

# 丛枝菌根真菌诱导植物信号物质研究进展

王彬<sup>1</sup> 张金政<sup>2</sup> 刘新<sup>3</sup> 李敏<sup>1</sup> 刘润进<sup>1\*</sup>

(1. 青岛农业大学菌根生物技术研究所 山东 青岛 266109)

(2. 青岛农业大学理学与信息科学学院 山东 青岛 266109)

(3. 青岛农业大学生命科学学院 山东 青岛 266109)

**摘要:** 丛枝菌根(AM)真菌侵染植物根系形成菌根共生体过程中能诱导植物合成多种信号物质,如水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)、类黄酮、一氧化氮(NO)和过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)等。这些信号分子的传导途径和作用机制备受关注。本文从 AM 真菌诱导植物信号物质的种类和数量入手,探讨这些信号分子在植物体内的传导途径、生理效应和可能的作用机制,旨在为研究 AM 真菌与植物之间的共生关系、功能与进化等提供依据。

**关键词:** 丛枝菌根真菌, 信号物质, 信号转导途径, 生理效应

## Recent Advances in the Study of Signal Substances in Plants Induced by Arbuscular Mycorrhizal Fungi

WANG Bin<sup>1</sup> ZHANG Jin-Zheng<sup>2</sup> LIU Xin<sup>3</sup> LI Min<sup>1</sup> LIU Run-Jin<sup>1\*</sup>

(1. Institute of Mycorrhizal Biotechnology, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China)

(2. College of Sciences and Information, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China)

(3. College of Life Sciences, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China)

**Abstract:** Many signal substances, such as salicylic acids (SA), jasmine acids (JA), flavonoids, NO, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, etc. in plants are induced by arbuscular mycorrhizal (AM) fungi which colonize plant roots. The signal movement pathways and function mechanisms of these signals have been paid more attention to in recent years. In this review, we firstly summed up the signal substance kinds and quantities in plants inoculated with AM fungi, then discussed the signal transduction pathway, physiological effects and the related functioning mechanism in mycorrhizal plants, in order to provide a basis for the further study symbiotic relationship and mechanisms between AM fungi and plants.

**Keywords:** Arbuscular mycorrhizal fungi, Signal substances, Signal transduction pathway, Physiological effects

丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)真菌属于菌物界球菌门球菌纲,是一类古老的、专性活体营养共生菌,早在数亿年前就与植物根系建立互惠共

生体,对植物的进化、分布、生长发育发挥着不可替代的作用。业已证实,AM真菌能够参与植物物质吸收、能量转化信息传递等多种植物生理过程<sup>[1]</sup>。

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 30871737); 青岛市自然科学基金项目(No. 08-1-3-20-jch)

\*通讯作者: Tel: 86-0532-88030113; 邮箱: liurj@qau.edu.cn

收稿日期: 2009-07-07; 接受日期: 2009-11-24

© 中国科学院微生物研究所期刊联合编辑部 <http://journals.im.ac.cn>

该真菌产生的菌根形成因子(Myc 因子)能诱导植物合成诸多信号分子,在 AM 真菌与植物相互识别和共生体发育过程中发挥多种生理效应<sup>[2-3]</sup>。宋福强和贾永曾对 AM 真菌-豆科植物-根瘤菌共生识别的信号转导过程进行了较全面的阐述<sup>[4]</sup>,他们认为在共生体形成的初始阶段,AM 真菌、寄主植物和根瘤菌之间存在的相互识别过程是共生体发育的关键环节之一,AM 真菌-豆科植物-根瘤菌的共生体初始识别信号研究主要集中在根瘤菌与寄主植物相互识别过程中所涉及到的信号物质。事实上,AM 真菌-植物共生体信号问题是一个十分复杂而重要的研究领域<sup>[5]</sup>,因为除了豆科植物之外,AM 真菌能侵染 380 个科的非豆科植物形成菌根,且对其所诱导植物所产生的信号物质类型及其传导途径、生理效应和作用机制等缺乏系统探讨。为此,本文系统评述了 AM 真菌诱导植物产生信号物质研究新进展,以期为进一步探索 AM 真菌与植物相互识别、共生体演化及其诱导的防御反应等方面奠定基础。

## 1 AM 真菌对植物信号物质的诱导

AM 真菌能诱导植物合成水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)、类黄酮、Ca<sup>2+</sup>信号、过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)等多种信号物质。

### 1.1 AM 真菌对 SA 的诱导

SA 是植物体内一种与逆境相关的重要信号分子,能够诱导植物产生系统获得性抗性。李海燕等<sup>[6]</sup>观察到山葡萄接种 AM 真菌后,与未接种相比,葡萄内源 SA 含量要高 10 倍左右。AM 真菌 *Glomus mossese* 侵染豌豆突变体的初期能够诱导自由态 SA 暂时积累<sup>[7]</sup>。但也有研究发现接种 *Glomus intraradices* 后,烟草植株内源 JA 和 SA 含量都保持不变,而乙烯的释放量有少量降低<sup>[8]</sup>。可见,不同 AM 真菌对不同寄主植物 SA 诱导特点存在差异,值得深入研究。

### 1.2 AM 真菌对 JA 的诱导

接种 AM 真菌能提高大麦、苜蓿、黄瓜、大豆等根部内源茉莉酸类物质含量,但增加幅度存在差异<sup>[9-11]</sup>。最近, Kapoor<sup>[12]</sup>报道,与接种病原菌(*Fusarium oxysporum* f. sp. *Lycopersici*)对照相比,接种 *Glomus macrocarpum* 或 *Glomus fasciculatum* 番茄茎叶中 JA 含量是前者的 9 倍。有证据表明,AM 真菌侵染植物过程中 JA 合成的关键酶能有效催化

JA 合成,当蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)接种 AM 真菌后,增强了根部 JA 主要合成酶丙二烯氧化环酶(AOC)的 cDNAs 表达、根中内源 JA 含量升高<sup>[13]</sup>。此外,AM 真菌侵染大麦过程中能先诱导 JA 合成前体腐胺和 4-香豆酸胍基丁酸酰胺的合成;并能促进大麦根系对糖类物质的吸收,从而引起根系渗透势的变化,促进茉莉酸类物质的积累<sup>[11,14]</sup>。这意味着 AM 真菌侵染过程中,通过诱导植物合成茉莉酸类物质的前体,随后形成茉莉酸类物质从而调节其侵染及其他生理效应。

### 1.3 AM 真菌对类黄酮物质的诱导

类黄酮物质是植物的主要次生代谢产物,包括黄酮(Flavones)、异黄酮(Isoflavones)、黄烷酮(Flavanones)和苯基乙烯酮(Chalcones)等。AM 真菌侵染过程能通过修饰与类黄酮和异黄酮物质代谢相关基因的表达方式,改变根中类黄酮的结构、分泌量和性质<sup>[15-16]</sup>。在 AM 真菌侵染苜蓿类植物早期以及丛枝消解过程中对根中各种类黄酮物质产生不同诱导效应<sup>[17-18]</sup>。例如,紫花苜蓿接种 AM 真菌后增加了大豆黄酮和拟雌内酯的浓度,降低 7-羟基-4'-甲氧基异黄酮的浓度,而对 5,7,4'-三羟基异黄酮则没有影响<sup>[17]</sup>。因此,AM 真菌对不同类黄酮物质诱导作用,还值得进一步探索。

### 1.4 AM 真菌对 Ca<sup>2+</sup>信号的诱导

通常认为 Ca<sup>2+</sup>是 AM 真菌信号传导过程中的主要信号物质。寄主植物细胞在感知 AM 真菌侵染时, Ca<sup>2+</sup>是一种常见的信号物质。通过利用非寄主植物中缺失 Ca<sup>2+</sup>表达基因的组培细胞以及 AM 共生体中大豆细胞表达的 *DMI1*、*DMI2* 和 *DMI3* 基因都能够证明 Ca<sup>2+</sup>是 AM 共生体的早期信号物质<sup>[19]</sup>。Navazio 等<sup>[20]</sup>利用改良的大豆细胞发光蛋白系作为实验系统,用含有 *Glomus intraradices* 萌发孢子的培养基处理大豆细胞时,可检测到细胞质 Ca<sup>2+</sup>水平显著快速升高,但 30 min 内消散,用含有根外菌丝的培养基处理同样能激发 Ca<sup>2+</sup>浓度的提高。这表明植物对接种 AM 真菌最早的响应之一就是快速而短暂提升细胞质 Ca<sup>2+</sup>水平;换句话说 AM 真菌能诱导植物快速增加 Ca<sup>2+</sup>浓度,进而可能产生一系列级联反应。

### 1.5 AM 真菌对 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的诱导

AM 真菌能诱导植物积累 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub><sup>[21-22]</sup>。例如, Fester<sup>[23]</sup>利用 3 种相对独立的染色技术,发现接种 AM 真菌的苜蓿、玉米和烟草根皮层细胞中以及 AM

真菌孢子和菌丝中活性氧含量增加。蕨藜苜蓿接种 *G. intraradices* 后根皮层细胞中  $H_2O_2$  含量升高, 尤其是当菌丝开始穿透皮层细胞以及丛枝形成期  $H_2O_2$  能够迅速积累; 其含量变化存在区域性特点: 分枝少的丛枝中能够检测到  $H_2O_2$  积累, 而在泡囊、菌丝顶端和附着胞中则没有<sup>[24]</sup>。这一分布特征是十分有趣的, 究竟是与 AM 真菌各器官的形态建成有关? 还是与各自的生理功能有关? 值得进一步研究。

## 2 AM 真菌诱导植物信号物质传导途径的研究

有关 AM 真菌诱导相关信号物质传导途径的报道较少。目前, SA 已经被公认为是 AM 真菌诱导植物体内产生系统抗病性(SAR)的主要信号物质<sup>[25]</sup>。但其具体传导途径尚不十分清楚。有研究表明, 烟草接种 AM 真菌后, 首先在根部发现 SA 含量发生变化, 而后才在叶片中检测到自由态和结合态 SA 含量发生变化<sup>[26]</sup>。这表明 SA 可能是先从根部诱导, 然后传导至叶片, 从而引起植物抗病性等相关反应。

JA 是一种重要的伤病信号分子, 其通过与转录因子相互作用而调节防御蛋白的表达及次生代谢物质的合成, 从而实现防御信号的长距离传导<sup>[27-28]</sup>。El-Khallal<sup>[29]</sup>将番茄接种 *Glomus macrocarpum* 后 JA 诱导的抗病作用增强, 且根中 JA 诱导相关合成物质的积累早于叶片。Isayenkov<sup>[13]</sup>利用亚细胞定位技术发现蕨藜苜蓿 MtAOC1 mRNA 首先在根部积累, 而后叶片也大量积累, 茎中则无变化。同样, 大麦接种 *G. intraradices* 的前期只在根部检测到 JA 含量升高<sup>[11]</sup>。可见, 当植物接种 AM 真菌后, JA 作为一种长距离传导的信号物质, 首先在根部合成积累; 一定条件下, 短时间内可以传导至其他器官, 而具有一定的系统性。

在不同信号转导途径中, 钙离子是一个极为常见的第二信使。然而尚不清楚此信号链中的下游组分。目前, 对于共生系统中信号传导途径的了解, 大多来自豆科植物突变体的试验。AM 真菌诱导的植物细胞质短暂钙流可能具有从一个配合体信号或环境改变感知并转换信息的能力, 从而激活下游反应。由于短暂钙流是细胞质钙水平的快速增加和钙浓度的快速降低过程<sup>[20]</sup>, 考虑到把钙离子泵回内部

贮藏区所消耗的能量, 对于某个信号途径而言, 短暂钙流一定比维持高钙离子浓度更有价值, 因为其包含了更多的信号。可见钙离子在 AM 真菌诱导的信号途径中同样发挥第二信作用。

## 3 AM 真菌诱导植物信号物质的生理效应与作用机制

AM 真菌诱导的这些信号物质在与植物识别、共生体建立和激活植物一些防御系统过程中发挥着重要作用<sup>[1]</sup>。

### 3.1 AM 真菌诱导的 SA 生理作用与机制

SA 是重要的能够激活植物过敏反应(HR)和系统获得抗性(SAR)的内源信号物质<sup>[30]</sup>, AM 真菌所诱导的 SA 虽然仅是微量和暂时的增加, 但对激活植物防御系统、提高植物抗病性等方面具有显著的作用<sup>[1,6]</sup>。而且, 接种菌根真菌配合外施 SA 的效果更好。例如, 接种 AM 真菌同时外施 SA, 能明显抑制镰刀菌对番茄的侵染、降低病情指数<sup>[29]</sup>。另外, 有人观察到外源 SA 能减少水稻初期菌根侵染, 但对附着泡的形成没有影响, 这说明 SA 对 AM 真菌的生长并没有直接抑制作用, 但可能存在间接作用<sup>[31]</sup>。同时也有试验表明烟草接种 *G. intraradices* 或 *G. mosseae* 后菌根化程度与 SA 的含量呈负相关<sup>[26]</sup>; 低磷水平下外施 SA 于菜豆根中能抑制菌根结构形成, 而高磷水平条件下这一抑制作用更强<sup>[32]</sup>。因此, 关于 SA 与植物体内磷相互作用关系、效应与机制有待进一步试验。

### 3.2 AM 真菌诱导的 JA 生理作用与机制

业已证实, AM 真菌能通过诱导植物体合成茉莉酸类物质来提高植物的抗逆性。例如, 番茄幼苗接种尖孢镰刀菌(*F. oxysporum* f. sp. *Lycopersici*) 20 d 后再接种 AM 真菌 *G. macrocarpum* 或 *G. fasciculatum*, 茎叶中 JA 含量、苯丙氨酸解氨酶活性和酚类物质含量显著提高, 病害程度分别降低了 75% 和 78%<sup>[12]</sup>, 表明 JA 能系统性诱导植物的防御反应, 这在 AM 真菌诱导的系统抗性中意义深远。另一方面, 外源 JA 能够作用于植物与 AM 真菌之间营养转运的动态平衡, 并且增强根对碳水化合物的吸收, 从而诱导 AOS 和 AOC 表达<sup>[33]</sup>。一周一次用低浓度 JA 处理大蒜能刺激 AM 真菌生长; 每隔 2 d 用高浓度 JA 来处理黄瓜(*Cucumis sativus*)、*Tropis majus* 和木

瓜(*Carica papaya*)的叶子,发现能降低菌根侵染率<sup>[14]</sup>。这表明 JA 浓度能影响接种 AM 真菌侵染率和植物生长。Hohnjec 等利用微数列和代谢物谱图法分析转录和代谢产物的产生模式,分析比较了接种 AM 真菌和不接种对照野生型藜蒺苜蓿根系转录物谱,发现有积累的 JA 调节基因控制的转录物质、共生体次级代谢物质和防御抗性蛋白相关酶基因编码的表达产物<sup>[34]</sup>。该真菌诱导产生的 JA 能激活植物体防御体系,从而能提高植物对病原体和干旱胁迫的抗性<sup>[14,35]</sup>,同时 JA 还能间接诱导抗性相关基因编码的表达以及植物生长相关贮藏蛋白的表达<sup>[36]</sup>;有趣的是外施 JA 能提高马铃薯中细胞分裂素的含量<sup>[37]</sup>。由此可见,AM 共生体中多个信号物质之间可能存在级联关系,从而协同发挥作用,但就其具体的级联关系还有待进一步试验证实。

### 3.3 AM 真菌诱导的类黄酮生理作用与机制

类黄酮能促进 AM 真菌孢子萌发、菌丝伸长和分枝;将多种类黄酮类物质混合液施加于 AM 真菌孢子外部时,可促进菌丝生长并提高侵染率<sup>[38]</sup>。然而,类黄酮种类不同,对 AM 真菌生长发育的影响效应则存在差异<sup>[39-40]</sup>。董昌金等<sup>[41-42]</sup>研究了离体培养条件下 *Quercetin*、*Naringin*、*Rutin* 等 10 种类黄酮化合物对 *Gigaspora margarita* 和 *Glomus geosporum* 孢子萌发及菌丝发育的影响。结果表明,*Quercetin*、*Rutin* 促进 *Gi. margarita* 早期发育,在 0.5-8.0  $\mu\text{mol/L}$  浓度范围,*Quercetin* 对菌丝生长、菌丝分枝及辅助细胞形成促进作用明显,菌丝长度、菌丝分枝数及辅助细胞群与对照组相比提高到 2-3 倍,其他类黄酮对 *Gi. margarita* 孢子早期生长无明显影响。在一定浓度条件下,Formononetin、Genistein 和 *Naringin* 能够促进 *Gl. geosporum* 孢子萌发、菌丝生长及分枝;同样 *Apigenin*、*Flavanon* 和 *Naringin* 能够刺激次生孢子的形成,而其研究发现 *biochaninA* 仅促进其孢子萌发。可见,今后应用类黄酮控制 AM 真菌发育过程中应注意选择适宜的类黄酮种类和浓度。

### 3.4 AM 真菌诱导的 $\text{H}_2\text{O}_2$ 的生理作用与机制

AM 真菌与植物形成共生体后,前者能够利用自身丛枝中积累的  $\text{H}_2\text{O}_2$ ,从而减少寄主植物体内  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量<sup>[43]</sup>。最近发现,AM 真菌通过诱导植物产生多种保护酶,降低  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量,进而维护植物和

AM 真菌的正常生长发育<sup>[44]</sup>。吴强盛证明接种 *Glomus versiforme* 能够显著提高红橘植株 SOD 活性<sup>[45]</sup>。同时,从红三叶草菌根根内分离出 2 个新 SOD 同工酶: Mn-SOD II 和 mycCu,Zn-SOD,前者也存在于根瘤中,而后者只存在于 AM 共生体,并且发现编码 Cu,Zn-SOD 的 cDNAs 对 AM 共生体产生的调节是不同的<sup>[46]</sup>。AM 真菌所诱导这些新同工酶是根系对该真菌侵染的结果,也可能是激发根内所产生的  $\text{O}_2^-$  数量增加的结果<sup>[47]</sup>。但是 Nathues 认为,丛枝结构细胞中活性氧类物质的积累也能够导致丛枝的降解<sup>[48]</sup>。可见,丛枝降解过程与  $\text{H}_2\text{O}_2$  积累量之间、以及真菌结构与活性氧类物质积累之间似乎存在一定相互关系。当 AM 真菌与植物形成共生体后,AM 真菌可能是通过丛枝消除植物体内多余的活性氧类物质。而 AM 真菌的侵染以及丛枝形成-消解-新丛枝形成这种定殖模式,可能诱导植物合成清除活性氧类物质的多种酶、提高抗逆性、促进植物生长发育<sup>[49-50]</sup>。

## 4 展望

土壤中菌根真菌从开始与植物根系发生识别,共生体形成和发育,一直到生理作用的发挥,无不与菌根真菌与植物之间信号物质的产生、传导、响应与作用紧密相联。深入了解菌根真菌与植物之间信号物质作用特点,对于研究生物之间共生识别、共生体演化和生理生态作用机制具有十分重要的意义。然而,目前对于植物与菌根真菌互作过程中的信号传导途径的研究还刚起步。因此,今后可以优先考虑开展以下几个方面的工作:(1) 不同生态(尤其是不同逆境因子)条件下,研究 AM 真菌与寄主植物不同组合所产生的专化性信号物质的种类、数量和传导途径等,以比较这些信号物质产生的条件、传导的途径和效应;(2) 利用分子技术、电镜和生化手段探索 AM 真菌识别、侵染、丛枝和泡囊发育、扩展过程中信号物质传导途径及其各信号物质间的级联关系等动态变化,以明确信号物质在 AM 真菌不同发育阶段可能的不同生理功能;(3) 在分子水平上研究施加外源信号物质对内源信号物质和 AM 真菌的影响、相互作用关系和可能的调控途径,从而在基因水平上确定这些信号物质在 AM 真菌识别、侵染和诱导植物抗逆性中的作用和地位。可以

预见, 随着研究不断深入, 人们将逐渐揭示菌根真菌诱导植物信号物质的生物学规律和调控途径, 丰富菌根学理论内容, 为生产实践提供技术基础。

## 参 考 文 献

- [1] 刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007: 289–316.
- [2] 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*. *Plant Physiol*, 2003(131): 952–962.
- [3] Simoneau P, Louisy-Louis N, Plenchette C. Accumulation of new polypeptides in Ri-T-DNA-transformed roots of tomato (*Lycopersicon esculentum*) during the development of vesicular arbuscular mycorrhizae. *Applied and Environmental Microbiology*, 1994, **60**(6): 1810–1813.
- [4] 宋福强, 贾永. 丛枝菌根(AM)真菌-豆科植物根瘤菌共生识别信号研究概况. 菌物学报, 2008, **27**(5): 788–796.
- [5] 袁志林, 陈连庆. 菌根共生体形成过程中的信号识别与转导机制. 微生物学通报, 2007, **34**(1): 161–164.
- [6] 李海燕. 丛枝菌根(AM)真菌诱导植物抗/耐线虫病害的机制研究. 山东农业大学博士论文, 2002.
- [7] Blilou I, Ocampo JA, García-Garrido JM. Resistance of pea roots to endomycorrhizal fungus or Rhizobium correlates with enhanced levels of endogenous salicylic acid. *Journal of Experimental Botany*, 1999(50): 1663–1668.
- [8] Riedel T, Groten K, Baldwin IT. Symbiosis between *Nicotiana attenuata* and *Glomus intraradices*: ethylene plays a role, jasmonic acid does not. *Plant Cell and Environment*, 2008, **31**(9): 1203–1213.
- [9] Stumpe M, Carsjens JG, Stenzel I, *et al.* Lipid metabolism in arbuscular mycorrhizal roots of *Medicago truncatula*. *Phytochemistry*, 2005, **66**(7): 781–791.
- [10] Meixner C, Ludwig-Müller J, Miersch O, *et al.* Lack of mycorrhizal autoregulation and phytohormonal changes in the supernodulating soybean mutant *nts1007*. *Planta*, 2005(222): 709–715.
- [11] Hause B, Maier W, Miersch O, *et al.* Induction of jasmonate biosynthesis in arbuscular mycorrhizal barley roots. *Plant Physiol*, 2002, **130**(3): 1213–1220.
- [12] Kapoor R. Induced resistance in mycorrhizal tomato is correlated to concentration of jasmonic acid. *Online Journal of Biological Sciences*, 2008, **8**(3): 49–56.
- [13] Isayenkov S, Mrosk C, Stenzel I, *et al.* Suppression of allene oxide cyclase in hairy roots of *Medicago truncatula* reduces jasmonate levels and the degree of mycorrhization with *Glomus intraradices*. *Plant Physiol*, 2005, **139**(3): 1401–1410.
- [14] Hause B, Mrosk C, Isayenkov S, *et al.* Jasmonates in arbuscular mycorrhizal interactions. *Phytochemistry*, 2007, **68**(1): 101–110.
- [15] Harrison MJ, Dixon RA. Spatial patterns of expression of flavonoid/isoflavonoid pathway genes during interactions between roots of *Medicago truncatula* and the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Plant*, 1994, **6**(1): 9–20.
- [16] Akiyama K, Akiyama H. Isolation and identification of a phosphate deficiency-induced *C-glycosyl* flavonoid that stimulates arbuscular mycorrhiza formation in melon roots. *Plant Microbe*, 2002, **15**(4): 334–340.
- [17] Larose G, Chenevert R, Moutoglis P, *et al.* Flavonoid levels in roots of *Medicago sativa* are modulated by the developmental stage of the symbiosis and the root colonizing arbuscular mycorrhizal fungus. *Plant Physiol*, 2002, **159**(12): 1329–1339.
- [18] Catford JG, Staehelin C, Larose G, *et al.* Systemically suppressed isoflavonoids and their stimulating effects on nodulation and mycorrhization in alfalfa split-root systems. *Plant Soil*, 2006, **285**(1/2): 257–266.
- [19] Parniske M. Molecular genetics of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004(7): 414–421.
- [20] Navazio L, Moscattello R, Genre A, *et al.* The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* induces intracellular calcium changes in soybean cells. *Caryologia*, 2007, **60**(1/2): 137–140.
- [21] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol*, 2004(55): 373–399.
- [22] Laloi C, Apel K, Danon A. Reactive oxygen signalling: the latest news. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, **7**(3): 323–328.
- [23] Fester T, Hause G. Accumulation of reactive oxygen species in arbuscular mycorrhizal roots. *Mycorrhiza*, 2005, **15**(5): 373–379.
- [24] Salzer P, Boller T, Corbiere H. Hydrogen peroxide accumulation in *Medicago truncatula* roots colonized by the arbuscular mycorrhiza-forming fungus *Glomus intraradices*. *Planta*, 1999, **208**(3): 319–323.
- [25] Jalali BL, Bhargava S, Kamble A. Signal transduction and transcriptional regulation of plant defence responses. *Journal of Phytopathology*, 2006, **154**(2): 65–74.
- [26] Medina MJH, Gagnon H, Piche Y, *et al.* Root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi is affected by the salicylic acid content of the plant. *Plant Science*, 2003, **164**(6): 993–998.
- [27] Famer EE, Ryan CA. Interplant communication: Airborne methyl-jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc Natl Acad Sci*, 1990, **87**(19): 7713–7716.
- [28] Blée E. Impact of phyto-oxylipins in plant defense. *Trends*

- Plant Sci*, 2002, 7(7): 315–322.
- [29] El-Khallal SM. Induction and modulation of resistance in tomato plants against *Fusarium* wilt disease by bioagent fungi (arbuscular mycorrhiza) and/or hormonal elicitors (jasmonic acid & salicylic acid): 1-changes in growth, some metabolic activities and endogenous hormones related to defence mechanism. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 2007, 1(4): 691–705.
- [30] Malamy J, Henning J, Klessig DF. Temperature depended induction of salicylic acid and its conjugated during the resistance responses to tobacco mosaic virus infection. *Plant Cell*, 1992(4): 359–365.
- [31] Blilou I, Ocampo JA, García-Garrido JM. Induction of Ltp (Lipid transfer protein) and Pal (phenylalanine ammonia-lyase) gene expression in rice roots colonized by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mossese*. *Journal of Experimental Botany*, 2000(51): 1969–1977.
- [32] Costa HS, Ríos-Ruiz WF, Lambais MR. Salicylic acid inhibits arbuscular mycorrhizae formation and changes chitinase and  $\beta$ -1-3-glucanase expression in bean roots. *Sci Agric*, 2000(57): 19–25.
- [33] Kapulnik Y, Douds D. Eds.. *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, 2000: 107–129.
- [34] Hohnjec N, Vieweg MF, 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. *Plant Physiol*, 2005, 137(4): 1283–1301.
- [35] Augé RM. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 2001, 11(1): 3–42.
- [36] Moldave K. *Progress in Nucleic Acid Research and Molecular Biology*. New York: Academic Press, 2002: 165–221.
- [37] Dermastia M, Ravnikar M, Vilhar B, *et al.* Increased level of cytokinin ribosides in jasmonic acid-treated potato (*Solanum tuberosum*) stem node cultures. *Physiologia Plantarum*, 1994, 92(2): 241–246.
- [38] 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. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2000, 13(6): 693–698.
- [39] Nair MG, Vargas JM, Powell Jon F, *et al.* Method for controlling fungal diseases in turfgrasses. *Cleaner Production*, 1998, 6: 73–75.
- [40] 李杨, 赵斌. 类黄酮对 AM 真菌孢子萌发和早期生长的影响. *土壤学报*, 2008, 45(4): 710–717.
- [41] 董昌金, 周盈, 赵斌. 类黄酮对 AM 真菌及宿主植物的影响研究. *菌物学报*, 2004(23): 294–300.
- [42] 董昌金, 姚发兴, 赵斌. 类黄酮对 AM 真菌侵染菌丝生长及酶活性的影响. *土壤学报*, 2006, 43(3): 473–477.
- [43] Salzer P, Corbiere H, Boller T. Hydrogen peroxide accumulation in *Medicago truncatula* roots colonized by the arbuscular mycorrhiza-forming fungus *Glomus intraradices*. 1999, *Planta*, 208(3): 319–323.
- [44] Alejo-Iturvide F, Márquez-Lucio MA, Morales-Ramírez I, *et al.* Mycorrhizal protection of chili plants challenged by *Phytophthora capsici*. *European Journal of Plant Pathol*, 2008, 120(1): 13–20.
- [45] Wu QS, Zou YN, Xia RX. Effects of water stress and arbuscular mycorrhizal fungi on reactive oxygen metabolism and antioxidant production by citrus (*Citrus tangerine*) roots. *European Journal of Soil Biology*, 2006, 42(3): 166–172.
- [46] Ruiz-Lozano JM, Collados C, Barea JM, *et al.* Cloning of cDNAs encoding SODs from lettuce plants which show differential regulation by arbuscular mycorrhizal symbiosis and by drought stress. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(364): 2241–2242.
- [47] Palma JM, Longa MA, Del Rio LA, *et al.* Superoxide dismutase in vesicular-arbuscular mycorrhizal red clover plants. *Physiologia Plantarum*, 1993, 87(1): 77–83.
- [48] Nathues E, Joshi S, Tenberge KB, *et al.* CPTF1, a CREB-like transcription factor, is involved in the oxidative stress response in the phytopathogen *Claviceps purpurea* and modulates ROS level in its host *Secale cereale*. *Mol Plant Microbe Interact*, 2004, 17(4): 383–393.
- [49] 李敏, 王维华, 刘润进. AM 真菌和镰刀菌对西瓜根系膜脂过氧化作用和膜透性的影响. *植物病理学报*, 2003, 33(3): 229–232.
- [50] 李敏, 王然, 王维华, 等. 高温胁迫对菠菜保护酶活性的影响. *园艺学报*, 2004, 30(1): 99–100.