



丛枝菌根真菌脂类代谢对共生信号调控的响应和反馈

田磊^{1,2}, 李元敬^{1,2}, 田春杰^{1*}

¹ 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 黑土区农业生态重点实验室, 吉林 长春 130102

² 中国科学院大学研究生院, 北京 100049

摘要: 丛枝菌根(AM)真菌是自然生态系统中分布最为广泛的真菌之一, 在自然界物质循环和能量流动中发挥着重要作用。经过长期的协同进化, AM真菌和宿主植物之间形成了完美的互惠互利的共生关系, 而真菌的脂类代谢可能是揭示共生秘密的关键所在。本文综述了AM真菌脂类代谢在共生关系建立和维持中关键作用的最新研究进展, 重点探讨了AM真菌脂类代谢对共生信号调控的响应和反馈机制, 主要包括: AM真菌脂类存储和释放对共生和非共生状态的响应, 以及脂类代谢产物变化与共生营养传递之间的关系; 脂类分解过程在共生建立初期对信号分子调控发生的响应, 以及相应的物质转化和能量代谢; 菌根共生互惠互利关系维持中, 真菌脂类代谢与信号分子交流通道的相互渗透和影响。本文对于理解菌根共生机制, 促进菌根在生产中的应用具有促进作用。

关键词: 丛枝菌根真菌, 脂类代谢, 宿主植物, 共生信号调控

菌根(Mycorrhiza)是菌根真菌和宿主植物形成的共生体, 是世界上最为普遍存在的共生形式之一, 80%以上的陆生植物都有菌根^[1-4]。四亿多年的进化历史决定了菌根中蕴含着重要的遗传信息, 是揭示微生物和植物共生机制的活化石。同时, 分布在土壤中的大量菌丝, 可占据土壤微生物总生物量的四分之一以上, 作为植物吸收养分的重要途径之一, 在氮汇和碳汇方面发挥着至关重要的功能, 在生态系统的物质循环和能量流动中发挥着不可替代的作用^[5-9]。

丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是菌根真菌中分布最为广泛的类群, 也是当前在共生机制方面研究较为深入的类群^[10]。作为专性共生真菌, AM真菌不能脱离宿主植物而独立完成繁育的过程。AM共生体的建立需要宿主植物释放共生信号分子如独脚金内酯(Strigolactones, SLs), 诱导真菌菌丝的靠近并分泌相应的共生信号分子如Myc因子, 进而启动和激活宿主植物下游一系列共生事件的发生, 实现共生体的构建^[11-13]。

生命过程的本质是物质、能量的流动, 以及

基金项目: 中国科学院重点部署项目(KZZD-EW-TZ-16); 国家自然科学基金(31370144); 吉林省自然科学基金(20130101080JC, 20140101017JC); 中国科学院土壤专项(XDB15030103)

*通信作者: Tel: +86-431-85542315; Fax: +86-431-85542298; E-mail: tiancj@neigae.ac.cn

收稿日期: 2015-04-29; 修回日期: 2015-07-14; 网络出版时间: 2015-09-29

在流动过程中的各种信号网络的调控作用。在真菌中, 脂类是最重要的物质之一, 不仅是生物膜结构的主要构成成分, 同时在物质、能量的存储与释放、以及各种分子信号转导中发挥着重要作用^[14-15]。而脂类在AM真菌中的重要性尤为突出: AM真菌菌丝和孢子中脂类含量几乎可高达45%–72%, 含量会因生长时期而相应变化^[16]; 更进一步, 除了作为能量存储物质如脂酰甘油(Triacylglycerol, TAG)或细胞结构成分如磷脂(Phospholipids, PL)外, AM真菌的脂类代谢在植物和微生物的营养互换、共生体的建立及互惠互利关系的维持等方面也发挥着不可替代的作用^[13,17-19]。事实上, 关于菌根共生机制的探讨一直以来都是研究的热点和难点, 对共生信号作用机制的关注, 更多倾向于对信号本身功能和宿主植物调控的解析, 而关于真菌自身物质代谢特别是脂类代谢对共生信号的响应和反馈方面, 还需要深入探索。

近年来, AM真菌在生态系统物质循环和能量流动中的作用已成为研究热点^[6,20-23]。此外, AM真菌之间通过菌丝接触实现的遗传物质互换、真菌和宿主植物之间营养传输、以及菌根抗逆等方面也得到了广泛关注^[24-30]。AM共生机制的研究主要集中在微生物和宿主植物之间的养分交流、共生建立前期的信号分子及其功能、以及维持双方互惠互利关系的信号网络系统等几个方面^[31-33], 而与共生机制研究的几个方面紧密联系的AM真菌脂类代谢的研究进展及其面临的科学问题, 下面将详细阐述。

1 AM真菌脂类的存储、释放对共生及非共生状态的响应

AM真菌脂类的最终来源是植物光合作用固定的碳, 这意味着真菌脂类存储与释放过程实际上承担着真菌和宿主植物之间物质传输纽带的作用。在菌根共生体中, 真菌获得了植物光合作用

固定的碳, 作为互利条件会回馈给宿主植物所需的氮、磷、硫等元素。AM真菌的菌丝可以分为两部分, 一部分是蔓延在土壤中的根外菌丝(Extraradical mycelium, ERM), 另一部分是侵染、着生在宿主植物根部的根内菌丝(Intraradical mycelium, IRM)。由脂类在AM共生体中传输模型图(图1)可以看出, 首先, 碳以己糖(Hexose)形式由植物传输到IRM, 并在此形成中性脂类TAG, TAG被转运到ERM, 并在此作为能源物质储存起来, 或者经由脂肪酸(Fatty acid, FA)代谢途径分解释放能量供细胞利用, 同时有一部分将转化成PL用于构成新生菌丝和孢子的生物膜成分^[18,34-35]。脂类物质主要包含TAG、PL、糖脂(Glycolipid, GL)、固醇(Cholesterol, CH)以及固醇酯(Cholesterol ester, CHE)等化合物, AM真菌中的脂类最主要的是TAG和PL, 孢子中TAG含量占脂类化合物总量的80%–95%, 而PL的含量也可以达到3%–11%^[35], 两者相对比例的变化受环境中磷元素含量的影响, 当有大量的磷时, 真菌偏向于储存PL; 反之, 当磷较低时, 真菌更倾向于存储大量的中性脂类TAG^[8,36]。

真菌的ERM主要接受并存储来自IRM的TAG, 这也意味着真菌ERM和孢子中脂类的存储过程实际上是植物碳输入的过程; 相对来说, 脂类在ERM中的分解过程则更大程度上取决于真菌对共生状态的响应和反馈的过程^[37], 这一过程与能量释放、合成新的细胞结构成分、以及通过各种信号调控的耦合紧密联系^[13,17,37]。TAG在ERM中的消耗除了一部分将用于生成PL化合物构成生物膜结构外(见图1, ERM中蓝色箭头标注的TAG向PL转化部分), 还要被消耗释放能量以满足细胞生长需要, 而这个过程主要通过FA的 β -氧化过程释放乙酰辅酶A(Acyl-CoA), 并最终进入三羧酸循环(Tricarboxylic acid cycle, TCA)完成释放能量的过程。研究证实, AM真菌脂肪酸的分解会因有无宿主植物的存在而发生显著不同, 这意味着真菌

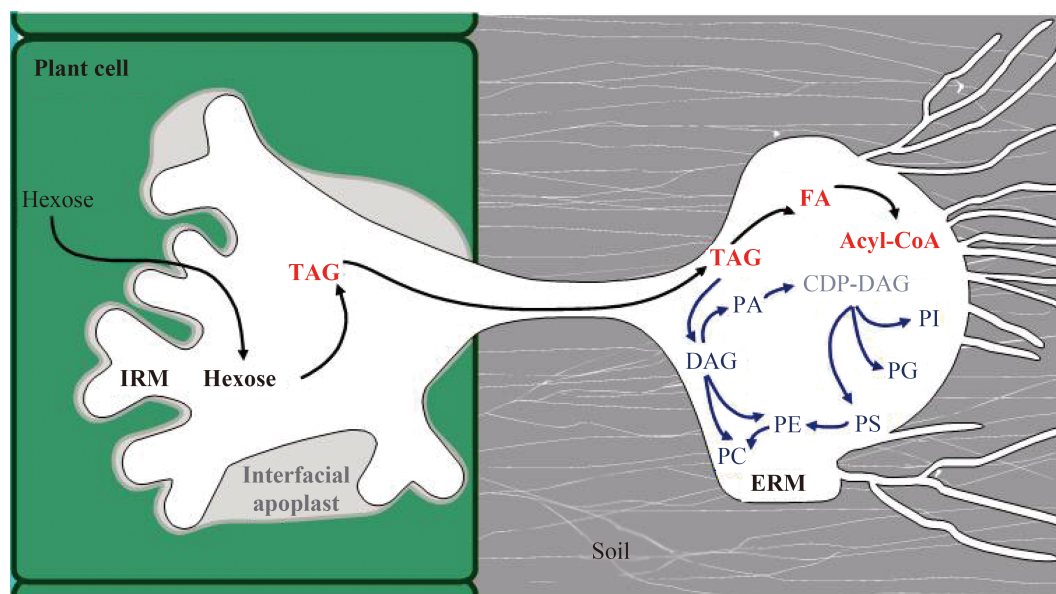


图 1. 脂类在AM真菌中运输、存储和释放模型^[41]

Figure 1. Model of lipid transportation, storage and release in AM fungi^[41]. IRM: intraradical mycelium; ERM: extraradical mycelium; TAG: triacylglycerol; FA: fatty acid; DAG: diacylglycerol; PA: phosphatidic acid; PC: phosphatidylcholine; PI: phosphatidylinositol; PG: phosphatidyl glycerol; PS: phosphatidylserine; PE: phosphatidyl ethanolamine; CDP-DAG: cardiolipin-diacylglycerol.

脂肪酸的存储和分解可能是揭示共生和非共生本质不同的关键^[38]。除了脂肪酸外，很多类型的脂类化合物的存储和积累与AM共生之间的联系也都显示了脂类代谢在共生机制中的重要作用^[8,37]。在其它真菌如酵母中，脂类代谢往往伴随着对逆境的适应过程，漫长的菌根共生进化历史不但决定了真菌和植物之间的营养交流是必要的，对逆境的适应也会左右着共生体的生存，甚至在某些环境下可能成为共生首要条件^[39-40]。因而可以推测，AM真菌脂类的存储和释放，与长期进化过程中形成的抗逆适应机制可能有着紧密的联系。AM真菌脂类的存储与释放过程对共生和非共生状态的响应存在着哪些本质的不同，这些不同究竟蕴含着对逆境适应的何种策略，正是阐述菌根共生机制需要回答的问题之一。随着AM真菌基因数据库资源的不断丰富，各种“组学”(Omics)的快速发展，从分子水平上给出解释已经具备了一定的条件。

2 共生建立前期AM真菌脂类代谢对共生信号分子调控的响应和反馈

AM共生建立的前期是指植物对真菌最初的信号诱导以及真菌对信号响应过程，进而是双方接触、真菌侵染根部形成丛枝状(Arbuscular)或伴有泡囊状(Vesicular)结构以及接下来的共生体构建后互惠互利关系的维持过程。前述中脂类在IRM和ERM中的流动实际上是共生关系维持中的真菌和植物之间的协调过程，这也意味着宿主植物可以在一定程度上通过调节碳的供应来实现对真菌脂类代谢的调控^[33-34,42]。而在共生建立前期，植物激素SLs等发挥信号诱导作用，来吸引真菌靠近并侵染根部，而真菌则通过分泌和释放Myc因子来响应和反馈植物信号分子的诱导，刺激植物启动下游共生信号系统，实现共生体的构建^[12,31,43]。SLs作为一类重要的植物激素，一直以来是关注的焦点，对其功能的阐述也不仅仅局限于共生方

面^[44]。而作为菌根共生研究中发现的最重要的信号分子之一, 围绕其信号转导途径的深入探索一直是共生机制研究中的重要内容, 只是当前的研究多集中在SLs作为宿主植物分泌的信号分子如何行使功能方面, 包括促进真菌分泌Myc因子、侵染、生长、以及启动植物下游调控事件的发生, 进而实现共生体的建立^[12,31]。而被忽略的是, SLs的功能可能是通过某种方式启动了真菌脂类反应来实现的, 这不但可以从SLs诱导的真菌Myc因子的化学结构与脂类的内在联系上得到一定支持^[13,15,45], Besserer、Streng、Tromas等的相关的研究证实了SLs的确可以在一定程度上诱导真菌脂类代谢的变化^[11,45-46]。AM真菌的严格共生性质, 导致了无法获得能够独立繁育的突变菌株, 在一定程度上限制了对其深入探索。真菌分泌的Myc因子的结构鉴定也仅仅是近年来的事情, 相关的合成途径及可能的调控因子还不十分清楚, 特别是其与AM真菌脂类代谢的内在联系还需要深入的探索^[45-47]。鉴于AM真菌脂类代谢对真菌自身生长发育的重要性, 以及脂类代谢在共生体中承担的物质传输的特殊地位, 理论上把共生前期信号分子的诱导作用和真菌脂类反应建立合理的联系是可能的。SLs诱导下AM真菌脂类代谢会发生哪些显著变化, 这些变化是否会影响真菌分泌的Myc因子的变化? 而真菌的脂类变化是不是也可以在一定程度上影响SLs的释放和功能? 鉴于AM真菌中, FA在物质存储、释放能量以及生成其它脂类化合物中的关键地位, 详细考察FA的分解代谢过程有助于回答上述问题。

3 共生维持中真菌脂类代谢与双方信号级联系统的耦合效应

AM共生体的建立及互惠互利共生关系的形成是由一系列的信号网络系统调控的, 除了建立前期的共生信号分子, 在共生关系的维持中还需

来自双方的其它信号通路的协调运作来完成交流的过程。其中的交流方式之一是双方养分的交换和调控, 这是基于真菌可以主动调节对宿主植物氮、磷等营养的供应来平衡从植物获得碳源的代价而实现的^[33]。除了养分互动外, 能够促进共生双方交流和谈判的, 还离不开某些信号级联系统, 而当前, 关于AM真菌和宿主植物的分子交流通道中, 丝裂原活化蛋白激酶(Mitogen-activated protein kinases, MAPKs)信号级联系统的功能研究是热点^[32,48]。与以往关于植物或者微生物MAPKs研究不同, AM共生体中的特殊性在于: 在双方的交流合作中, 真菌和植物的MAPKs在同时发挥作用, 特别强调的是, 两者之间的交流互动是保障共生互惠互利关系的基础^[32,48]。

无论是植物还是微生物的信号传递系统中, MAPKs信号级联系统是实现对环境变化(包括生物和非生物因素)反应的重要途径, 在胁迫应激、激素反应、细胞发育和分化等方面都发挥重要作用^[32,49-50]。MAPKs信号级联系统的组成和功能, 在微生物或是植物中的研究都较为深入, 包括植物对病原菌侵染的防御过程、以及病原菌对植物免疫系统的抵抗过程中的信号传递过程^[51-53]。然而, 针对AM共生体, 把植物和微生物双方的MAPKs建立交流通道, 探索双方如何相互响应、实现互动、共同行使功能的研究还处于探索初期。我们在菌根大豆抗旱研究中, 首次鉴定和分析了AM真菌中少部分MAPKs基因, 并把AM真菌和宿主植物的MAPKs途径耦合起来, 发现双方MAPKs信号网络的启动及交流过程, 既是营养传递的需要, 也是抗逆适应性建立的过程, 是AM互惠互利共生关系维持的重要方式之一, 而脂类代谢也渗透其中(见图2绿线部分)^[48]。在MAPKs信号级联系统的互动中, 来自膜上脂类分子的信号感应是反应的重要环节, 而整个网络运

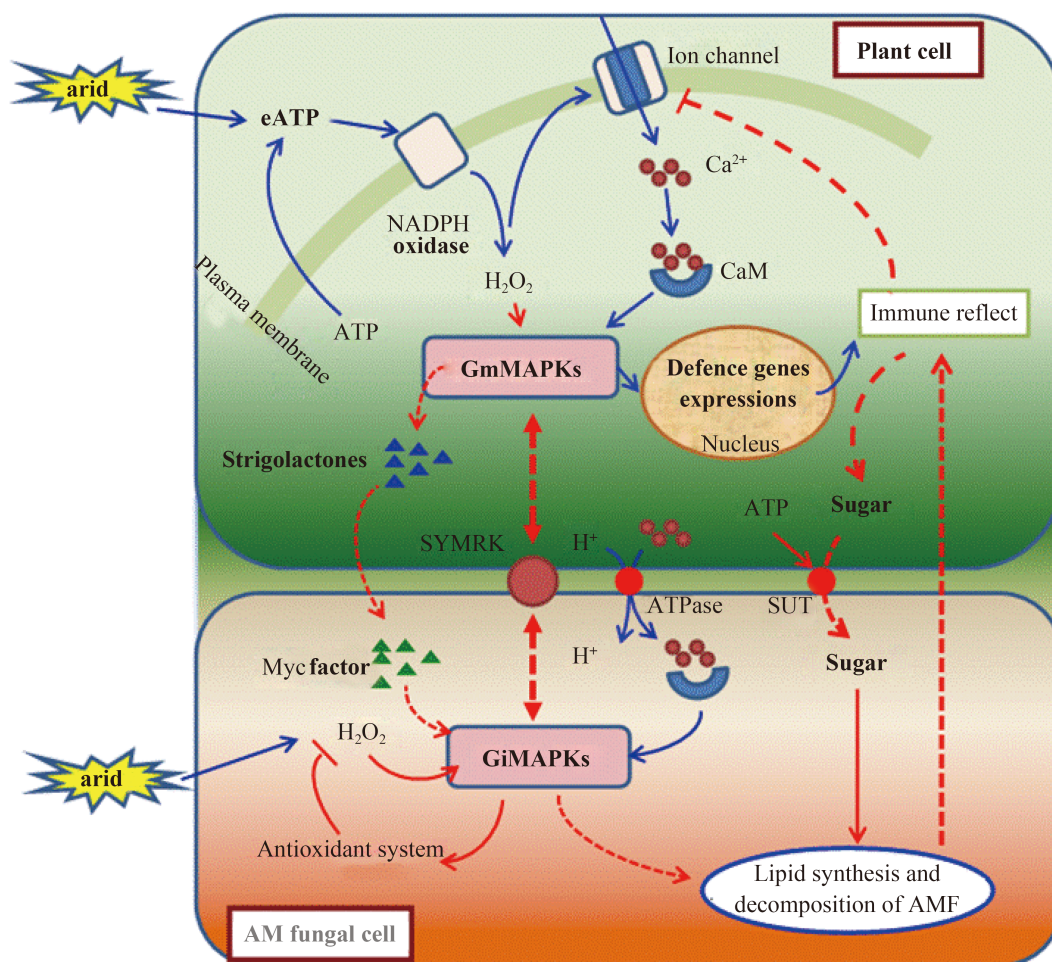


图 2. 干旱胁迫下AM真菌-大豆联合共生体MAPKs信号网络调控模型

Figure 2. Model of MAPKs signal transduction in AM fungi-*Glycine max* symbiont on the condition of drought stress. ATP: triphosadenine; eATP: extracellular triphosadenine; H_2O_2 : hydrogen peroxide; Ca^{2+} : calcium ion; CaM: calmodulin; GmMAPKs: *Glycine max* mitogen-activating protein kinases; GiMAPKs: AM fungi mitogen-activating protein kinases; SYMRK: symbiosis receptor kinase; SUT: sugar transporter.

作中所需的物质和能量，更是离不开脂类的分解过程。除此之外，还会有脂类化合物及其中间代谢产物可能作为调控信号在交流中发挥着作用^[31-32,34]。然而，需要阐明的是：在这样多级信号系统的双方互动中，AM真菌脂类代谢的变化对双方MAPKs信号系统的响应是否一致？这其中的反应程序和调控路径如何？逆境因子是如何影响这一响应过程的？这些问题(见图2红线部分)的回答将对于揭开AM真菌和宿主植物互惠互利共生关系的维持机制具有重要意义。

4 研究展望

丛枝菌根真菌在与植物体形成共生关系的同时，AM真菌脂类代谢过程是怎样与共生信号调控的响应和反馈方面的问题是未来研究的主要热点。其中，在以下三方面将是未来重点研究方向：AM真菌脂类存储和释放对共生和非共生状态会有不同响应主要表现在哪些方面，其中脂类化合物种类、数量的变化以及磷脂和中性脂类的比例变化以及这些变化与植物碳输入效率、逆境条件之间的关系；脂类的分解过程在共生建立前

期怎样对信号分子的调控发生积极响应, 进而调整物质转化和能量释放趋势, 其中SLs与Myc因子的相互诱导、中性脂类向磷脂的转化、以及脂肪酸分解途径基因表达、关键代谢产物、以及能量释放的不同; 共生互惠互利关系的维持是否需要分子交流通道, 如双方MAPKs信号级联系统的协调互作、逆境因子会能否促进交流深度、真菌的脂类代谢是不是交流过程的物质和能量载体、其中间代谢产物是否会作为信号调控分子发生作用等。

总之, 阐述AM真菌脂类代谢对共生信号的响应和反馈机制, 探讨脂类储存过程与共生状态之间、脂类分解过程与共生信号分子调控之间的内在联系, 并揭示共生双方交流通道MAPKs信号级联系统与脂类代谢的耦合效应及其对逆境的适应机制对于发展共生理论、促进菌根应用具有重要的理论和现实意义。

参考文献

- [1] Smith SE, Read DJ. Mycorrhizal symbiosis. New York: Academic Press, 2010.
- [2] Wang YT, Xin GR, Li SS. An overview of the updated classification system and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(3): 834–843. (in Chinese)
王宇涛, 辛国荣, 李韶山. 丛枝菌根真菌最新分类系统与物种多样性研究概况. *生态学报*, 2013, 33(3): 834–843.
- [3] Liu RJ, Jiao H, Li Y, Li M, Zhu XC. Research advances in species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(9): 2301–2307. (in Chinese)
刘润进, 焦惠, 李岩, 李敏, 朱新产. 丛枝菌根真菌物种多样性研究进展. *应用生态学报*, 2009, 20(9): 2301–2307.
- [4] Gai JP, Feng G, Li XL. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in field soils from North China. *Biodiversity Science*, 2004, 12(4): 435–440. (in Chinese)
盖京苹, 冯固, 李晓林. 我国北方农田土壤中AM真菌的多样性. *生物多样性*, 2004, 12(4): 435–440.
- [5] Babikova Z, Gilbert L, Bruce TJA, Birkett M, Caulfield JC, Woodcock C, Pickett JA, Johnson D. Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. *Ecology Letters*, 2013, 16(7): 835–843.
- [6] Johnson NC, Angelard C, Sanders IR, Kiers ET. Predicting community and ecosystem outcomes of mycorrhizal responses to global change. *Ecology Letters*, 2013, 16(S1): 140–153.
- [7] Li XL, Zhang JL, Gai JP, Cai XB, Christie P, Li XL. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi of sedges to soil aggregation along an altitudinal alpine grassland gradient on the Tibetan Plateau. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(8): 2841–2857.
- [8] van Aarle IM, Olsson PA. Fungal lipid accumulation and development of mycelial structures by two arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(11): 6762–6767.
- [9] Guo LD, Tian CJ. Progress of the function mycorrhizal fungi in the cycle of carbon and nitrogen. *Microbiology China*, 2013, 40(1): 158–171. (in Chinese)
郭良栋, 田春杰. 菌根真菌的碳氮循环功能研究进展. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 158–171.
- [10] Bonfante P, Genre A. Arbuscular mycorrhizal dialogues: do you speak ‘plantish’ or ‘fungish’? *Trends in Plant Science*, 2015, 20(3): 150–154.
- [11] Besserer A, Puech-Pagès V, Kiefer P, Gomez-Roldan V, Jauneau A, Roy S, Portais J-C, Roux C, Bécard G, Séjalon-Delmas N. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS Biology*, 2006, 4(7): e226.
- [12] Kohlen W, Charnikhova T, Liu Q, Bours R, Domagalska MA, Beguerie S, Verstappen F, Leyser O, Bouwmeester H, Ruyter-Spira C. Strigolactones are transported through the xylem and play a key role in shoot architectural response to phosphate deficiency in nonarbuscular mycorrhizal host *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2011, 155(2): 974–987.
- [13] Maillet F, Poinot V, André O, Puech-Pagès V, Haouy A, Gueunier M, Cromer L, Giraudet D, Formey D, Niebel A. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature*, 2011, 469(7328): 58–63.
- [14] Gao DF, Zeng JJ, Yu XC, Dong T, Chen SL. Improved lipid accumulation by morphology engineering of oleaginous fungus *Mortierella isabellina*. *Biotechnology and Bioengineering*, 2014, 111(9): 1758–1766.
- [15] Gough C, Cullimore J. Lipo-chitooligosaccharide signaling in

- endosymbiotic plant-microbe interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2011, 24(8): 867–878.
- [16] Bentivenga SP, Morton JB. Congruence of fatty acid methyl ester profiles and morphological characters of arbuscular mycorrhizal fungi in Gigasporaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93(11): 5659–5662.
- [17] Nagahashi G, Douds DD. The effects of hydroxy fatty acids on the hyphal branching of germinated spores of AM fungi. *Fungal Biology*, 2011, 115(4/5): 351–358.
- [18] Pfeffer PE, Douds DD, Bécard G, Shachar-Hill Y. Carbon uptake and the metabolism and transport of lipids in an arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiology*, 1999, 120(2): 587–598.
- [19] Xu GH, Fan XR, Miller AJ. Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 153–182.
- [20] Hu YJ, Rillig MC, Xiang D, Hao ZP, Chen BD. Changes of AM fungal abundance along environmental gradients in the arid and semi-arid grasslands of northern China. *PLoS One*, 2013, 8(2): e57593.
- [21] Lin XG, Feng YZ, Zhang HY, Chen RR, Wang JH, Zhang JB, Chu HY. Long-term balanced fertilization decreases arbuscular mycorrhizal fungal diversity in an arable soil in North China revealed by 454 pyrosequencing. *Environmental Science & Technology*, 2012, 46(11): 5764–5771.
- [22] Liu YJ, He JX, Shi GX, An LZ, Öpik M, Feng HY. Diverse communities of arbuscular mycorrhizal fungi inhabit sites with very high altitude in Tibet Plateau. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 78(2): 355–365.
- [23] Yuan YG, Tang JJ, Leng D, Hu SJ, Yong JWH, Chen X, Moora M. An invasive plant promotes its arbuscular mycorrhizal symbioses and competitiveness through its secondary metabolites: indirect evidence from activated carbon. *PLoS One*, 2014, 9(5): e97163.
- [24] den Bakker HC, VanKuren NW, Morton JB, Pawlowska TE. Clonality and recombination in the life history of an asexual arbuscular mycorrhizal fungus. *Molecular Biology and Evolution*, 2010, 27(11): 2474–2486.
- [25] Li T, Hu YJ, Hao ZP, Li H, Wang YS, Chen BD. First cloning and characterization of two functional aquaporin genes from an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*, 2013, 197(2): 617–630.
- [26] Qiao X, Bei SK, Li CJ, Dong Y, Li HG, Christie P, Zhang FS, Zhang JL. Enhancement of faba bean competitive ability by arbuscular mycorrhizal fungi is highly correlated with dynamic nutrient acquisition by competing wheat. *Scientific Reports*, 2015, 5: 8122.
- [27] Wang FY, Lin XG, Yin R. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and Cu uptake of *Elsholtzia splendens*. *Environmental Science*, 2006, 26(5): 174–180. (in Chinese)
王发园, 林先贵, 尹睿. 丛枝菌根真菌对海州香薷生长及其 Cu 吸收的影响. *环境科学*, 2006, 26(5): 174–180.
- [28] He XH, Duan YH, Chen YL, Xu MG. Mycorrhizal research in China (1949–2012): past, present and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 2012, 42(6): 431–454. (in Chinese)
何新华, 段英华, 陈应龙, 徐明岗. 中国菌根研究 60 年: 过去、现在和将来. *中国科学: 生命科学*, 2012, 42(6): 431–454.
- [29] Jin HR, Tian MM. Different forms of nitrogen utilization and effect of exogenous glucose on their metabolism in germinating spores of AM fungus. *Scientia Sinica Vitae*, 2010, 40(3): 239–249. (in Chinese)
金海如, 田萌萌. 丛枝菌根真菌萌发孢子利用不同氮素及外源葡萄糖对其代谢的影响. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(3): 239–249.
- [30] Zhao PJ, An F, Tang M. Effects of arbuscular mycorrhiza fungi on drought resistance of *Forsythia suspensa*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27(2): 396–399. (in Chinese)
赵平娟, 安锋, 唐明. 丛枝菌根真菌对连翘幼苗抗旱性的影响. *西北植物学报*, 2007, 27(2): 396–399.
- [31] Francia D, Chiltz A, Schiavo FL, Pugin A, Bonfante P, Cardinale F. AM fungal exudates activate MAP kinases in plant cells in dependence from cytosolic Ca^{2+} increase. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, 49(9): 963–969.
- [32] Hamel LP, Nicole MC, Duplessis S, Ellis BE. Mitogen-activated protein kinase signaling in plant-interacting fungi: distinct messages from conserved messengers. *The Plant Cell*, 2012, 24(4): 1327–1351.
- [33] Kiers ET, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah JA, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum CR, Kowalchuk GA, Hart MM, Bago A, Palmer TM, West SA, Vandenkoornhuysen P, Jansa J, Bücking H. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 2011, 333(6044): 880–882.
- [34] Bago B, Zipfel W, Williams RM, Jun J, Arreola R, Lammers PJ, Pfeffer PE, Shachar-Hill Y. Translocation and utilization of fungal storage lipid in the arbuscular mycorrhizal symbiosis.

- Plant Physiology*, 2002, 128(1): 108–124.
- [35] Calonne M, Fontaine J, Debiane D, Laruelle F, Grandmougin-Ferjani A, Sahraoui AL-H. The arbuscular mycorrhizal *Rhizophagus irregularis* activates storage lipid biosynthesis to cope with the benzo[a]pyrene oxidative stress. *Phytochemistry*, 2014, 97: 30–37.
- [36] Olsson PA, Baath E, Jakobsen I. Phosphorus effects on the mycelium and storage structures of an arbuscular mycorrhizal fungus as studied in the soil and roots by analysis of fatty acid signatures. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63(9): 3531–3538.
- [37] Trépanier M, Bécard G, Moutoglou P, Willemot C, Gagné S, Avis TJ, Rioux J-A. Dependence of arbuscular-mycorrhizal fungi on their plant host for palmitic acid synthesis. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(9): 5341–5347.
- [38] Bucher M. A novel lipid signal in the arbuscular mycorrhizal symbiosis within eyesight?. *New Phytologist*, 2010, 185(3): 593–595.
- [39] Estrada B, Aroca R, Maathuis FJM, BAREA JM, RUIZ-LOZANO JM. Arbuscular mycorrhizal fungi native from a Mediterranean saline area enhance maize tolerance to salinity through improved ion homeostasis. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(10): 1771–1782.
- [40] Song YY, Zeng RS, Xu JF, Li J, Shen X, Yihdego WG. Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks. *PLoS One*, 2010, 5(10): e13324.
- [41] Tian CJ, Kasiborski B, Koul R, Lammers PJ, Bücking H, Shachar-Hill Y. Regulation of the nitrogen transfer pathway in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: gene characterization and the coordination of expression with nitrogen flux. *Plant Physiology*, 2010, 153(3): 1175–1187.
- [42] Olsson PA, van Aarle IM, Gavito ME, Bengtson P, Bengtsson G. ¹³C incorporation into signature fatty acids as an assay for carbon allocation in arbuscular mycorrhiza. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(5): 2592–2599.
- [43] Foo E. Auxin influences strigolactones in pea mycorrhizal symbiosis. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170(5): 523–528.
- [44] de Saint Germain A, Bonhomme S, Boyer FD, Rameau C. Novel insights into strigolactone distribution and signalling. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16(5): 583–589.
- [45] Streng A, op den Camp R, Bisseling T, Geurts R. Evolutionary origin of rhizobium Nod factor signaling. *Plant Signaling & Behavior*, 2011, 6(10): 1510–1514.
- [46] Tromas A, Parizot B, Diagne N, Champion A, Hocher V, Cissoko M, Crabos A, Prodjinoto H, Lahouze B, Bogusz D. Heart of endosymbioses: transcriptomics reveals a conserved genetic program among arbuscular mycorrhizal, actinorhizal and legume-rhizobial symbioses. *PLoS One*, 2012, 7(9): e44742.
- [47] Stougaard J. Genetics and genomics of root symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 2001, 4(4): 328–335.
- [48] Liu ZL, Li YJ, Ma LN, Wei HC, Zhang JF, He XY, Tian CJ. Coordinated regulation of arbuscular mycorrhizal fungi and soybean MAPK pathway genes improved mycorrhizal soybean drought tolerance. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2015, 28(4): 408–419.
- [49] Neupane A, Nepal MP, Piya S, Subramanian S, Rohila JS, Reese RN, Benson BV. Identification, nomenclature, and evolutionary relationships of mitogen-activated protein kinase (MAPK) genes in soybean. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 2013, 9: 363–386.
- [50] Chen YF, Feng B, Zhao XM, Bai XF, Du YG. Progress of study on MAPK cascades of plant signal transduction. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(3): 357–365. (in Chinese) 陈娅斐, 冯斌, 赵小明, 白雪芳, 杜昱光. MAPK级联途径在植物信号转导中的研究进展. *植物学通报*, 2005, 22(3): 357–365.
- [51] Berriri S, Garcia AV, dit Frey NF, Rozhon W, Pateyron S, Leonhardt N, Montillet J-L, Leung J, Hirt H, Colcombet J. Constitutively active mitogen-activated protein kinase versions reveal functions of Arabidopsis MPK4 in pathogen defense signaling. *The Plant Cell*, 2012, 24(10): 4281–4293.
- [52] Kong Q, Qu N, Gao MH, Zhang ZB, Ding XJ, Yang F, Li YZ, Dong OX, Chen S, Li X, Zhang YL. The MEKK1-MKK1/MKK2-MPK4 kinase cascade negatively regulates immunity mediated by a mitogen-activated protein kinase kinase in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 2012, 24(5): 2225–2236.
- [53] Fan YS, Liu YC, Gu SQ, Gui XM, Dong JG. Mitogen activated protein kinase genes and its functions in phytopathogenic fungus. *Acta Microbiologica Sinica*, 2004, 44(4): 547–551. (in Chinese) 范永山, 刘颖超, 谷守芹, 桂秀梅, 董金皋. 植物病原真菌的 MAPK 基因及其功能. *微生物学报*, 2004, 44(4): 547–551.

Response of arbuscular mycorrhizal fungal lipid metabolism to symbiotic signals in mycorrhiza

Lei Tian^{1,2}, Yuanjing Li^{1,2}, Chunjie Tian^{1*}

¹ Key Laboratory of Molisols Agroecology, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, Jilin Province, China

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi play an important role in energy flow and nutrient cycling, besides their wide distribution in the ecosystem. With a long co-evolution, AM fungi and host plant have formed a symbiotic relationship, and fungal lipid metabolism may be the key point to find the symbiotic mechanism in arbuscular mycorrhiza. Here, we reviewed the most recent progress on the interaction between AM fungal lipid metabolism and symbiotic signaling networks, especially the response of AM fungal lipid metabolism to symbiotic signals. Furthermore, we discussed the response of AM fungal lipid storage and release to symbiotic or non-symbiotic status, and the correlation between fungal lipid metabolism and nutrient transfer in mycorrhiza. In addition, we explored the feedback of the lipolysis process to molecular signals during the establishment of symbiosis, and the corresponding material conversion and energy metabolism besides the crosstalk of fungal lipid metabolism and signaling networks. This review will help understand symbiotic mechanism of arbuscular mycorrhiza fungi and further application in ecosystem.

Keywords: Arbuscular mycorrhiza fungi, lipid metabolism, host plant, symbiotic signaling transduction

(本文责编: 李磊)

Supported by the Key Research Program of the Chinese Academy of Sciences (KZZD-EW-TZ-16), by the National Natural Science Foundation of China (31370144), by the National Science Foundation of Jilin Province (20130101080JC, 20140101017JC) and by the Soil Specific Project of Chinese Academy of Sciences (XDB15030103)

*Corresponding author. Tel: +86-431-85542315; Fax: +86-431-85542298; E-mail: tiancj@neigae.ac.cn

Received: 29 April 2015; Revised: 14 July 2015; Published online: 29 September 2015