

文章编号: 1000-5013(2012)03-0290-06

# 菌根共生体中植物信号物质的产生及其作用机制

卢静婵, 王明元, 姜攀, 曾理

(华侨大学 化工学院, 福建 厦门 361021)

**摘要:** 菌根是丛枝菌根真菌与宿主植物形成的互利共生体,在共生的不同阶段,植物产生一系列的信号物质如独脚金内酯、溶血磷脂酰胆碱、茉莉酸和水杨酸等.这些信号物质在植物与丛枝菌根真菌间相互识别、菌根形成、营养物质交换,以及植物防御反应诱导等方面发挥重要作用.文中探讨植物信号物质在丛枝菌根共生系统形成前后和病原体侵害的 3 个阶段可能的生理效应和作用机制,旨在为研究丛枝菌根真菌与植物信号物质的相互作用及其在农业生产和环境保护方面的应用提供依据.

**关键词:** 丛枝菌根真菌; 信号物质; 营养交换; 防御应答

**中图分类号:** Q 948.122.2

**文献标志码:** A

丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌是一类非常重要的土壤微生物,可与 80% 以上的陆生植物结合形成互惠共生体<sup>[1]</sup>. AM 真菌能够促进植物对土壤中矿质元素的吸收,同时植物为 AM 真菌提供必需的碳水化合物<sup>[2]</sup>. 在共生过程中,AM 真菌诱导植物分泌的信号物质发挥多种生理效应. AM 真菌接触植物根系之前,其菌丝能够识别植物根系分泌的“诱导菌丝分枝因子”,包括无机离子、气体分子、黏液和有机化合物等,诱导菌丝与植物发生物理接触进而形成 AM 共生体<sup>[3]</sup>. 与此同时,AM 真菌释放菌根形成因子(Myc 因子),能被宿主植物识别并诱导植物合成多种信号分子,从而引起植物一系列的生理生化反应<sup>[4]</sup>. 由此可见,在 AM 共生体的形成过程中,双方存在着信号分子识别和转换,从而引发一系列复杂的形态学和生理学变化,暗示 AM 共生是一个多方面参与并精细协调的信号事件<sup>[5]</sup>. 该类信号物质在植物菌根共生前后,及抵抗病原体方面具有非常重要的作用. 本文对植物信号物质在 3 个阶段(丛枝菌根形成前后和病原体侵害)可能的生理效应和作用机制进行探讨.

## 1 AM 共生系统形成前植物信号物质的产生及其作用机制

宿主植物根系产生的信号分子诱导 AM 真菌菌丝延伸并在根附近形成分枝,最后与植物根发生物理接触<sup>[3]</sup>. 此类信号分子来源于根系分泌物,由于结构成分复杂,还不能确定是哪种或哪几种化合物具有信号分子的作用,目前大多数研究主要集中于植物根系产生的次生代谢物<sup>[6]</sup>. 类黄酮曾被认为是一种植物信号物质,能促进或抑制 AM 真菌生长<sup>[7]</sup>,但有研究显示不能合成类黄酮的玉米突变体也能被 AM 真菌侵染,由此可知类黄酮并不是丛枝菌根形成所必需的化合物<sup>[8]</sup>.

“诱导菌丝分枝因子”始终未从根系分泌物中分离,直到 2005 年, Akiyama 等<sup>[9]</sup>从日本的百脉根(*Lotus japonicus*)分泌物中分离出一种倍半萜类内酯——独脚金内酯(Strigolactones),并证明其能够诱导 AM 真菌菌丝分枝. 独脚金内酯是通过内胡萝卜素途径合成的<sup>[10]</sup>,当 *Gigaspora rosea* 侵染含类胡萝卜素途径突变小麦和含类胡萝卜素途径抑制剂小麦时,两者的 AM 侵染率均降低,继续加入独脚金

**收稿日期:** 2011-11-12

**通信作者:** 王明元(1980-),男,副教授,主要从事园艺植物菌根共生理理的研究. E-mail: mywang@hqu.edu.cn.

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目(31101512);福建省自然科学基金资助项目(2011J01222);华侨大学基本科研业务费专项科研基金资助项目(JB-ZR1149)

内酯的类似物 GR24 后, 两者的 AM 侵染率均回到对照水平<sup>[11]</sup>. 但把 GR24 加入含 AM 真菌的非 AM 植物中, 仍不能出现 AM 侵染现象<sup>[12]</sup>. 由此可见, 独脚金内酯是植物与 AM 真菌联系的必需信号物质, 且不能提高非 AM 植物对 AM 真菌的敏感性.

Besserer 等<sup>[13]</sup>发现浓度低至  $10^{-13} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的独脚金内酯就能诱导 AM 真菌 *Gigaspora rosea* 细胞加快分裂速度. 处理 1 h 后, AM 真菌的线粒体数量增多, 形状和运动也发生明显改变, 表明独脚金内酯是通过激活线粒体来诱导 AM 真菌预共生生长<sup>[13]</sup>. 独脚金内酯不仅能被 AM 真菌识别, 还能刺激寄生植物如独角金和列当等的种子萌发<sup>[14]</sup>. AM 共生体形成后独脚金内酯的合成量会明显减少, 借此保护植物不受寄生植物侵染<sup>[15]</sup>.

独脚金内酯是 AM 真菌与植物之间特有的信号物质, 在其他真菌与植物的相互作用中没有发现类似信号事件. 目前, AM 共生体形成后植物分泌独脚金内酯的水平调节机制及独脚金内酯对植物营养物质如氮、磷分布的影响状况都尚不明确, 有待进一步研究<sup>[16]</sup>. 宿主根系分泌物中的信号物质远不止独脚金内酯这一种, 还有很多能被 AM 真菌识别的信号物质有待提取、分离和研究, 相信在不久的将来会有更多的信号物质被人们了解和利用.

## 2 AM 共生系统形成后植物信号物质的产生及其作用机制

AM 真菌菌丝与植物根系发生物理接触后在根表形成附着胞, 菌丝由附着胞进入根系组织, 沿着细胞间隙生长, 最后穿过皮层细胞壁分枝形成丛枝<sup>[17]</sup>. AM 共生系统形成后, 共生体双方被植物细胞膜形成的环丛枝膜和真菌质膜分隔, 并在这两种膜相互接触的界面进行信号和营养的互换<sup>[18]</sup>.

AM 植物的磷元素基本都是从该界面上交换获得. 磷是植物生长所必需的元素, 能保障植物各种代谢正常运转, 提高植物的抗寒性和抗旱性. 磷元素是以磷酸盐的形式被植物吸收. AM 植物除了用根毛吸收磷酸盐, 还可以借助 AM 真菌的根外菌丝吸收磷酸盐, 并将其迅速传递到根内菌丝及共生界面, 最后被植物细胞利用<sup>[19]</sup>. Smith 等<sup>[19]</sup>利用同位素示踪法, 在 AM 真菌 *Glomus intraradices*, *Glomus californicum*, *Gigaspora rosea* 分别与亚麻(*Linum usitatissimum* L. cv. *Linetta*)、番茄(*Lycopersicon esculentum* Miu. cv. *Rio-Grande*)、蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula* L. cv. *Jemalong*)形成的共生系统中加入  $^{33}\text{P}$  标记的磷酸盐, 结果显示被 *G. intraradices* 侵染的 3 种植物磷元素 100% 是通过菌根途径获得, 而接种另外两种真菌的植物并非完全通过菌根途径获得磷元素, 但较对照组磷元素质量分数都有所提高. 该实验表明 AM 植物能够通过菌根途径获得磷元素, 且不同的 AM 真菌与不同的宿主植物形成的共生体系通过该途径吸收磷元素的质量分数不同.

通过菌根途径获得磷元素需要高亲和磷转运蛋白如 StPT3 和 LePT4, 这些转运蛋白只出现在被 AM 真菌侵染的皮层细胞中<sup>[20-21]</sup>. 胞外菌丝识别宿主植物根系分泌的特殊信号物质后, 才能诱导植物根细胞中编码磷转运蛋白基因的表达. 为了弄清这种信号物质的成分, Drissner 等<sup>[22]</sup>通过实验发现: 从被 AM 真菌侵染的车前草(*Plantago lanceolata* L.) 根系分泌物中提取的磷脂能诱导菌根中转运蛋白基因的表达. 通过仪器检测得出这种起着信号作用的磷脂是溶血磷脂酰胆碱(lyso-phosphatidylcholine, LPC), 且在高磷条件下, 植物根系对 LPC 的敏感性降低, 菌根获磷途径受到抑制<sup>[23]</sup>. 由此可见, 土壤中磷元素的水平会影响 LPC 信号途径<sup>[24]</sup>.

LPC 的合成途径尚不明确, 研究显示其合成可能与真菌或宿主植物中的卵磷脂和磷脂酶  $\text{A}_2$  ( $\text{PLA}_2$ ) 有关. LPC 能在细胞中快速流动, 因此也可能作为细胞质的信使将信号向下游传递并激活细胞核内基因表达<sup>[25]</sup>.  $\text{PLA}_2$  活化催化底物产生的 LPC 高峰能引起一个液泡质子瞬态外流, 这样当胞质 pH 值达到一个酸性高峰点时会诱导合成植物抗毒素所需酶的表达<sup>[26]</sup>. 可见 LPC 在植物抗性反应中也起着信号传递作用.

LPC 在细胞中流动速度快且其信号途径依赖于植物磷元素水平, 使得在研究不同植物中 LPC 介导基因调控变得更困难和必需<sup>[27]</sup>. LPC 作为一种植物的信号物质调节着菌根植物对磷的吸收, 又能提高植物抗性, 使得植物在缺磷的环境下也能健康生长. 因此有必要对 LPC 的合成及其在共生系统中的信号作用进行更深入的探索, 使之能有助于人们对丛枝菌根的更深入了解.

3 植物病原体入侵 AM 植物时植物信号物质的产生及其作用机制

AM 植物受病原体侵害时除了自身的免疫系统发挥作用外,还能通过 AM 真菌激发防御信号以抵抗病原体<sup>[28]</sup>. 已有研究证明,AM 真菌能通过诱导植物体合成茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)提高植物的抗病性.

JA 及其衍生物通常称作茉莉酸类化合物,是与损伤相关的植物激素和信号分子,能够通过激发防御植物基因的表达,编码蛋白酶抑制剂、营养贮存蛋白、植物抗毒素合成酶、防御素等<sup>[29-30]</sup>,从而诱导植物的化学防御. AM 植物中积累的 JA 能调节编码植物次级代谢产物和防御蛋白相关酶基因的表达<sup>[31]</sup>. Kapoor<sup>[32]</sup>的研究发现:在番茄幼苗接种尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum* F. sp. *Lycopersici*)后,幼苗开始出现维管萎蔫并形成黄色斑块等症状,但 20 d 后再接种 AM 真菌 *Glomus macrocarpum* 或者 *Glomus fasciculatum*,病害程度分别降低了 75%和 78%. 接种 AM 真菌后,番茄幼苗的 JA 浓度是接种前的 9 倍. 表明:在抵抗病原体时,AM 植物中有明显的 JA 积累,高浓度的 JA 能降低植物的病害程度<sup>[32]</sup>.

丛枝菌根的形成也能提高植物叶表皮毛状体密度<sup>[33-34]</sup>. 毛状体是植物次级代谢产物的积累位点也是植物防御的重要结构<sup>[35]</sup>,因此毛状体密度的提高能加强 AM 植物的系统抗性. 植物 JA 的内源性水平提高能促进叶表面细胞形成毛状体<sup>[36]</sup>,可见 AM 植物能通过提高 JA 浓度来增强其物理防御.

JA 途径可能与胼胝质沉积相关. 有研究发现,当疫霉菌(*Phytophthora parasitica*)侵染番茄时,含丛枝的细胞会形成一道类似细胞壁的防线,这可能是胼胝质沉积的结果<sup>[37-38]</sup>. 由此可知,AM 植物还能通过 JA 影响细胞相关化合物的沉积来增强防御.

SA 也是植物抵抗病原体的参与者,它通过将病害信号传递到植物其他部分引起系统获得性抗性(SAR)<sup>[39]</sup>. 已有研究发现,SA 能诱导植物对病毒、真菌及细菌病害产生抗性,是植物产生过敏反应(HR)和 SAR 必不可少的内源信号物质<sup>[40]</sup>. AM 植物中的 SA 能显著激活植物防御系统、提高植物抗病性. Samia 等<sup>[41]</sup>在接种镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)的番茄中分别接种 AM 真菌、外施 SA 和接种 AM 真菌的同时外施 SA,结果经这 3 种方式处理的番茄病害程度均有减轻,其中接种 AM 真菌配合外施 SA 效果最佳. 可见,内源性 SA 和外源性 SA 处理都能增强植物的防卫反应机制.

像其他病原菌一样,AM 真菌也会被植物 SA 当作病原体被排斥,AM 共生体的形成会受到影响. 例如在烟草(*N. tabacum*)两种转基因植株 NahG 和 CSA 中分别接种 *Glomus intraradices* 或 *Glomus mosseae* 两种 AM 真菌,结果 SA 浓度水平低的 NahG 的真菌侵染速度比 SA 水平高的 CSA 快,但是两者的最终侵染率未受影响. 由此可知,SA 可能会延迟菌根的侵染,但对菌根的最大侵染值没有影响<sup>[42]</sup>. 也有实验发现,外源施加 SA 会抑制 AM 真菌对水稻的侵染初期,但不影响其附着胞的形成,可见 SA 对菌根形成可能只有间接的影响<sup>[43]</sup>. 植物是如何调节 SA 的浓度水平使其在抵抗病原体时保证 AM 真菌的正常侵染,这还有待进一步研究.

在识别病原体后,植物会分泌各种不同比例的信号物质如 SA,JA 等,这些信号物质引起的信号途径互相配合调节使植物做出最合适的防御反应<sup>[44]</sup>. 例如一些菌根会适当减少 SA 依赖性反应,并通过加强 JA 依赖性反应来补充防御能力<sup>[45]</sup>,可见菌根信号物质之间可能有着相互的联系共同影响植物的生长. 目前,研究主要集中于分析 JA 和 SA 信号传导在遗传学和植物药物治疗等方面的作用<sup>[46]</sup>,JA 和 SA 的研究为 AM 植物在抵抗病原体入侵保证植物健康生长发育方面提供重要依据. 在植物防御反应中还有其他信号物质发挥作用,如脱落酸、乙烯和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 等. 最近还有研究发现,植物从 AM 真菌中获得的糖类也可能是激活宿主植物防御反应的信号物质<sup>[47]</sup>. 不同信号物质的在加强植物抗性中的作用及新的信号物质的发现都值得深入探索.

4 展望

AM 植物在菌根系统形成前后和受病原体侵害 3 个过程都需要信号物质的传导激发相应的反应. 这些信号物质不仅在某一过程发挥主要作用,对其他的反应也有一定的影响,而且信号物质之间也存在着一定的协同作用. 对 AM 植物信号物质的深入研究,能为 AM 真菌在菌根的栽培和菌根应用方面提

供科学依据。如果在菌根应用中施加适当外源信号物质或是利用转基因技术改善信号物质内源水平,将可以提高菌根侵染率、缩短菌剂培育周期,使菌根得到更广泛的应用。

目前,AM 共生系统中的信号物质及其信号传导途径还处在研究的初级阶段,很多信号物质的作用机制和传导途径尚不明确。今后的研究可从以下 3 个方面开展。

1) 弄清各信号物质的合成途径,通过酶链式反应(PCR)、转基因等技术调节信号物质的种类及其合成量。

2) 利用同位素示踪法和突变体植株分析各信号物质诱导的基因表达产物在共生体中的作用。

3) 在生态水平上分析信号物质在植物间的桥梁作用。

一些新技术如高通量测序、基因芯片也陆续在菌根信号物质研究上发挥作用,随着菌根研究的不断深入,人们将逐渐认识 AM 共生系统的本质使其在实际生产中得到充分利用。

## 参考文献:

- [1] REMY W, TAYLOR T N, HAS 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(25): 11841-11843.
- [2] SMITH S E, READ D J. Mycorrhizal symbiosis[M]. San Diego: Academic Press, 1997.
- [3] BAIS H P, WEIR T L, PERRY L G, et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms[J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57: 233-266.
- [4] GIOVANETTI M, SBRANA C, AVIO L, et al. Differential hyphal morphogenesis in arbuscular mycorrhizal fungi during pre-infection stages[J]. New Phytologist, 1993, 125(3): 587-593.
- [5] 胡江, 孙淑斌, 徐国华. 植物中丛枝菌根形成的信号途径研究进展[J]. 植物学通报, 2007, 24(6): 703-713.
- [6] 朱先灿, 宋凤斌. 丛枝菌根共生的信号转导及其相关基因[J]. 生命科学研究, 2008, 12(2): 95-99.
- [7] BUEE M, ROSSIGNOL M, JAUNEAU A, et al. The pre-symbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2000, 13(6): 693-698.
- [8] BÉCARD G, TAYLOR L P, DOUDS D D, et al. Flavonoids are not necessary plant signals in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 1995, 8(2): 252-258.
- [9] AKIYAMA K, MATSUZAKI K, HAYASHI H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Nature, 2005, 435(7043): 824-827.
- [10] MATUSOVA R, RANI K, VERSTAPPEN F W A, et al. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanch* spp. are derived from the carotenoid pathway[J]. Plant Physiology, 2005, 139(2): 920-934.
- [11] GOMEZ-ROLDAN V, ROUX C, GIRARD D, et al. Strigolactones: Promising plant signals[J]. Plant Signaling & Behavior, 2007, 2(3): 163-165.
- [12] LLANE A, GARCIA-GARRIDO J M, SAMPEDRO I, et al. Strigolactones seem not to be involved in the nonsusceptibility of arbuscular mycorrhizal (AM) nonhost plants to AM fungi[J]. Botany-Botanique, 2011, 89(4): 285-288.
- [13] BESSERER A, PUECH-PAGES V, KIEFER P, et al. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria[J]. PLoS Biology, 2006, 4(7): 1239-1247.
- [14] BOUWMEESTER H J, ROUX C, LÓPEZ-RÁEZ J A, et al. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi[J]. Trends in Plant Science, 2007, 12(5): 224-230.
- [15] LOPEZ-RAEZ J A, CHARNIKHOVA T, FERNANDEZ I, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis decreases strigolactone production in tomato[J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168(3): 294-297.
- [16] GARCIA-GARRIDO J M, LENDZEMO V, CASTELLANOS-MORALES V, et al. Strigolactones, signals for parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Mycorrhiza, 2009, 19(7): 449-459.
- [17] HARRISON M J. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Annual Review of Microbiology, 2005, 59: 19-42.
- [18] HAUSE B, FESTER T. Molecular and cell biology of arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Planta, 2005, 221(2): 184-196.

- [19] SMITH S E, SMITH F A, JAKOBSEN I, et al. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses[J]. *Plant Physiology*, 2003, 133(1): 16-20.
- [20] RAUSCH C, DARAM P, BRUNNER S, et al. A phosphate transporter expressed in arbuscule-containing cells in potato[J]. *Nature*, 2001, 414(6862): 462-466.
- [21] NAGY R, KARANDASHOV V, CHAGUE V, et al. The characterization of novel mycorrhiza-specific phosphate transporters from *Lycopersicon esculentum* and *Solanum tuberosum* uncovers functional redundancy in symbiotic phosphate transport in solanaceous species[J]. *Plant Journal*, 2005, 42(2): 236-250.
- [22] DRISSNER D, KUNZE G, CALLEWAERT N, et al. Lyso-phosphatidylcholine is a signal in the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Science*, 2007, 318(5848): 265-268.
- [23] NAGY R, DRISSNER D, AMRHEIN N, et al. Mycorrhizal phosphate uptake pathway in tomato is phosphorus-repressible and transcriptionally regulated[J]. *New Phytologist*, 2009, 181(4): 950-959.
- [24] BUCHER M, WEGMUELLER S, DRISSNER D. Chasing the structures of small molecules in arbuscular mycorrhizal signaling[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(4): 500-507.
- [25] MUNNIK T. Phosphatidic acid: An emerging plant lipid second messenger[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(5): 227-233.
- [26] VIEHWEGER K, SCHWARTZE W, SCHUMANN B, et al. The G alpha protein controls a pH-dependent signal path to the induction of phytoalexin biosynthesis in *eschscholzia californica*[J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(6): 1510-1523.
- [27] 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.
- [28] KHAN M H, MEGHVANSI M K, VIPIN P, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi-induced signaling in plant defence against phytopathogens[J]. *Journal of Phytochemistry*, 2010, 2(7): 53-69.
- [29] DEVOTO A, TURNER J G. Jasmonate-regulated Arabidopsis stress signalling network[J]. *Physiologia Plantarum*, 2005, 123(2): 161-172.
- [30] LORENZO O, SOLANO R. Molecular players regulating the jasmonate signalling network[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8(5): 532-540.
- [31] HOHNJEK N, VIEWEG M F, PÜHLER A, et al. Overlaps in the transcriptional profiles of *Medicago truncatula* roots inoculated with two different *Glomus* fungi provide insights into the genetic program activated during arbuscular mycorrhiza[J]. *Plant Physiology*, 2005, 137(4): 1283-1301.
- [32] KAPOOR R. Induced resistance in mycorrhizal tomato is correlated to concentration of jasmonic acid[J]. *Online Journal of Biological Sciences*, 2008, 8(3): 49-56.
- [33] COPETTA A, LINGUA G, BERTA G. Effects of three AM fungi on growth, distribution of glandular hairs, and essential oil production in *Ocimum basilicum* L. var. *Genovese*[J]. *Mycorrhiza*, 2006, 16(7): 485-494.
- [34] KAPOOR R, CHAUDHARY V, BHATNAGAR A K. Effects of arbuscular mycorrhiza and phosphorus application on artemisinin concentration in *Artemisia annua* L. [J]. *Mycorrhiza*, 2006, 17(7): 581-587.
- [35] TRAW M B, DAWSON T E. Differential induction of trichomes by three herbivores of black mustard[J]. *Oecologia*, 2002, 131(4): 526-532.
- [36] TRAW M B, KIM J, ENRIGHT S, et al. Negative cross-talk between salicylate and jasmonate-mediated pathways in the wassilewskija ecotype of *arabidopsis thaliana*[J]. *Molecular Ecology*, 2003, 12(5): 1125-1135.
- [37] HAMIDUZZAMAN M M, JAKAB G, BARNAVON L, et al. Beta-aminobutyric acid-induced resistance against downy mildew in grapevine acts through the potentiation of callose formation and jasmonic acid signaling [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2005, 18(8): 819-829.
- [38] CORDIER C, POZO M J, BAREA J M, et al. Cell defense responses associated with localized and systemic resistance to phytophthora induced in tomato by an arbuscular mycorrhizal fungus[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1998, 11(9): 1017-1028.
- [39] LOAKE G, GRANT M. Salicylic acid in plant defence-the players and protagonists[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(5): 466-472.
- [40] MALAMY J, HENNING J, KLESSIG D F. Temperature depended induction of salicylic acid and its conjugated during the resistance responses to tobacco mosaic virus infection[J]. *The Plant Cell*, 1992, 4(3): 359-365.

[41] EL-KHALLAL S M. Induction and modulation of resistance in tomato plants against *Fusarium* wilt disease by bio-agent fungi (arbuscular mycorrhiza) and/or hormonal elicitors (jasmonic acid & salicylic acid); 1-changes in growth,some metabolic activities and endogenous hormones re-lated to defence mechanism[J]. Australian Journal of Basic and Applied Sciences,2007,1(4):691-705.

[42] MEDINA M J H,GAGNON H,PICHE Y,et al. Root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi is affected by the sali-cylic acid content of the plant[J]. Plant Science,2003,164(6):993-998.

[43] BLILOU I,OCAMPO J A,GARCiA-GARRIDO J M. Induction of Ltp (lipid transfer protein) and Pal (phenylala-nine ammonia-lyase) gene expression in rice roots colonized by the arbuscular mycorrrhizal fungus *Glomus mosseae* [J]. Journal of Experimental Botany,2000,51:1969-1977.

[44] POZO M J,AZCON-AGUILAR C. Unraveling mycorrhiza-induced resistance[J]. Current Opinion in Plant,2007,10(4):393-398.

[45] POZO M J,VAN LOON L C,PIETERSE C M J. Jasmonates-signals in plant-microbe interactions[J]. Journal Plant Growth Regulation,2004,23(3):211-222.

[46] GUTJAHR C,PASZKOWSKI U. Jasmonic acid and salicylic acid signaling in root-biotroph interactions[J]. Mole-cular Plant-Microbe Interactions,2009,22(7):763-772.

[47] CAMPOS-SORIANO L,SEGUNDO B S. New insights into the signaling pathways controlling defense gene ex-pression in rice roots during the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Plant Signaling & Behavior,2011,6(4):553-557.

## Functioning Mechanism of Plant Signal Substances Generated in Mycorrhizal Symbionts

LU Jing-chan, WANG Ming-yuan, JIANG Pan, ZENG Li

(College of Chemical Engineering, Huaqiao Univeisity, Xiamen 361021, China)

**Abstract:** Arbuscular mycorrhizals is a kind of mutulistic symbiosis which formed by plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. Signal substances such as strigolactones, jasmine acids (JA), salicylic acids (SA) and lyso-phosphatidyl-choline (LPC), are found in different symbiotic stages. The signal substances play an important role not only in the recognition, mycorrhiza formation and nutrient exchanges between AM fungi and host plant, but also in the induction of plant defense response. In the present study, we summarized the physiological effects and related functioning mechanism of the signals on three stages: before AM formation, after AM formation and upon pathogens attack, for the purpose of providing a basis for the further study of interaction between AM fungi and signals, as well as the mycorrhizal application in agricultural production and environmental protection.

**Keywords:** arbuscular mycorrhizal fungi; signal substances; nutrient exchanges; defense response

(责任编辑: 陈志贤      英文审校: 刘源岗)