

## 丛枝菌根共生建成的信号识别机制

侯时季 陈保冬 张莘\*

(中国科学院生态环境研究中心 城市与区域生态国家重点实验室 北京 100085)

**摘要:** 丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)共生是自然界中普遍存在的一种互惠共生现象,对促进土壤生态系统物质循环及维持生态系统稳定具有重要的意义。AM 共生体的建立需要 AM 真菌和宿主植物间一系列复杂的信号识别、交换和传导。本文总结近年来相关文献,从 AM 共生体形成前期及 AM 共生体形成期两个阶段,分别综述了信号物质的生物合成过程、调控过程及其作用机制,希望有助于进一步认识 AM 共生体建成过程,同时通过分析当前研究工作的不足及未来研究动向,期望推动相关研究工作。

**关键词:** 丛枝菌根真菌, 独角金内酯, 真菌因子, 信号识别

### Signal recognition mechanism in establishing arbuscular mycorrhiza symbiosis

HOU Shi-Ji CHEN Bao-Dong ZHANG Xin\*

(State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

**Abstract:** Arbuscular mycorrhiza (AM) symbiosis is one of the best known beneficial plant-microorganism associations widely distributed on earth. AM symbiosis plays a vital role in the material cycle of soil ecosystem and also in maintaining the stability of ecosystem. AM symbiosis establishment implies a signal recognition, exchange and transduction between both partners that leads to mutual recognition and development of symbiotic structures. This paper reviews the recent research progresses in signal recognition, exchange and transduction mechanism in the pre-establishment and establishment stages in AM symbiosis, aiming to clarify the signal recognition mechanism in the establishment of AM symbiosis. Furthermore, the review addresses the weaknesses in the current researches and also proposes future research needs.

**Keywords:** Arbuscular mycorrhiza fungi, Strigolactones, MyC factor, Signal recognition

**Foundation item:** Strategic Priority Research Program of Chinese Academy of Sciences (No. XDB15030102); National Natural Science Foundation of China (No. 41371264)

\*Corresponding author: Tel/Fax: 86-10-62842952; E-mail: xinzhang@rcees.ac.cn

Received: January 12, 2016; Accepted: March 24, 2016; Published online (www.cnki.net): April 08, 2016

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(No. XDB15030102); 国家自然科学基金项目(No. 41371264)

\*通讯作者: Tel/Fax: 86-10-62842952; E-mail: xinzhang@rcees.ac.cn

收稿日期: 2016-01-12; 接受日期: 2016-03-24; 优先数字出版日期(www.cnki.net): 2016-04-08

丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是一种专性活体营养型真菌,因其在宿主植物根系皮层内定殖并形成特殊的丛枝状结构而得名。AM共生是自然界中普遍存在的一种古老的互惠共生现象,是由AM真菌与绝大多数陆生植物根系形成的互惠共生体系,该共生现象可追溯到4亿年前<sup>[1]</sup>。在AM共生体系中,植物为AM真菌提供必需的碳水化合物化合物的同时,AM真菌能够促进植物对土壤中矿物质元素的吸收以及提高植物抵御生物胁迫及非生物胁迫的能力,此外AM共生体在促进生物圈物质循环以及维持生态系统稳定性具有重要的意义<sup>[2-10]</sup>。

AM共生体的建立依赖宿主植物与AM真菌两者间精确的“分子对话”,该过程发生在AM共生体形成前且一直作用到AM共生体形成<sup>[11]</sup>。该“分子对话”首先需要宿主植物和AM真菌分别释放信号物质并被对方特异性受体识别,进而引发AM真菌和宿主植物相应特异性基因的表达,从而调控AM共生体形成所需的特定受体蛋白及组织形态形成,通过建立一系列精确的分子调控机制最终完成该“分子对话”过程<sup>[12]</sup>。本文总结近年来相关文献,将AM共生建成过程分为AM共生体形成前期和AM共生体形成期两个阶段,分别对不同阶段的信号物质及相关基因的调控机制进行概括和讨论,以期加深人们对AM共生体建成过程中的信号识别及调节机制的认识,进而希望推动相关研究进展。

## 1 AM共生体形成前期

在AM共生体形成前阶段,即AM真菌还未接触到宿主植物根系时,AM真菌与宿主植物之间的相互识别主要依靠一些具有扩散作用的化学物质,其中有两类对共生形成至关重要的化学物质:独脚金内酯(Strigolactones, SLs)和AM真菌因子(MyC factor)<sup>[13-14]</sup>。

### 1.1 宿主植物发出的信号物质——独脚金内酯

在共生体形成前期,首先是宿主植物在根际区分泌特殊的信号物质——独脚金内酯,该信号物质可以被AM真菌特异性识别,不能被土壤中其他真菌如霉菌和土壤中的致病菌识别<sup>[15]</sup>。SLs可以促进

共生前期阶段AM真菌菌丝大量分枝萌发,并能促进AM真菌菌丝的生长和引导AM菌丝向植物根系分枝,使其接触到宿主植物根系<sup>[16-18]</sup>。

在最初非共生体时期,AM真菌的孢子可以自发地进行萌发,但该生理活动受AM真菌孢子碳储备量的限制,研究发现在AM真菌周围有宿主植物的存在的话,菌丝便会快速朝向宿主植物根系的方向进行生长分枝<sup>[19-20]</sup>。虽然其他化合物,例如黄酮类和氨基脂脂肪酸被报道也可以作为菌丝生长的刺激物<sup>[21-22]</sup>,但Vogel等<sup>[23]</sup>(2010)研究发现,将番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)中调控SLs合成的基因*SICCD7*敲除后,番茄不能被AM真菌侵染,随后Kohlen等<sup>[24]</sup>(2012)发现敲除调控SLs合成的基因*SICCD8*的番茄(*L. esculentum* Mill.)不能诱导AM真菌孢子萌发,表明SLs在AM真菌侵染宿主植物中的作用尤为重要。宿主植物在营养贫瘠以及逆境胁迫的情况下,植物分泌的SLs将会增加,以至于被更多的AM真菌所侵染<sup>[25-26]</sup>。

SLs是一种以类异戊二烯为基本单位的倍半萜烯化合物。通过对一系列多分枝隐性突变体的研究,SLs生物合成以及信号传导过程的分子机制已逐渐清晰<sup>[27]</sup>。Sorefan等<sup>[28]</sup>(2003)研究发现*MAX4*和*RMS1*是一对同源的双加氧酶调控基因,能促进豆科植物侧根形成;随后Booker等<sup>[29]</sup>(2004)发现一种类胡萝卜素裂解双加氧酶(Carotenoid cleavage dioxygenases, CCD) CCD7是SLs合成过程中所必需的一种双加氧酶,并发现其受基因*MAX3*的调控;此后Booker等<sup>[30]</sup>(2005)发现植物体内类胡萝卜素衍生物合成需要细胞色素单氧化酶P450蛋白家族的催化作用,并推测该蛋白家族受基因*MAX1*的调控;Snowden等<sup>[31]</sup>(2005)发现矮牵牛(*Petunia hybrida* Vilmorin)合成SLs需要经过CCD8的催化,Lin等<sup>[32]</sup>(2009)发现一种特异性铁合蛋白D27参与了水稻(*Oryza sativa*) SLs的合成,随后Waters等<sup>[33]</sup>(2012)发现水稻(*O. sativa*) D27的调控基因是*MAX1*;Czarnecki等<sup>[34]</sup>(2013)概括总结参与SLs合成过程的调控蛋白有4种:CCD7、CCD8、P450和D27,其

中调控 CCD7 的基因有 *MAX3*、*RMS5*、*D17/HTD1* 和 *DAD3*, 调控 CCD8 的基因有 *MAX4*、*RMS1*、*D10* 和 *DAD1*, 细胞色素 P450 单氧化酶受基因 *MAX1* 调控。此外, Liu 等<sup>[35]</sup>(2010)发现豆科 GRAS 型转录因子 NSP1 和 NSP2 突变体蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)均不能合成 SLs, 表明 NSP1 和 NSP2 是蒺藜苜蓿合成 SLs 所必需的蛋白酶, 同时他们发现突变体植物体内 *DWARF27* 基因表达受到抑制, 表明 *DWARF27* 基因在 SLs 合成过程中发挥重要作用。Delaux 等<sup>[36]</sup>(2013)研究也表明 NSP1 是豆科植物体内合成 SLs 所必需的蛋白酶。有关 SLs 在植物体内的识别及转导过程中的受体, 目前研究已经表明 F-box 富亮氨酸蛋白是 SLs 在植物体内的识别及转导过程中的重要部件, 该蛋白受基因 *MAX2/RMS4/D3* 的调控(SLs 合成及调控过程详见图 1)<sup>[37-40]</sup>。但是关于 AM 真菌接收宿主植物分泌的 SLs 的胞内接收器, 至今还没有被发现。

## 1.2 AM 真菌产生的信号物质——真菌(MyC)因子

在 AM 共生体形成中, 另外一种非常重要的物质是真菌(MyC)因子, 其类似于豆科植物的结瘤因子<sup>[41]</sup>。MyC 因子曾被描述成一种具有扩散性的信号物质, 有很长一段时期人们对 MyC 因子的化学本质几乎一无所知, 直到 Mailliet 等<sup>[41]</sup>(2011)研究发现 AM 真菌分泌的磺化和非磺化的简单脂质几丁糖(LCOs)混合物, 与根瘤菌分泌的结瘤因子具有相似的化学结构, 两者都是由 N-乙酰氨基葡萄糖为碳骨

架, 含有多种多样的辅基; 由于根瘤共生体比 AM 共生体晚出现大约 6 千万年, 所以 Mailliet 等认为根瘤菌结瘤因子是从 AM 真菌因子中进化而来的。随后, Genre 等<sup>[42]</sup>(2013)发现短链几丁质寡聚物(Short-chain chitin oligomers, COs)能引起与真菌因子相同的植物根系表皮细胞出现钙峰, 进而推测 MyC 因子是由 LCOs 和 COs 组成的混合物。

MyC 因子是由被激活的 AM 真菌所分泌的, 但目前仍不清楚是否该真菌因子是由 SLs 引发刺激的。宿主植物体内存在 MyC 因子受体, 目前已经在蒺藜苜蓿(*M. truncatula*)中发现 MyC 因子的受体为 MtNFP 和 MtLYK3<sup>[43-44]</sup>, 且有研究推测百脉根(*Lotus corniculatus* L.)的 MyC 因子受体为 LjNFR1 和 LjNFR5<sup>[45]</sup>。除豆科植物外, den 等<sup>[46]</sup>(2011)在非豆科植物榆科糙叶山黄麻(*Parasponia* sp.)中也发现了 MyC 的受体, 但在其他植物体内是否也存在 MyC 受体有待于进一步研究。MyC 因子可在 AM 真菌接触到宿主植物根系前诱导宿主植物与 AM 共生体形成的相关基因表达、诱导宿主植物侧根形成以及引发宿主植物根系细胞内  $Ca^{2+}$  振荡, 从而促进 AM 真菌成功入侵植物根系<sup>[47-49]</sup>, 调控过程详见图 2。Kosuta 等<sup>[50]</sup>(2003)发现 AM 真菌所释放的扩散性化学物质能通过诱导蒺藜苜蓿(*M. truncatula*) *MtENOD11* 基因表达促进侧根形成, 随后 Oláh 等<sup>[51]</sup>(2005)研究发现 MyC 因子促进蒺藜苜蓿(*M. truncatula*)侧根形成是通过受体样激酶

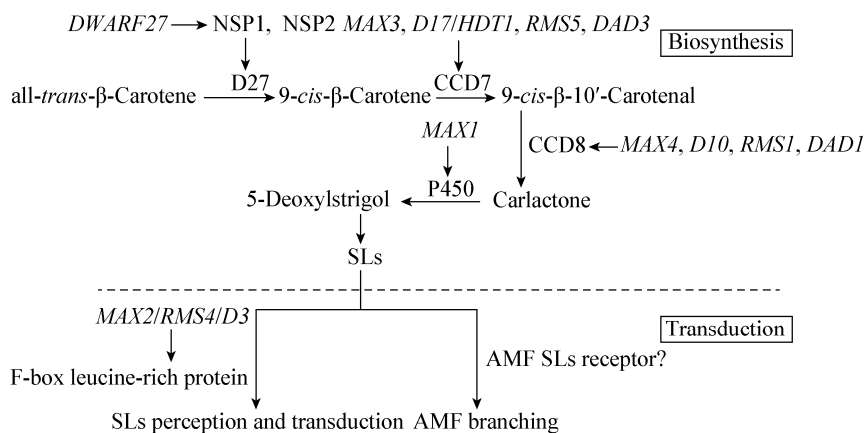


图 1 SLs 生物合成及识别与转导过程示意图

Figure 1 The schematic of SLs biosynthesis, recognition and transduction

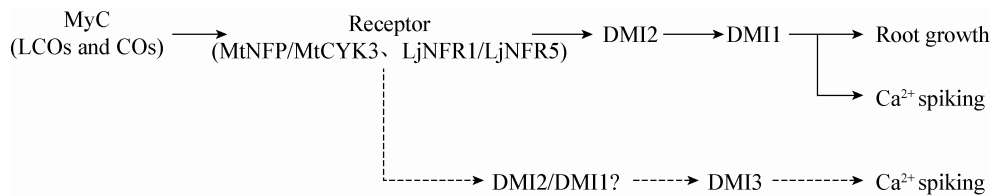


图2 MyC 因子被植物感知及其调控过程

Figure 2 The perception and regulation process of MyC factor in plant

(DMI2)/离子通道(DMI1)途径。MyC 因子除能诱导宿主植物侧根形成外, Kosuta 等<sup>[52]</sup>(2008)研究发现 MyC 因子还能引起宿主植物根系表皮细胞形成钙峰,该过程首先是通过 DMI2 直接或间接识别 MyC 因子并通过蛋白激酶域传递信号调控 DMI1 激活离子通道,进而引起  $\text{Ca}^{2+}$  振荡,研究发现敲除依赖钙调蛋白激酶(DMI3)转录基因后的突变株仍能被 MyC 因子引发根系表皮细胞出现  $\text{Ca}^{2+}$  振荡,表明该途径不依赖 DMI3。最近 Chabaud 等<sup>[53]</sup>(2011)研究发现, MyC 因子在通过 DMI2/DMI1 途径引起非豆科植物根系表皮细胞  $\text{Ca}^{2+}$  振荡后,激活了依赖钙调蛋白激酶(DMI3), DMI3 调控钙峰形成及响应  $\text{Ca}^{2+}$  振荡,表明在植物体内存在不同的感知 MyC 因子调节途径。有关宿主植物体内感知 MyC 因子的调控途径有待更多的研究来继续完善。

## 2 AM 共生体形成期

在 AM 共生体形成阶段, AM 真菌菌丝与宿主植物根系接触后受到根皮层细胞刺激形成附着胞,同时,植物根部细胞在感受到 MyC 后,植物根部皮层细胞通过重组细胞质骨架形成一种特殊的 AM 结构称为侵入前器官(Prepenetration apparatus, PPA),该结构包括许多 AM 真菌附着位点,附着胞在成功躲避宿主植物防御系统后可通过 PPA 的引导进入根系皮层细胞完成 AM 真菌入侵过程<sup>[12,54-55]</sup>。目前研究已证明,该过程调控途径与根瘤形成的调控途径相同称为通用共生(Symbiosis, SYM)途径<sup>[1,12]</sup>。

### 2.1 AM 附着胞与侵入前器官(Prepenetration apparatus, PPA)形成

在 AM 共生体形成期, AM 真菌与宿主植物接触且两者发生的生理形态变化高度同步,为人们探

究该阶段两者间的“分子对话”增加了难度<sup>[56]</sup>。目前研究发现在该过程需要两个重要“构件”:AM 真菌形成 AM 附着胞和宿主植物根部皮层细胞形成的 PPA。

AM 真菌在形成附着胞时,首先需要过表达  $\text{H}^+$ -ATP 酶的编码基因增强 ATP 酶的活性使细胞膜去极化,进而促进 AM 附着胞的形成<sup>[57]</sup>。AM 真菌在调节自身基因表达形成 AM 附着胞的同时,宿主植物的某些基因受信号物质的调控其表达量发生了改变,促进植物根部细胞形成 PPA<sup>[58-59]</sup>。Genre 等<sup>[54]</sup>(2005)研究发现共生调节途径 CSSP 突变株 *dmi2* 和 *dmi3* 不能形成 PPA,表明 PPA 的形成受 CSSP 途径调控。在 CSSP 途径中包含受体激酶、离子通道蛋白、钙调蛋白激酶(Calcium calmodulin-dependent protein kinase, CCaMK)、核孔复合蛋白、一种细胞核未知功能蛋白和转录因子,目前已经在滨豌豆(*Lathyrus japonicus*)和蒺藜苜蓿(*M. truncatula*)中发现该调控途径中的受体激酶分别是 SYMRK 和 DMI2,离子通道分别是 CASTOR/POLLUX 和 DMI1,细胞核未知功能蛋白分别是 CYCLOPS 和 IPD3,此外在滨豌豆(*L. japonicus*)中发现核孔复合蛋白为 NUP85/NUP135/NENA,在蒺藜苜蓿(*M. truncatula*)中发现转录因子为 NSP2<sup>[54,59]</sup>。

在附着胞和 PPA 形成过程中, MyC 因子仍发挥与 AM 共生体形成前阶段类似的作用,引发宿主植物胞内  $\text{Ca}^{2+}$  振荡,从而促进 AM 真菌和宿主植物相关组织形态发生改变<sup>[59]</sup>,其调控过程主要是宿主植物受体感知 MyC 因子后通过 DMI2/DMI1 途径引起植物根系表皮细胞  $\text{Ca}^{2+}$  振荡,进而促进 AM 真菌和宿主植物相关组织形态发生改变。尽管在 AM 共

生体的最初阶段, SLs 发挥着重要的作用, 但是至今还未完全清楚它们在随后的共生中发挥的重要角色。在该方面, 最近研究发现在豆科植物中 SLs 可以作为根部生长的调解因子<sup>[60]</sup>。根瘤菌共生体不同于 AM 共生体的是, SLs 不能作为共生体前期的识别因子, 而是作为根瘤菌共生体形成后调节根瘤数的调节因子<sup>[58,61]</sup>。这一发现表明 SLs 可能会涉及 AM 共生体的建立与维护阶段。目前 Brewer 等<sup>[62]</sup>(2013) 的研究已经表明 SLs 确实可以维持 AM 真菌在宿主植物根部细胞定殖的稳定性, 且 Kretzschmar 等<sup>[63]</sup>(2012) 发现在 AM 共生体形成期矮牵牛(*P. hybrida* Vilmorin) 可通过 ABC 蛋白转运 SLs, 进而调控 PPA 的形成。在该阶段, 有关 SLs 的作用还需要进一步的研究。

## 2.2 AM 附着胞成功躲避宿主植物的防御系统

AM 附着胞形成后开始入侵宿主植物根系, 而植物体内存在识别微生物分子成分受体(Microbe-associated molecular patterns, MAMPs), MAMPs 可以激发植物体内免疫反应(MAMP-triggered immunity, MTI), MTI 能够阻止微生物侵入植物, 经过 AM 真菌与宿主植物多年来的相互进化, AM 真菌能促使宿主植物 MTI 出现短暂的抑制, 进而使 AM 附着胞成功入侵宿主植物根系<sup>[64-65]</sup>。

Jones 和 Dangl<sup>[65]</sup>(2006) 研究发现, 在 AM 附着胞入侵宿主植物根系过程中, 调控 MTI 的相关基因出现短暂的下调现象, 表明该过程中植物体 MTI 出现短暂的抑制。随后, Jung 等<sup>[66]</sup>(2012) 发现该免疫过程的抑制与植物体内依赖茉莉酸(JA)调节途径有关。众多研究发现, 在 AM 附着胞入侵宿主植物根系时, 植物体内许多基因表达发生改变<sup>[67-68]</sup>。Breckenmacher 等<sup>[67]</sup>(2004) 通过抑制消减杂交(SSH) 技术发现, 在附着胞形成期, 宿主植物体内编码类萌发素蛋白、类 Nod26 蛋白以及其他 4 种未知功能蛋白的基因均出现上调趋势, 表明该 6 类蛋白在 AM 共生体形成期发挥着重要的作用, 这些蛋白调控基因的表达差异是否与 AM 附着胞成功躲避宿主植物的防御系统有关还有待进一步研究。近期

Kiirika 等<sup>[68]</sup>(2012) 在蒺藜苜蓿(*M. truncatula*) 中研究发现一类植物特异性小 G 蛋白 RAC/ROP, 该蛋白能激活 NADPH 氧化酶同系物 RBOH, 进而调节 AM 共生体形成期活性氧的活性, 但 AM 附着胞入侵宿主植物过程中植物 MTI 具体的调控过程目前还是个谜。

## 3 问题与展望

自菌根被发现以来, 其所具有的重要生态系统功能及其作用机制引起了国内外众多研究学者的广泛关注。随着分子生物学、细胞生物学和生物化学等学科技术手段的发展, AM 共生体建成的信号识别机制逐渐被人们发现, 但由于该过程所涉及的一系列信号物质及其作用机制的复杂性, 仍有许多问题有待解决。

### 3.1 AM 真菌 SLs 的胞内接收器

目前研究已揭示了 SLs 对 AM 共生体形成的重要作用, 且已发现植物体内 SLs 合成过程的调控蛋白有 6 种: NSP1、NSP2、CCD7、CCD8、P450 和 D27, 其中调控 CCD7 的基因有 *MAX3*、*RMS5*、*D17/HTD1* 和 *DAD3*, 调控 CCD8 的基因有 *MAX4*、*RMS1*、*D10* 和 *DAD1*, 细胞色素 P450 单氧化酶受基因 *MAX1* 调控<sup>[29-35]</sup>; 且已发现植物体内的 F-box 富亮氨酸蛋白是 SLs 识别及传导过程中的重要部件。虽然这些发现已探明 SLs 在植物体内的合成及传导过程, 但是对于 AM 真菌接收宿主植物分泌的 SLs 的胞内接收器, 至今还没有被发现。

### 3.2 植物体内感知 MyC 因子的调控途径

目前研究发现 MyC 因子是由 LCOs 和 COs 组成的混合物, 且 LCOs 和 COs 在植物体内所引发的调控途径不同, 分别是 MyC-LCOs 途径和 MyC-COs 途径<sup>[43]</sup>。由于豆科植物既能与根瘤菌形成根瘤, 又能与 AM 真菌形成 AM 共生体, 加之 AM 真菌分泌的磺化和非磺化的简单脂质几丁糖(LCOs) 混合物, 与根瘤菌分泌的结瘤因子具有相似的化学结构, 两者都是由 N-乙酰氨基葡萄糖为碳骨架, 含有多种多样的辅基<sup>[42]</sup>, 因此是否其体内感知 MyC 因子与感知结瘤因子的调控途径相同或是有共用的调控

位点有待于进一步研究。目前植物体内感知 MyC 因子的调控途径的研究是参照豆科植物感知结瘤因子的调控过程,且大多数研究均选用豆科植物作为受试植物,因此非豆科植物体内是否存在不同于豆科植物的调控途径还需更多的研究去揭示。

### 3.3 AM 附着胞侵入宿主植物过程中植物 MTI 具体的调控过程

在 AM 附着胞侵入宿主植物根系过程中,调控 MTI 的相关基因出现短暂的下调现象,表明该过程中植物 MTI 出现短暂的抑制,但当病原菌入侵植物根系时,植物 MTI 将会被激活<sup>[65]</sup>。是否该差异是由于植物体内存在不同的 MAMPs 进而调控不同的防御反应?这一直是个谜。而且有意思的是,当 AM 附着胞入侵植物后,宿主植物抵御病原菌的能力将会提高<sup>[5]</sup>,出现该现象的原因是由于植物体内存在不同的 MTI 途径,还是由于某些调控蛋白能瞬间感知 AM 真菌并能瞬时切换 MTI,这些问题有待于进一步研究探索。

### 参 考 文 献

- [1] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses[J]. Nature Reviews Microbiology, 2008, 6(10): 763-775
- [2] Smith SE, Smith FA, Jakobsen I. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses[J]. Plant Physiology, 2003, 133(1): 16-20
- [3] Wu SL, Zhang X, Sun YQ, et al. Transformation and immobilization of chromium by arbuscular mycorrhizal fungi as revealed by SEM-EDS, TEM-EDS, and XAFS[J]. Environmental Science & Technology, 2015, 49(24): 14036-14047
- [4] Wu SL, Zhang X, Chen BD, et al. Chromium immobilization by extraradical mycelium of arbuscular mycorrhiza contributes to plant chromium tolerance[J]. Environmental and Experimental Botany, 2016, 122: 10-18
- [5] Smith SE, Read D. Mycorrhizal Symbiosis[M]. 3rd Edition. San Diego: Academic Press, 2008: 148-158,174-175,182-186
- [6] Wu SL, Chen BD, Sun YQ, et al. Chromium resistance of dandelion (*Taraxacum platyepidum* Diels.) and bermudagrass (*Cynodon dactylon* [Linn.] Pers.) is enhanced by arbuscular mycorrhiza in Cr (VI)-contaminated soils[J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 2014, 33(9): 2105-2113
- [7] Zhang X, Chen BD, Ohtomo R. Mycorrhizal effects on growth, P uptake and Cd tolerance of the host plant vary among different AM fungal species[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2015, 61(2): 359-368
- [8] Schachtman DP, Reid RJ, Ayling SM. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell[J]. Plant Physiology, 1998, 116(2): 447-453
- [9] Zhang X, Ren BH, Wu SL, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences arsenic accumulation and speciation in *Medicago truncatula* L. in arsenic-contaminated soil[J]. Chemosphere, 2015, 119: 224-230
- [10] Zhang X, Wu SL, Ren BH, et al. Water management, rice varieties and mycorrhizal inoculation influence arsenic concentration and speciation in rice grains[J]. Mycorrhiza, 2015. DOI: 10.1007/s00572-015-0669-9
- [11] Bouwmeester HJ, Roux C, Lopez-Raez JA, et al. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi[J]. Trends in Plant Science, 2007, 12(5): 224-230
- [12] Bonfante P, Genre A. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis[J]. Nature Communications, 2010, 1: 48
- [13] Yoneyama K, Xie XN, Kusumoto D, et al. Nitrogen deficiency as well as phosphorus deficiency in sorghum promotes the production and exudation of 5-deoxystrigol, the host recognition signal for arbuscular mycorrhizal fungi and root parasites[J]. Planta, 2007, 227(1): 125-132
- [14] Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Nature, 2005, 435(7043): 824-827
- [15] Steinkellner S, Lenzemo V, Langer I, et al. Flavonoids and strigolactones in root exudates as signals in symbiotic and pathogenic plant-fungus interactions[J]. Molecules, 2007, 12(7): 1290-1306
- [16] Akiyama K, Ogasawara S, Ito S, et al. Structural requirements of strigolactones for hyphal branching in AM fungi[J]. Plant and Cell Physiology, 2010, 51(7): 1104-1117
- [17] Foo E, Yoneyama K, Hugill CJ, et al. Strigolactones and the regulation of pea symbioses in response to nitrate and phosphate deficiency[J]. Molecular Plant, 2013, 6(1): 76-87
- [18] Sbrana C, Giovannetti M. Chemotropism in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*[J]. Mycorrhiza, 2005, 15(7): 539-545
- [19] López-Ráez JA, Bouwmeester H, Pozo MJ. Communication in the rhizosphere, a target for pest management[A]//Lichtfouse E. Agroecology and Strategies for Climate Change[M]. Netherlands: Springer, 2012: 109-133
- [20] Parniske M. Plant-fungal associations: cue for the branching connection[J]. Nature, 2005, 435(7043): 750-751
- [21] Nagahashi G, Douds Jr DD. The effects of hydroxy fatty acids on the hyphal branching of germinated spores of AM fungi[J]. Fungal Biology, 2011, 115(4/5): 351-358
- [22] Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer PB, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching[J]. Nature, 2008, 455(7210): 189-194
- [23] Vogel JT, Walter MH, 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
- [24] Kohlen W, Charnikhova T, Lammers M, et al. The tomato *CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8 (SICCD8)* regulates rhizosphere signaling, plant architecture and affects reproductive development through strigolactone biosynthesis[J]. New Phytologist, 2012, 196(2): 535-547
- [25] López-Ráez JA, Charnikhova T, Gómez-Roldán V, et al. Tomato strigolactones are derived from carotenoids and their biosynthesis is promoted by phosphate starvation[J]. New Phytologist, 2008, 178(4): 863-874
- [26] Alder A, Jamil M, Marzorati M, et al. The path from  $\beta$ -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone[J]. Science, 2012, 335(6074): 1348-1351
- [27] Beveridge CA, Kyoizuka J. New genes in the strigolactone-related shoot branching pathway[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2010, 13(1): 34-39
- [28] Sorefan K, Booker J, Haurogné K, et al. *MAX4* and *RMS1* are orthologous dioxygenase-like genes that regulate shoot branching in *Arabidopsis* and pea[J]. Genes & Development, 2003, 17(12): 1469-1474
- [29] Booker J, Aldridge M, Wills S, et al. *MAX3/CCD7* is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule[J]. Current Biology, 2004, 14(14): 1232-1238
- [30] Booker J, Sieberer T, Wright W, et al. *MAX1* encodes a

- cytochrome P450 family member that acts downstream of *MAX3/4* to produce a carotenoid-derived branch-inhibiting hormone[J]. *Developmental Cell*, 2005, 8(3): 443-449
- [31] Snowden KC, Simkin AJ, Janssen BJ, et al. The *Decreased apical dominance1/Petunia hybrida CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8* gene affects branch production and plays a role in leaf senescence, root growth, and flower development[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(3): 746-759
- [32] Lin H, Wang RX, Qian Q, et al. DWARF27, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(5): 1512-1525
- [33] Waters MT, Brewer PB, Bussell JD, et al. The Arabidopsis ortholog of rice DWARF27 acts upstream of MAX1 in the control of plant development by strigolactones[J]. *Plant Physiology*, 2012, 159(3): 1073-1085
- [34] Czarniecki O, Yang J, Weston DJ, et al. A dual role of strigolactones in phosphate acquisition and utilization in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(4): 7681-7701
- [35] Liu W, Kohlen W, Lillo A, et al. Strigolactone biosynthesis in *Medicago truncatula* and rice requires the symbiotic GRAS-type transcription factors NSP1 and NSP2[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(10): 3853-3865
- [36] Delaux PM, Bécard G, Combiér JP. NSP1 is a component of the Myc signaling pathway[J]. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 59-65
- [37] Stirnberg P, van de Sande K, Leyser HMO. *MAX1* and *MAX2* control shoot lateral branching in *Arabidopsis*[J]. *Development*, 2002, 129(5): 1131-1141
- [38] Hamiaux C, Drummond RSM, Janssen BJ, et al. DAD2 is an  $\alpha/\beta$  hydrolase likely to be involved in the perception of the plant branching hormone, strigolactone[J]. *Current Biology*, 2012, 22(21): 2032-2036
- [39] Santner A, Estelle M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signalling[J]. *Nature*, 2009, 459(7250): 1071-1078
- [40] Yamazaki A, Hayashi M. Building the interaction interfaces: host responses upon infection with microorganisms[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 23: 132-139
- [41] Maillet F, Poinsot V, André O, et al. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza[J]. *Nature*, 2011, 469(7328): 58-63
- [42] 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[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(1): 190-202
- [43] Arrighi JF, Barre A, Amor BB, et al. The *Medicago truncatula* lysine motif-receptor-like kinase gene family includes *NFP* and new nodule-expressed genes[J]. *Plant Physiology*, 2006, 142(1): 265-279
- [44] Limpens E, Franken C, Smit P, et al. LysM domain receptor kinases regulating rhizobial Nod factor-induced infection[J]. *Science*, 2003, 302(5645): 630-633
- [45] Madsen EB, Madsen LH, Radutoiu S, et al. A receptor kinase gene of the LysM type is involved in legume perception of Rhizobial signals[J]. *Nature*, 2003, 425(6958): 637-640
- [46] den Camp RO, Streng A, de Mita S, et al. LysM-type mycorrhizal receptor recruited for rhizobium symbiosis in nonlegume *Parasponia*[J]. *Science*, 2011, 331(6019): 909-912
- [47] Radutoiu S, Madsen LH, Madsen EB, et al. Plant recognition of symbiotic bacteria requires two LysM receptor-like kinases[J]. *Nature*, 2003, 425(6958): 585-592
- [48] Czaja LF, Hogeckamp C, Lamm P, et al. Transcriptional responses toward diffusible signals from symbiotic microbes reveal *MtNFP*- and *MtDM3*-dependent reprogramming of host gene expression by arbuscular mycorrhizal fungal lipochitooligosaccharides[J]. *Plant Physiology*, 2012, 159(4): 1671-1685
- [49] Klopffholz S, Kuhn H, Requena N. A secreted fungal effector of *Glomus intraradices* promotes symbiotic biotrophy[J]. *Current Biology*, 2011, 21(14): 1204-1209
- [50] Kosuta S, Chabaud M, Lougnon G, et al. A diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific *MtENOD11* expression in roots of *Medicago truncatula*[J]. *Plant Physiology*, 2003, 131(3): 952-962
- [51] Oláh B, Brière C, Bécard G, et al. Nod factors and a diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi stimulate lateral root formation in *Medicago truncatula* via the DMI1/DMI2 signalling pathway[J]. *The Plant Journal*, 2005, 44(2): 195-207
- [52] Kosuta S, Hazledine S, Sun J, et al. Differential and chaotic calcium signatures in the symbiosis signaling pathway of legumes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(28): 9823-9828
- [53] Chabaud M, Genre A, Sieberer BJ, et al. Arbuscular mycorrhizal hyphopodia and germinated spore exudates trigger  $Ca^{2+}$  spiking in the legume and nonlegume root epidermis[J]. *New Phytologist*, 2011, 189(1): 347-355
- [54] Genre A, Chabaud M, Timmers T, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi elicit a novel intracellular apparatus in *Medicago truncatula* root epidermal cells before infection[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(12): 3489-3499
- [55] Weidmann S, Sanchez L, Descombin J, et al. Fungal elicitation of signal transduction-related plant genes precedes mycorrhiza establishment and requires the *dm3* gene in *Medicago truncatula*[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2004, 17(12): 1385-1393
- [56] Bonanomi A, Oetiker JH, Guggenheim R, et al. Arbuscular mycorrhiza in mini-mycorrhizotrons: first contact of *Medicago truncatula* roots with *Glomus intraradices* induces chalcone synthase[J]. *New Phytologist*, 2001, 150(3): 573-582
- [57] 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
- [58] Harrison MJ. Cellular programs for arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, 15(6): 691-698
- [59] Ruyter-Spira C, Al-Babili S, van Der Krol S, et al. The biology of strigolactones[J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(2): 72-83
- [60] Soto MJ, Fernández-Aparicio M, Castellanos-Morales V, et al. First indications for the involvement of strigolactones on nodule formation in alfalfa (*Medicago sativa*)[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(2): 383-385
- [61] Foo E, Davies NW. Strigolactones promote nodulation in pea[J]. *Planta*, 2011, 243(5): 1073-1081
- [62] Brewer PB, Koltai H, Beveridge CA. Diverse roles of strigolactones in plant development[J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(1): 18-28
- [63] Kretzschmar T, Kohlen W, Sasse J, et al. A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching[J]. *Nature*, 2012, 483(7389): 341-344
- [64] Aroca R, Ruiz-Lozano JM, Zamarréño ÁM, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170(1): 47-55
- [65] Jones JDG, Dangl JL. The plant immune system[J]. *Nature*, 2006, 444(7117): 323-329
- [66] Jung SC, Martínez-Medina A, López-Raéz JA, et al. Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2012, 38(6): 651-664
- [67] Brechenmacher L, Weidmann S, van Tuinen D, et al. Expression profiling of up-regulated plant and fungal genes in early and late stages of *Medicago truncatula*-*Glomus mosseae* interactions[J]. *Mycorrhiza*, 2004, 14(4): 253-262
- [68] Kiirika LM, Bergmann HF, Schikowsky C, et al. Silencing of the Rac1 GTPase *MtROP9* in *Medicago truncatula* stimulates early mycorrhizal and oomycete root colonizations but negatively affects rhizobial infection[J]. *Plant Physiology*, 2012, 159(1): 501-516