Handa Y, Tsuzuki S, *et al.* Gibberellins interfere with symbiosis signaling and gene expression and alter colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in *Lotus japonicus*[J]. *Plant Physiology*, 2015, 167(2): 545–57.
- [69] Danneberg G, Latus C, Zimmer W, *et al.* Influence of vesicular arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.)[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1992, 141:33–39.
- [70] Herrera-Medina M J, Tamayo M I, Vierheilig H, *et al.* The jasmonic acid signaling pathway restricts the development of the arbuscular mycorrhizal associations in tomato[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2008, 27: 221–230.
- [71] Harrison E, Burbidge A, Okyere J P, *et al.* Identification of the tomato ABA-deficient mutant sitiens as a member of the ABA-aldehyde oxidase gene family using genetic and genomic analysis[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2011, 64: 301–309.
- [72] Ding Y, Kalo P, Yendrek C, *et al.* Abscisic acid coordinates nod factor and cytokinin signaling during the regulation of nodulation in *Medicago truncatula*[J]. *Plant Cell*, 2008, 20(10): 2681–2695.
- [73] Martín-Rodríguez J Á, León-Morcillo R, Vierheilig H, *et al.* Ethylene-dependent/ethylene-independent ABA regulation of tomato plants colonized by arbuscular mycorrhiza fungi[J]. *New Phytologist*, 2011, 190(1): 193–205.
- [74] Charpentier M, Sun J, Wen J, *et al.* Abscisic acid promotion of arbuscular mycorrhizal colonization requires a component of the protein phosphatase 2A Complex[J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(4): 2077–2090.
- [75] Ballare, C L. Jasmonate-induced defenses: a tale of intelligence, collaborators and rascals[J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16: 249–257.
- [76] Hause B, Maier W, Miersch O, *et al.* Induction of jasmonate biosynthesis in arbuscular mycorrhizal Barley roots[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130: 1213–1220.
- [77] Stumpe M, Carsjens J-G, Stenzel I, *et al.* Lipid metabolism in arbuscular mycorrhizal roots of *Medicago truncatula*[J]. *Phytochemistry*, 2005, 66: 781–791.
- [78] Hause B, Maier W, Miersch O, *et al.* Induction of jasmonate biosynthesis in arbuscular mycorrhizal Barley root[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130: 1213–1220.
- [79] Regvar M, Gogala N, Zalar P. Effects of jasmonic acid on mycorrhizal allium sativum[J]. *New Phytologist*, 1996, 134(4): 703–707.
- [80] Ludwig-Müller J, R Bennett, J García-Garrido, *et al.* Reduced arbuscular mycorrhizal root colonization in *Tropaeolum majus* and *Carica papaya* after jasmonic acid application can not be attributed to increased glucosinolate[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2002, 159: 517–523.
- [81] Landgraf R, Schaarschmidt S, Hause B. Repeated leaf wounding alters the colonization of *Medicago truncatula* roots by beneficial and pathogenic microorganisms[J]. *Plant Cell Environment*, 2012, 35(7): 1344–1357.
- [82] Isayenkov S, Mrosk C, Stenzel I, *et al.* 2005. Suppression of allene oxide cyclase in hairy roots of *Medicago truncatula* reduces jasmonate levels and the degree of mycorrhization with *Glomus intraradices*[J]. *Plant Physiology*, 2005, 139: 1401–1410.
- [83] Tejeda-Sartorius M, de la Vega O M, Delano-Frier J P. Jasmonic acid influences mycorrhizal colonization in tomato plants by modifying the expression of genes involved in carbohydrate partitioning[J]. *Physiology Plantarum*, 2008, 133: 339–353.
- [84] Lu H. Dissection of salicylic acid-mediated defense signaling networks[J]. *Plant Signal Behavior*, 2009, 4: 713–717.
- [85] Blilou I, Ocampo J A, García-Garrido J M. Resistance of pea roots to endomycorrhizal fungus or *Rhizobium* correlates with enhanced levels of endogenous salicylic acid[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50: 1663–1668.
- [86] Herrera-Medina M J, Gagnon H, Piché Y, Ocampo J A, *et al.* Root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi is affected by the salicylic acid content of the plant[J]. *Plant Science*, 2003, 164: 993–998.
- [87] Vanstraelen M, Benková E. Hormonal interactions in the regulation of plant development[J]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22856461>, 2012, 28: 463–87.
- [88] Bitterlich M, Krügel U, Boldt-Burisch K, *et al.* The sucrose transporter SISUT2 from tomato interacts with brassinosteroid functioning and affects arbuscular mycorrhiza formation[J]. *The Plant Journal*, 2014, 78(5): 877–89.
- [89] Zsögön A, Lambais M R, Benedito V A, *et al.* Reduced arbuscular mycorrhizal colonization in tomato ethylene mutants[J]. *Scientia Agricola*, 2008, 65: 259–267.
- [90] Torres de Los Santos R, Vierheilig H, Ocampo J A, *et al.* Altered pattern of arbuscular mycorrhizal formation in tomato ethylene Mutants[J]. *Plant Signal Behavior*, 2011, 6: 755–758.
- [91] Allen M F, Moore T S, Christensen M. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. I. Cytokinin increases in the host plant[J]. *Canada Journal of Botany*, 1980, 58: 371–374.
- [92] Barker S J, Tagu D. The roles of auxins and cytokinins in mycorrhizal symbioses[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2000, 19: 144–154.
- [93] Plet J, Wasson A, Ariel F, *et al.* MtCRE1-dependent cytokinin signaling integrates bacterial and plant cues to coordinate symbiotic nodule organogenesis in *Medicago truncatula*[J]. *The Plant Journal*, 2011, 65: 622–633.
- [94] Hanlon M T, Coenen C. Genetic evidence for auxin involvement in arbuscular mycorrhiza initiation[J]. *New Phytologist*, 2010, 189: 701–709.
- [95] Gutjahr C, Parniske M. Cell and Developmental Biology of Arbuscular Mycorrhiza Symbiosis[J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2013, 29: 593–617.
- [96] Herrera-Medina M J, Steinkellner S, Vierheilig H, *et al.* Abscisic acid determines arbuscule development and functionality in the tomato arbuscular mycorrhizal[J]. *New Phytologist*, 2007, 175(3): 554–64.