

丛枝菌根真菌诱导植物产生酚类物质的研究进展

张瑞芹^{1,2} 赵海泉² 朱红惠³ 姚青^{1*}

(1. 华南农业大学园艺学院 广东 广州 510642)

(2. 安徽农业大学生命科学学院 安徽 合肥 210095)

(3. 广东省微生物研究所 广东 广州 510070)

摘要: 酚类物质是植物体内重要的次生代谢产物, 对病原微生物的侵袭有很好的防御作用。AM 真菌能够诱导植物的酚类物质合成, 而且这种诱导既是原位的、也是系统的, 相关研究已有大量报道。本文对 AM 真菌原位和系统诱导酚类物质进行了论述, 并对系统诱导过程中可能的信号分子(SA、H₂O₂)进行了评述, 最后提出了 AM 真菌系统诱导酚类物质产生的可能作用机理, 进一步明确后续工作中的研究方向。

关键词: AM 真菌, 酚类物质, 诱导, 信号分子

Research Progress in the Biosynthesis of Phenols in Plants Induced by Arbuscular Mycorrhizal Fungi

ZHANG Rui-Qin^{1,2} ZHAO Hai-Quan² ZHU Hong-Hui³ YAO Qing^{1*}

(1. College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China)

(2. College of Life Science, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui 210095, China)

(3. Guangdong Institute of Microbiology, Guangzhou, Guangdong 510070, China)

Abstract: Phenols are important secondary metabolites in plant tissues, and provide well protection against the attacks by pathogenic microbes. Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi can induce the biosynthesis of phenols in plants both locally and systematically. Recently, research has been intensively reported on this aspect. In this paper, the localized and systematic induction of phenols by AM fungi is reviewed. The possible signaling molecules (SA, H₂O₂) in the induction process are put forward, and the putative action model involved in the biosynthesis of phenols induced by AM fungi is further presented. Some research perspectives for the future are also pointed out.

Keywords: AM fungi, Phenols, Induction, Signaling molecules

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, 简称 AM 真菌)是一类重要的土壤真菌, 能够与 80% 以上的陆地植物和一些水生植物的根系形成互惠共生体, 即丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, 简称

AM)^[1]。近百年来的研究发现, AM 真菌在与植物建立共生关系之后, 明显地促进植物的生长发育。进一步的机理研究表明, AM 真菌能够在许多方面影响植物的生理过程: 促进植物根系对土壤中矿质元

素的吸收^[2], 尤其是难以移动的矿质元素; 提高植物对干旱胁迫的抗性; 增强植物对重金属胁迫的抗/耐性; 调节宿主体内的代谢活动^[3]; 通过改善植物根系周围的微生物环境从而提高植物的抗病性^[4]; 通过调节根系对磷的吸收从而提高了植物的耐盐能力^[5]。通过这些作用, AM 真菌能够有效地促进植物生长, 增加作物产量。

在植物病害的生物防治方面, AM 真菌被认为能够有效地抑制或者延缓土传病害的危害, 比如棉花的黄萎病、西瓜的萎蔫病、番茄的青枯病等^[6], 其诱导抗病性的机制非常复杂, 包括: 诱导产生酚类物质、改变根际微生物群落结构、诱导产生病程相关蛋白等。因此, AM 真菌通常被称为“生物农药”^[7]。AM 真菌增强植物抗病性的机制涉及若干个方面: 促进植物根系对矿质养分的吸收, 提高植物对病害的耐受性; 改变植物根系的微生物区系, 抑制病原微生物; 诱导植物产生病程相关蛋白; 与病原微生物竞争侵染位点和/或营养; 诱导植物产生酚类等次生代谢物质^[8]。酚类物质作为一类具有重要生理活性的植物次生代谢产物, 已经受到广泛而深入的研究, 其生理功能也得到全面的揭示, 其中, 酚类物质与植物抗病性的关系在分子水平上已经有大量的报道。

1 酚类物质及其意义

1.1 酚类物质的种类

到目前为止, 已经有大约 5000 种酚类物质被鉴定出来^[9]。它是一类苯环上含有一个或多个羟基的芳香族衍生物, 广泛存在于几乎所有的植物组织内, 是植物重要的次生代谢产物。酚类物质一般以两种形式存在于植物体的液泡内: 一种是游离态的酚类物质, 另一种以和碳水化合物相结合的形式存在。按酚羟基的数目酚类物质还可以分为一元酚、二元酚、三元酚及多元酚等。

1.2 酚类物质的作用

酚类物质能够调控植物-微生物的互作关系, 也是植物防御反应体系的重要构成部分。当有病原微生物侵染或者是植物体本身受到伤害时, 植物体内的酚类物质含量有明显的变化。特别是当有病原微生物侵入时, 酚类物质生物合成的中心酶—苯丙氨酸裂解酶(PAL)的活性明显提高, 加快植物体内酚类物质的合成速度^[10], 使得游离态的酚和壁结合态

的酚都有不同程度的积累。酚类物质可被多酚氧化酶氧化生成有毒性的醌类物质, 这种醌类物质有效的阻止了病原微生物的侵染, 减少了其他病原微生物和食叶昆虫对植物的伤害, 从而提高了植物抵御病害的能力^[11]。如果减少或抑制此酶的活性, 植物抵御病原微生物的能力也随之降低。植物体内的酚类物质对食草动物也有很好的防御能力^[12]。许多昆虫对类黄酮非常敏感, 因此减少了一些昆虫对植物的伤害^[13]。总之酚类物质对植物抵御病虫害方面起到了很大的作用。

2 AM 真菌诱导酚类物质的方式

AM 真菌侵染植物根系后, 能够引起根系中酚类物质含量的增加, 这一现象已经在许多植物上得到证实^[6]。研究发现, AM 真菌的侵染不仅诱导了被侵染根系的酚类物质的含量变化, 而且也诱导了同一植株的未被侵染根系的酚类物质变化^[14]。这表明, AM 真菌对根系酚类物质的合成具有原位诱导和系统诱导的双重作用方式。

2.1 原位诱导

在受到 AM 真菌侵染后, 植物根系中的酚类物质明显增加。研究发现 AM 真菌的侵染与酚类物质的积累有一定的内在关系, 在番茄中接种 *Glomus mosseae* 时, 根系中木质素和可溶性酚的含量明显增加^[15]。在 AM 真菌和土壤酵母菌的互作对豇豆生长和营养的影响研究中, 单独接种了 *G. mosseae* 的植株根系酚类物质含量比未接种的高出 20%, 而双接种(AM 真菌 + 病原微生物)的植株比对照高 80%^[16]。在花生上, 接种了 *G. mosseae* 的根系和地上部酚类物质的含量均增加, 当与根瘤菌进行双接种处理时, 花生根内酚类物质的含量比单接种时更高^[17]。这说明 AM 真菌与根瘤菌在提高酚类物质含量方面起到了协同作用。这一结果与另一研究的结果一致, 即接种 *Glomus fasciculatum* 也提高了花生根系内总酚物质含量^[18]。朱红惠等人^[19]发现番茄接种 AM 真菌后, 其根系内壁结合态酚的含量有一定程度的增加。单独接种 *Glomus versiforme* 或者 *Ralstonia solonacearum* 可以提高可溶性酚和壁结合态酚的含量, 但是前者的可溶性酚增加幅度大于后者, 而壁结合态酚增加幅度小于后者^[20]。对接种了 AM 真菌的苜蓿(*Medicago truncatula*)的代谢产物进行分析发现, 虽然其中代表性的几种壁结合态酚的

含量没有显著增加,但羟基苯乙醇(一种壁结合态酚)的含量却有明显的增加^[21]。

2.2 系统诱导

值得指出的是,AM 真菌所诱导的抗病性不仅表现在被侵染的根系上,还表现在未被侵染的根系上,即 AM 真菌诱导的抗病性具有系统性。利用分根试验发现,接种 *G. versiforme* 能够诱导番茄对青枯菌产生系统抗性,这种增加的抗性与酚类物质的增加密切相关,因为酚类物质含量增加不仅发生在被侵染的根段,也发生在未被侵染的根段^[14]。这表明酚类物质的系统性增加是 AM 真菌诱导产生系统抗性的生理基础之一。这个结论也得到其他试验结果的支持。Cordier 等人利用细胞组织化学技术对 AM 真菌诱导的酚类物质进行定位,发现不仅被侵染的部位有酚类物质累积,未被侵染的部位也出现累积^[22]。AM 真菌是土壤中重要的微生物资源,它所诱导产生的系统性抗性具有重要的生态意义。这是因为,绝大多数的侵染不可能达到 100%,自然条件下甚至不到 10%,因此,系统抗性的存在能够保护整个根系,而不仅仅是被侵染的根系。

3 AM 真菌诱导酚类物质的机理

3.1 生化水平(酶学)的解释

酶学研究也间接地证实了 AM 真菌诱导酚类物质这一点,当有病原微生物侵入时植物能够产生系统获得性抗性(Systemic acquired resistance, SAR),包括酚类物质的合成、细胞的程序性死亡、壁结构的木质化等等^[23]。 H_2O_2 和 NO 则是植物体内与胁迫生理密切相关的重要信号分子。Hancock 等人认为,活性氧(Reactive oxygen species, ROS)和活性氮(Reactive nitrogen species, RNS)都直接参与了植物对病原微生物抗性机制的形成^[24]。 H_2O_2 是重要的活性氧分子,不仅参与细胞壁的强化和毒杀病原微生物等生化过程,而且还能诱导进一步的抗性反应,激发 *pal* 的表达。研究发现 *Glomus clarum* 和 *Glomus intraradices* 的侵染提高了菜豆根系的 SOD、GPX 和 CAT 的活性^[25],他们认为这是对 H_2O_2 升高所做出的反应。在柑桔上, *G. versiforme* 的侵染也提高了根系的 SOD、G-POD 和 CAT 的活性,正是由于这些酶的清除作用,使得菌根中 H_2O_2 的水平反而低于非菌根^[26]。显然,在 AM 真菌侵染的根系中,抗氧化

酶含量的提高是对过氧化氢累积的响应,这间接表明 AM 真菌可能进一步系统诱导 *pal* 表达和酚类物质的产生。

3.2 分子水平的解释

苯丙氨酸氨裂合酶(PAL)是酚类物质合成的中心酶,其活性高低是酚类物质合成是否活跃的重要指标;查儿酮合酶(CHS)是植物体内催化类黄酮类物质生物合成的关键酶,两者均是植物防御反应体系的重要成员。研究发现,AM 真菌侵染所诱导的 *pal* 的表达同时出现在根系的侵染和未受侵染的部位^[27]。事实上,AM 真菌所诱导的酚类物质系统性增加不仅表现在根系,还表现在地上部。研究发现,AM 真菌对根系的侵染能够提高叶片中酚类物质的含量^[17],甚至丹宁的含量,从而提高宿主对食叶昆虫的抗性^[28]。这些结果充分表明,AM 真菌的侵染确实系统性地启动了宿主细胞的苯丙烷类代谢途径,提高酚类物质的含量,这种系统性是 AM 真菌诱导系统性防御反应的原因之一。

3.3 系统诱导的信号分子

既然 AM 真菌能够系统性地诱导宿主体内的酚类物质合成,使酚类物质的含量出现系统性提高,那么必然存在某(几)种信号物质,这类信号物质必须符合以下几个特征:受 AM 真菌侵染的诱导而产生、在输导组织中长距离运输、能够激发目标部位的防御反应(分子的、生化的和生理的)。显然,植物体内符合上述特征的物质只能是与病原微生物诱导系统抗性有关的、或者生物胁迫下产生的信号小分子,如水杨酸(Salicylic acid, SA)、过氧化氢(H_2O_2)等。

3.3.1 水杨酸(Salicylic acid, SA): SA 是病原微生物侵染植物所引发的主要信号物质,能够迅速诱导植物产生 SAR,包括酚类物质的合成、细胞的程序性死亡、壁结构的木质化等^[23]。在受到病原微生物侵染时,植物细胞会产生 SAR,以降低对病原的敏感性。SAR 的产生涉及一系列相关基因的表达,这个过程受到信号分子 SA 的调控^[29],因此,SA 的累积成为植物产生 SAR 的内源标志^[30]。Blilou 等人曾经观察到 AM 真菌的侵染能够诱导水稻根系 SA 水平短暂的升高,随后又下降,这个过程与 *pal* 的表达过程相一致。他们还发现,使用外源 SA 同样能够诱导 *pal* 的表达^[31]。Medina 等人则发现,与番茄

的野生型植株相比, SA 含量低的转基因植株根系的 AM 真菌侵染率明显升高; 与烟草的野生型植株相比, SA 含量高的转基因植株的根系侵染明显降低^[32]。接种了 10% AM 真菌的大麦根系 SA 的含量没有明显变化, 但是接种 20% 的大麦根系 SA 的积累非常显著^[33]。这些结果表明, AM 真菌的侵染很可能诱导 SA 水平增加, 作为信号分子, SA 能够长距离运输, 进一步系统诱导 *pal* 的表达, 增加酚类物质的含量, 从而对病原微生物或者 AM 真菌的侵染产生抗性。

3.3.2 过氧化氢: H_2O_2 是植物体内 ROS 的重要组成部分, 参与植物的绝大多数胁迫生理生化过程。最近有证据表明, H_2O_2 不仅直接作用于细胞, 启动防御性反应、引起细胞的程序性死亡, 而且可以进行长距离运输, 作为信号分子调控某些基因的表达。

H_2O_2 的长距离运输在番茄上得到证实, 叶片在压伤 1 h 后, 远端叶脉中出现 H_2O_2 的累积并在 4–6 h 达到峰值^[34]。AM 真菌对根系的亲和性侵染同样能够提高 H_2O_2 水平, 因为 3 种染色技术均检测到 *G. intraradices* 的孢子、菌丝和菌根中 H_2O_2 的累积^[35–36]。

3.4 系统诱导的可能机理

根据目前的研究现状, 我们认为 AM 真菌诱导酚类物质的可能机理和途径是: AM 真菌侵染植物根系后, 原位诱导 SA 和 H_2O_2 的产生, 进一步激发以 PAL 为中心的酚类物质生物合成的相关酶活性, 被侵染根系的酚类物质含量增加; 同时, SA 和 H_2O_2 作为信号分子在输导组织中长距离运输到达未被侵染的部位, 诱导与酚类物质合成相关酶的基因(如 *pal*、*chs* 等)的表达, 从而提高未被侵染的根系中酚类物质含量(图 1)。这一假设需要深入的研究和验证。

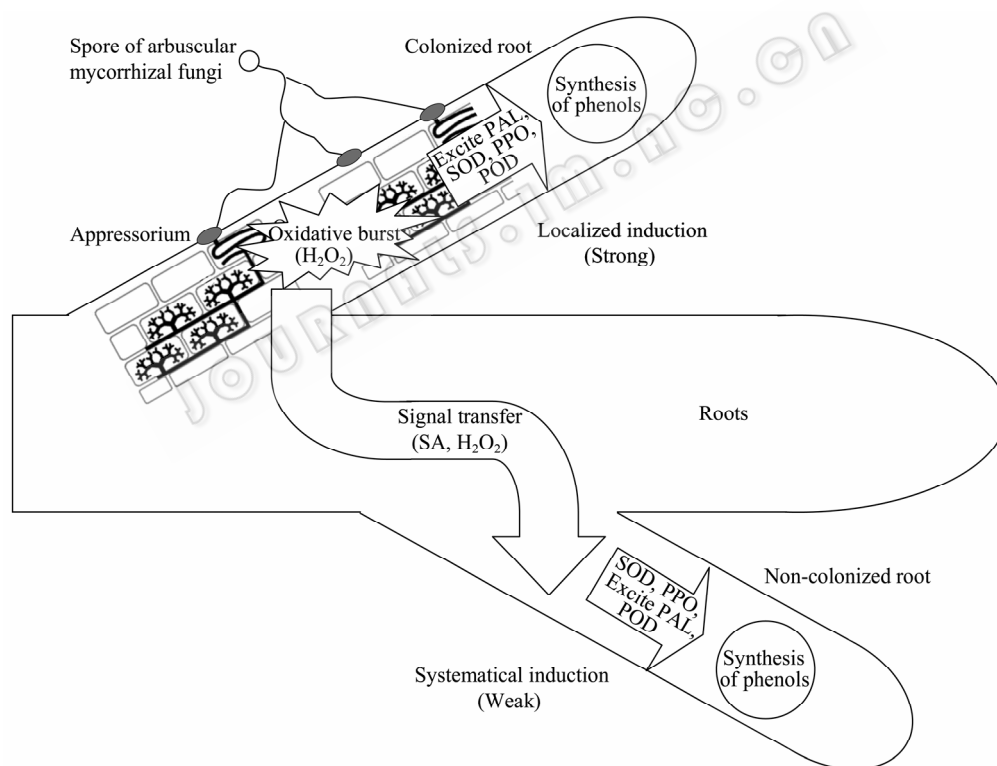


图 1 AM 真菌对植物根系酚类物质合成的原位诱导和系统诱导

Fig. 1 The localized and systematic induction of the synthesis of phenols in plant roots by AM fungi

4 研究展望

4.1 诱导的酚类物质的鉴定及其生物学意义

如前所述, 植物组织内的酚类物质组分复杂, 不同组分的生理功能和代谢途径存在一定的差异。虽然 AM 真菌能够诱导酚类物质的明显增加, 但是

到目前为止, 有关 AM 真菌诱导的酚类物质鉴定的研究很少, 增加的酚类物质的具体种类还不清楚, 亟需加强研究。因为只有对 AM 真菌诱导的酚类物质进行鉴定, 明确其具体的生物学意义, 才能有助于深入揭示 AM 真菌诱导酚类物质的精确代谢途径

和生理功能。

4.2 NO 在系统诱导中的作用

NO 近年来成为植物细胞信号传导研究领域的热点,该分子参与了一系列与植物防御相关的信号传导和基因表达过程^[37]。几丁寡糖诱导烟草抗性的研究也表明是通过 NO 途径来完成的^[38];在研究拟南芥对紫外光响应的信号传导研究中, H₂O₂ 并非是其的信号分子,而 NO 参与了信号传导过程,上调 *Chs* 的表达^[39];超声波激发的 H₂O₂ 累积是通过 NO 来调控的,NO 的外源供体能够强化 H₂O₂ 的累积,而 NO 合成酶抑制剂或者 NO 清除剂能够阻止 H₂O₂ 的产生^[40]。研究认为,ROS 和 RNS 都直接参与了植物对病原微生物的抗性机制的形成,它们不仅参与细胞壁的强化、毒杀病原微生物,而且还作为信号分子诱导进一步的抗性反应,激发 *pal* 的表达^[24]。在缺氮的条件下, H₂O₂ 和 NO 都能够提高,并且共同调控洋甘菊根系的 PAL 活性^[41]。这表明 NO 和 H₂O₂ 在系统诱导防御反应的信号传导过程中是顺序偶联的,这种偶联无论在植物细胞还是动物细胞中都有广泛研究^[38,42-43]。因此我们推测,在 AM 真菌系统诱导根系酚类物质含量增加的过程中, H₂O₂ 和 NO 也可能协同参与了信号传递。这一点有望成为系统诱导研究的重点。

4.3 系统诱导的信号传递

作为备选信号分子之一的 SA 虽然能够长距离运输并系统诱导 *pal* 的表达,增加酚类物质的含量,但这一论断仍需大量的试验数据加以验证。在 AM 真菌系统性诱导酚类物质累积的过程中, H₂O₂ 和 NO 是否以顺序偶联的方式参与其中,目前也尚未见报道。因此,这些研究应该成为今后的研究重点。如果清楚了 AM 真菌诱导酚类物质信号传递的作用模式,不仅在理论上丰富了自由基生物学这一研究热点,而且在生产实践上也具有很重要的意义,可以指导 AM 真菌在植物病害生物防治上的应用。因此,AM 真菌诱导酚类物质的信号分子及其作用模式需要在以后进行深入研究。

参 考 文 献

- [1] Koide RT, Schreiner RP. Regulation of the vesicular arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1992(43): 557-581.
- [2] George E, Haeussler K, Kothari SK, et al. Contribution of mycorrhizal hyphae to nutrient and water uptake of plants//Read DJ, Lewis DH, Fitter AH, et al. *Mycorrhizas in Ecosystems*. Wallingford, Oxon: CAB International, 1992: 42-48.
- [3] Smith SE, Read DJ. *Mycorrhizal Symbiosis*. 2nd edn. San Diego: Academic Press, 1997: 233-289.
- [4] Graham JH. What do root pathogens see in mycorrhizas? *New Phytol*, 2001, **149**(3): 357-359.
- [5] Mohammad MJ, Malkawi HI, Shibli R. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus fertilization on growth and nutrient up take of barley grown on soils with different levels of salts. *J Plant Nutr*, 2003, **26**(1): 125-137.
- [6] Yao Q, Zhu HH, Zeng RS. Role of phenolic compounds in plant defence: induced by arbuscular mycorrhizal fungi. *Allelopathy J*, 2007, **20**(1): 1-14.
- [7] Azcón-Aguilar C, Barea JM. Applying mycorrhiza biotechnology to horticulture: significance and potentials. *Sci Hortic*, 1997, **68**(1/4): 1-24.
- [8] Hooker JE, Jaizme-Vega M, Atkinson D. Biocontrol of plant pathogens using arbuscular mycorrhizal fungi//Gianinazzi S, Schhepp H. *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Basel: Birkhauser Verlag, 1994: 191-200.
- [9] Harborne JB. Do natural plant phenols play a role in ecology? *Acta Hort*, 1994(381): 36-43.
- [10] Beckman CH. Phenolic-storing cells: keys to programmed cell death and periderm formation in wilt disease resistance and in general defense responses in plants? *Physiol Mol Plant P*, 2000, **57**(3): 101-110.
- [11] Hammerschmidt R. Phenols and plant-pathogen interactions: the saga continues. *Physiol Mol Plant P*, 2005, **66**(3): 77-78.
- [12] Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecol Entomol*, 2004, **29**(2): 174-187.
- [13] Treutter D. Significance of flavonoids in plant resistance: a review. *Environ Chem Lett*, 2006, **4**(3): 147-157.
- [14] Zhu HH, Yao Q. Localized and systemic increase of phenols in tomato roots induced by *Glomus versiforme* inhibits *Ralstonia solanacearum*. *J Phytopathology*, 2004, **152**(10): 537-542.
- [15] Dehne HW, Schönbeck F. Investigations on the influence of endotrophic mycorrhiza on plant diseases. II. Phenol metabolism and lignification. *Phytopathologische Z*, 1979, **95**(3): 210-216.
- [16] Bobby VU, Balakrishna AN, Bagyaraj DJ. Interaction between *Glomus mosseae* and soil yeasts on growth and nutrition of cowpea. *Microbiol Res*, 2008, **163**(6): 693-700.
- [17] Devi MC, Reddy MN. Phenolic acid metabolism of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) plants inoculated with

- VAM fungus and Rhizobium. *Plant Growth Regul*, 2002, **37**(2): 151–156.
- [18] Krishna KR, Bgyaraj DJ. Phenols in mycorrhizal roots of *Arachis hypogaea*. *Experimentia*, 1984, **40**(1): 85–86.
- [19] 朱红惠, 姚青, 羊宋贞. AM 真菌与拮抗细菌的互作及其对番茄根系酚类物质的影响. 华南农业大学学报, 2003, **24**(3): 20–24.
- [20] 朱红惠, 姚青, 李浩华, 等. AM 真菌对青枯菌的抑制和对根系酚类物质的影响. 微生物学通报, 2004, **31**(1): 1–5.
- [21] Schliemann W, Ammer C, Strack D. Metabolite profiling of mycorrhizal roots of *Medicago truncatula*. *Phytochemistry*, 2008, **69**(1): 112–146.
- [22] Cordier C, Pozo MJ, Barea JM, *et al.* Cell defence responses associated with localized and systemic resistance to *Phytophthora parasitica* induced in tomato by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Mol Plant-Microbe Int*, 1998, **11**(11): 1077–1028.
- [23] Kogel KH, Langen G. Induced disease resistance and gene expression in cereals. *Cellul Microbiol*, 2005, **7**(11): 1555–1564.
- [24] Hancock JT, Desikan R, Clarke A, *et al.* Cell signalling following plant/pathogen interactions involves the generation of reactive oxygen and reactive nitrogen species. *Plant Physiol Biochem*, 2002, **40**(6/8): 611–617.
- [25] Lambais MR, Ríos-Ruiz WF, Andrade RM. Antioxidant responses in bean (*Phaseolus vulgaris*) roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol*, 2003, **160**(2): 421–428.
- [26] 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. *Europ J Soil Biol*, 2006, **42**(3): 166–172.
- [27] Pozo MJ, Cordier C, Dumas-Gaudot E, *et al.* Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on defense responses to *Phytophthora* infection in tomato plants. *J Experiment Bot*, 2002, **53**(368): 525–534.
- [28] Goverde M, van der Heijden MGA, Wiemken A, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi influence life history traits of a *Lepidopteran* herbivore. *Oecologia*, 2000, **125**(3): 362–369.
- [29] Métraux JP, Signer H, Ryals J, *et al.* Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber. *Science*, 1990, **250**(4983): 1004–1006.
- [30] Klessig DF, Malamy J. The salicylic acid signal in plants. *Plant Mol Biol*, 1994, **26**(5): 1439–1458.
- [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 mosseae*. *J Experiment Bot*, 2000, **51**(353): 1969–1977.
- [32] 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 Sci*, 2003, **164**(6): 993–998.
- [33] Khaosaad T, Garca-Garrido JM, Steinkellner S, *et al.* Take-all disease is systemically reduced in roots of mycorrhizal barley plants. *Soil Biol Biochem*, 2007, **39**(3): 727–734.
- [34] Orozco-Cardenas M, Ryan CA. Hydrogen peroxide is generated systemically in plant leaves by wounding and systemin via the octadecanoid pathway. *PNAS*, 1999, **96**(11): 6553–6557.
- [35] Salzer P, Corbiearé H, Bollner T. Hydrogen peroxide accumulation in *Medicago truncatula* roots colonized by the arbuscular mycorrhiza-forming fungus *Glomus intraradices*. *Planta*, 1999, **208**(3): 319–325.
- [36] Fester T, Hause G. Accumulation of reactive oxygen species in arbuscular mycorrhizal roots. *Mycorrhiza*, 2005, **15**(5): 373–379.
- [37] Wendehenne D, Durner J, Klessig DF. Nitric oxide: a new player in plant signaling and defense responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, **7**(4): 449–455.
- [38] Zhao XM, She XP, Du YG, *et al.* Induction of antiviral resistance and stimulatory effect by oligochitosan in tobacco. *Pesticide Biochem Physiol*, 2007, **87**(1): 78–84.
- [39] Mackerness SAH, John CF, Jordan B, *et al.* Early signaling components in ultraviolet-B responses: distinct roles for different reactive oxygen species and nitric oxide. *FEBS Lett*, 2001, **489**(2/3): 237–242.
- [40] Wang JW, Zheng LP, Wu JY, *et al.* Involvement of nitric oxide in oxidative burst, phenylalanine ammonia-lyase activation and Taxol production induced by low-energy ultrasound in *Taxus yunnanensis* cell suspension cultures. *Nitric Oxide*, 2006, **15**(4): 351–358.
- [41] Kováčik J, Klejdus B, Bačkor M. Nitric oxide signals ROS scavenger-mediated enhancement of PAL activity in nitrogen-deficient *Matricaria chamomilla* roots: side effects of scavengers. *Free Radical Biol Med*, 2009, **46**(12): 1686–1693.
- [42] Romero-Puertas MC, Perazzolli M, Zago ED, *et al.* Nitric oxide signalling functions in plant-pathogen interactions. *Cellul Microbiol*, 2004, **6**(9): 795–803.
- [43] Fang FC. Mechanisms of nitric oxide-related antimicrobial activity. *J Clin Invest*, 1997, **99**(12): 2818–2825.