

菌根共生相关 miRNA 研究进展

白 龙¹, 李 丽 丽², 杨 洪 一¹

(1. 东北林业大学 生命科学学院, 黑龙江 哈尔滨 150040; 2. 黑龙江省林业科学研究所, 黑龙江 哈尔滨 150081)

摘要: 菌根共生是植物与真菌在长期协同进化过程中形成的一种奇特的生物学现象, 菌根可促进植物的生长发育, 增强植物的抗逆性。MicroRNA(miRNA)在菌根共生过程中起着重要的调控作用, 该研究对菌根共生相关 miRNA 研究的最新进展进行了综述, 以期对深入了解菌根共生相关 miRNA 的功能提供新的思路。

关键词: 菌根; 共生; miRNA

中图分类号: Q 949.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2017)13-0165-06

MicroRNA(miRNA)是近年来倍受关注的一组小 RNA 分子, 是一类广泛分布的约 22 个核苷酸组成的非编码单链 RNA, 其功能为负调控基因的表达^[1]。1993 年, LEE 等在秀丽隐杆线虫 (*Caenorhabditis elegans*) 中发现第一个 miRNA 分子 lin-4^[2], 之后通过克隆和生物信息学的方法在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* L.)、水稻 (*Oryza sativa* L.)、玉米 (*Zea mays* L.) 等植物中相继发现了大量不同类型的 miRNA^[3]。随着 miRNA 研究方法的不断改进, 其数量呈现快速增长态势, 研究热点集中于植物基因表达、促进生长发育和抗胁迫等方面的内容。

共生植物作为生物学的一个研究热点, 其 miRNA 同样值得深入研究, 但已报道的共生相关 miRNA 研究内容较少, 且主要集中在豆科植物-根瘤系统和丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhizae, AM)。基于 miRNA 在菌根形成中的关键作用, 当前较多研究开始关注共生相关 miRNA 的发掘以及功能解析, 现对菌根共生相关 miRNA 研究最新进展进行了综述, 以期对深入了解菌根共生相关 miRNA 的功能提供新的思路。

1 菌根的形成、结构和功能

菌根 (Mycorrhizal) 是自然界中一种普遍存在的植物共生现象, 是土壤中的菌根真菌与高等植物根系形成的一种共生体^[4]。早在 19 世纪中期, 很多学者就已经发现在水晶兰的根上都包围着一层稠密的真菌菌丝^[5], 1881 年俄国学者 KAMINEKSI 首先认为水晶兰上的真菌是给植物提供营养物质的, 他指出了这种真菌和水晶兰植物营共同生活的性质^[6]。此后, 研究者在松树等植物的根部也发现了类似的现象, 并且发现在根部长有真菌的植物有比较明显的生长速度加快的现象。现在已经了解到自然界中绝大部分的植物都具有菌根, 而且菌根真菌在高等植物产生以前, 就已经同古老的陆生植物形成了共生体^[7], 在植物的进化过程中, 菌根真菌和植物互相依存, 共同发展。

1.1 菌根的形成

丛枝菌根和外生菌根 (Ectomycorrhizae, ECM) 是最为常见的 2 种菌根共生体。外生菌根

第一作者简介: 白龙(1991-), 男, 回族, 新疆乌鲁木齐人, 硕士研究生, 研究方向为蓝莓共生相关差异表达基因。E-mail: bailongs@126.com。

责任作者: 杨洪一(1978-), 男, 吉林九台人, 博士, 副教授, 现主要从事微生物学等研究工作。E-mail: yhyil@sohu.com。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31670605); 黑龙江省自然科学基金资助项目(LC2016005)。

收稿日期: 2017-02-03

菌的菌丝侵入幼根，在细胞的间隙形成哈蒂氏网(Hartig net)。在根外形成菌套，菌套上有各种附着物，利于吸收土壤营养^[8]。真菌菌丝向外延伸形成外延菌丝，汲取土壤中的营养物质。

菌根的形成离不开植物根系和根际微生物之间化学信号的传递。这类化学信号分子来源于植物根系分泌物并可作用于菌根真菌，如独脚金内酯(Strigolactones)和类黄酮(Flavonoids)^[9]等。而菌根真菌也会产生相应的菌根因子与植物根系产生的化学信号分子共同激活共生信号通路。大量的芳香族化合物、酶、脂质以及小分子 RNA 也都参与了植物与微生物共生过程的调控和催化^[10]。

1.2 菌根的功能

共生植物形成的菌根最直观、最显著的功能就是促进寄主植物的生长发育、增强植物的抗逆性。在共生关系中，菌根真菌通过多种方式促进寄主植物的生长发育。在兰科植物种子萌发时，胚乳的养分不足以支持细胞分裂所需要的养分，在种子胚耗尽能量到幼芽开始光合作用的这段时间，只有依靠菌根真菌才能生存下去^[11]；吴静萍等^[12]研究密花石斛发现，在兰花及其菌根菌的相互营养关系中，除了普遍认为的菌根菌能将植物所需的无机物和有机物从土壤中吸收转移给兰花外，菌根菌还能为兰花提供维生素B₁、维生素B₆的前体PABA、氨基酸以及赤霉素类植物激素，从而使兰花受益；此外，菌根菌吸收氮、钾^[13]、磷^[14]等元素可以丰富植物矿质元素的吸收，吸收重金属离子，稳定土壤生态^[15-16]等。这些都会对寄主植物的生长产生积极的作用。

菌根菌在植物的抗旱、抗寒、耐盐以及抗病等方面发挥重要的作用。丛枝菌根菌可以通过调节植物内渗透、提高氧化还原酶活性致使激素平衡途径改变而达到抗旱目的^[17]。菌根的形成加强了植物对构成生物膜重要元素—磷素的吸收，增强了生物膜的稳定性，有助于植物抵御低温环境^[18]。此外，菌根真菌与植物的共生可以刺激植物增加对水分的吸收来缓解植物生理性缺水，从而可以提高植物的耐盐能力^[19]；在盐胁迫下，菌根真菌改变植物抗氧化物酶和相关基因的表达，改变诱导调节蛋白合成的脱落酸(ABA)含量等

方式达到耐盐能力^[20-21]。外生菌根对根系的阻隔作用、病原物的重寄生作用以及分泌的次生代谢产物等都可以保护植物根系^[22]，从而提高植物的抗病能力。

2 植物 miRNA 的发掘、鉴定、靶基因的获得及其功能的分析

长久以来，人们对 RNA 的认识多局限于 DNA 的“转录信使”这一角色，RNA 从 DNA 获得序列，然后将遗传信息转化成蛋白质^[23]。但根据近几年研究者的探索，生物体普遍存在可关闭或调解目标基因表达的非编码小分子 RNA。

miRNA 作为 RNA 家族中重要的一员，有着独特的作用。miRNA 通常来源于染色体的非编码区域，本身不含开放阅读框(ORF)^[24]，是由可形成发夹结构、大小约 70 nt 的前体加工而来。大多数 miRNA 具有时序性、组织特异性和高度保守性^[25]，不同细胞在不同发育阶段表达 miRNA 的模式也不同。一般成熟 miRNA 形成后，其互补链 miRNA 即进入降解途径，但最新研究显示一些 miRNA 也具有其它功能。DEVERS 等^[26]利用降解组测序数据分析发现，44 个靶基因可能被不同的 miRNA 所剪切。解亚坤^[27]对水稻 miR393 的靶基因进行了比较系统的验证。

2.1 miRNA 的发掘

特定的 miRNA 具有特定的功能，因而发现植物体内 miRNA 是揭示 miRNA 功能的前提。自 2002 年在拟南芥中利用分子克隆方法鉴定出第一批植物 miRNA 以来^[28]，现已发现了 3 000 多个植物 miRNA^[29]。

早期通过直接克隆测序细胞小分子 RNA，可以获得完整的 miRNA 序列；随后，利用生物信息学方法预测不同物种基因组或 EST 序列库中存在的 miRNA 成为广泛应用的方法^[30]，但是生物信息学的方法不能精确鉴定 miRNA 的完整序列，需要用 Northern 等方法进一步验证^[31]。近年来，高通量测序(High-Throughput Sequencing)技术(如 454、Solexa 和 SOLID 等)为人们发掘植物 miRNA 提供了一条新途径，该技术可一次性获得百万级的小分子 RNA 序列^[32]。在很多模式植物如拟南芥、番茄、水稻中新发现了大量特

异的 miRNA。

2.2 miRNA 靶基因的获得

miRNA 主要以调控靶基因的方式来实现其功能。目前 miRNA 靶基因主要通过生物信息学预测、miRNA 表达芯片以及 RNA 降解组测序来获得^[33]。由于植物 miRNA 是以完全互补或几乎完全互补的方式识别靶基因,很多软件利用该特点来预测植物 miRNA 的靶基因。目前使用比较广泛的植物 miRNA 预测软件是 psRNATarget,该软件通过评分来估计靶基因与 miRNA 的匹配程度^[34]。

降解组测序(degradome sequencing)是一种从全基因组水平上来检测植物 miRNA 对靶基因剪切的新方法。靶基因经 miRNA 剪切产生 5' 剪切片段和 3' 剪切片段,3' 剪切片段包含自由的 5' 单磷酸和 3' Poly(A) 尾巴,其 5' 端可被 RNA 连接酶连接,产物可用于下游测序,而其它部分则无法被 RNA 连接酶连接,因而无法进入下游测序^[35]。测序所测出的序列与 miRNA 数据库进行比对能发现与其互相作用的 miRNA。目前该方法已应用于拟南芥、水稻、大豆、葡萄等植物 miRNA 靶基因的检测。

2.3 miRNA 的鉴定及功能分析

通过克隆测序和生物信息学的方法预测获得的 miRNA 尚存在假阳性,还需通过试验方法进一步验证。目前常用 Northern blotting、Stem-loop real-time PCR、基因芯片等技术。已有研究显示可能至少有 30% 的基因与 miRNA 的调控相关,而越来越多的证据表明,miRNA 的许多功能尚未被发现^[36]。在植物 miRNA 功能研究中,一般通过减弱和增强 miRNA 的表达水平来鉴定其功能^[37]。

近几年人工合成 miRNA(Artificial miRNA)已成功应用在沉默预期靶标基因的研究中。人工合成 miRNA 既能够同时沉默多个相关但不相同的基因,也可以特异性的沉默单一基因^[38]。此外,新发展起来的靶标模拟(Target mimicry)技术也是 miRNA 功能研究的一个重要手段。该技术设计可结合 miRNA 而无法被 miRNA 及 RISC 剪切的靶标模拟人工核酸载体,抑制目标 miRNA 的活性^[39]。以靶标模拟技术为基础,结

合 miRNA 海绵(miRNA sponge)技术,TANG 等^[40]开创了抑制 miRNA 功能的新方法—Short Tandem Target Mimic (STTM)。该方法通过设计合成一段短的特异 DNA 序列,其中的 2 个序列与目标 miRNA 互补配对,但是互补配对被一个 3 碱基错配环打断,错配环使该序列结合 miRNA 后不能被剪切,从而使目标 miRNA 的表达量降低。在棉花、拟南芥和动物 miRNA 研究中显示,STTM 技术可使 miRNA 的沉默效率达 95% 以上,是抑制 miRNA 活性最有效的方法之一^[41-42]。

3 共生相关 miRNA 研究进展

即使深度测序已经被广泛地应用于发掘 miRNA 的研究,但已报道的共生相关 miRNA 的数量仍然十分稀少。共生相关 miRNA 研究主要集中于豆科植物—根瘤菌系统^[43]。为了研究在根瘤发育早期的调控因子, SUBRAMANIAN 等^[44]构建了根瘤菌侵染大豆根部的 cDNA 文库,研究中发现了 20 个保守 miRNA 家族和 35 个新发现的 miRNA 家族,许多 miRNA 在根瘤菌侵染后的表达量发生变化。miRNA 也被证明在成熟根瘤中起作用。LELANDAIS-BRIERE 等^[45]构建了蒺藜苜蓿根尖及成熟根瘤的 miRNA 文库,检测到 36 个保守的 miRNA 家族和 100 个新发现的 miRNA。经过原位杂交,miR172 和 miR398 在根瘤与根结合部位富集,可能在细胞分化或者细菌被释放到植物细胞质的过程中起作用。WANG 等^[46]制备了根瘤侵染后期的 miRNA 文库,得到的 miRNA 序列较多属于 4 个基因家族,而这些基因家族都被证明与结瘤相关;预测的靶基因许多是转录因子、植物抗逆及激素信号传导相关基因。

目前已有 AM 真菌定殖相关 miRNA 的报道。由于植物缺磷则 AM 菌根数量可能增多^[47],因而 AM 菌根共生与磷密切相关,早期研究主要集中于 AM 菌根共生及磷素水平相关 miRNA 的分析^[48]。利用基因芯片筛选,GU 等^[49]分析了不同磷水平及 AM 菌根定殖条件下番茄根和叶组织内 miRNA 的变化,其中 AM 共生引起了番茄叶片中 miR395、miR779.1、miR840 和 miR867 的表达变化,而磷缺乏和 AM 共生引起根中的

miR158 和叶片中的 miR837-3p 的变化。BRANSCHIED 等^[50]分析了 miR399 与 AM 共生和磷利用的关系。磷缺乏条件下, miR399 及其前体表达量增加, AM 共生植株的 5 个 miR399 家族的前体表达量高于非共生植株; AM 共生信号提高了 miR399 的表达而降低了磷吸收相关基因 PHO2 的活性。此外, BRANSCHIED 等^[51]也发现了 miR171 基因家族的新成员—miR171h; miR171h 影响根瘤发育, 同时也影响菌根定殖。

DEVERS 等^[38,52]首次系统的对 AM 菌根共生相关 miRNA 及其靶基因进行了鉴定。利用高通量测序和降解组测序, 在蒺藜苜蓿中发现了 243 个新 miRNA, 185 个 miRNA 或 miRNA 剪切的靶基因, 许多靶基因都与 AM 菌根共生密切相关。目前仅有少数几个菌根共生相关 miRNA 被系统的研究。LAURESSERGUES 等^[53]对 miR171h 及其靶基因的相互作用进行了分析。当菌根菌定殖后, miR171h 在根的延长区的表达量上调。过表达 miR171h 后, 菌根菌定殖数量明显降低; 而表达抗 miR171h 剪切的突变靶基因, 菌根菌定殖数量则明显提高。推测菌根因子 (Myc-LCOs) 诱导菌根侵入后, 而植物通过 miRNA 来负调控靶基因来阻止真菌过度定殖。此外, 研究中还发现 miR171h 与其靶基因 NSP2 可能在菌根植物中高度保守。BAZIN 等^[54]研究了 miR396 对根分裂和菌根定殖的影响。过表达 miR396b 前体引起 6 个生长调控因子基因 (Mt-GRF) 和 2 个转录因子 bHLH79-like 基因表达下调, 同时菌根数量降低且根生长降低; 而 miR36 被抑制后, 菌根数量和根质量增加。

4 展望

受研究手段限制, 植物 miRNA 的相关研究主要围绕着 miRNA 的发掘、鉴定、靶基因预测以及抗胁迫研究, 而对 miRNA 功能研究较少。当前, 菌根共生相关 miRNA 的研究较少, 仅少量共生相关 miRNA 的功能被解析。菌根作为一种特殊的共生体, miRNA 在参与共生植物的表达调控中可能存在一些独特的作用, 因而探索这些调控机制具有重要的科学意义。此外, 当前的共生相关 miRNA 研究主要围绕着 AM 进行, 其它类型菌根共生相关 miRNA 也有待于进一步发掘。

参考文献

- [1] 严忠海. DNA 甲基化修饰与内源性 miRNA 对珠蛋白基因表达调控的研究[D]. 上海: 上海交通大学, 2008.
- [2] 徐涛, 张富春. 植物 miRNA 抗胁迫机理研究进展[J]. 生物技术通报, 2008(5): 5-9.
- [3] 沈亚欧, 林海建, 张志明, 等. 植物逆境 miRNA 研究进展[J]. 遗传, 2009, 31(3): 227-235.
- [4] 刘静, 刘洁, 金海如. 丛枝菌根真菌菌剂的生产及应用概述[J]. 贵州农业科学, 2012, 40(2): 79-83.
- [5] 伏鸿峰. 大兴安岭野生笃斯越桔生物生态学特性及其繁育技术研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
- [6] 曹凤娟. 土生空团菌的培养特性及其对宿主植物簇生作用研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2011.
- [7] 袁军. 越桔菌根真菌分离及其对越桔生长结果的影响[D]. 重庆: 西南农业大学, 2005.
- [8] 吴强盛. 丛枝菌根真菌对柑橘抗旱性的作用及其机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2006.
- [9] 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]. 植物学报, 2007, 24(6): 703-713.
- [10] 金丹凤. 小分子 RNA 在豆科植物与微生物共生过程中的表达与调控研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2014.
- [11] 杨友联, 刘作易. 兰科菌根真菌在兰科植物生长发育中的作用与应用[J]. 种子, 2005, 24(5): 55-58.
- [12] 吴静萍, 钱吉, 郑师章. 兰花菌根菌分泌物成分的初步分析[J]. 应用生态学报, 2002, 13(7): 845-848.
- [13] 彭剑涛. 外生菌根真菌氮、钾营养特性及其对汞胁迫的反应[D]. 重庆: 西南大学, 2010.
- [14] 舒波. 丛枝菌根真菌促进枳磷吸收效应及其机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [15] 陶红群, 李晓林, 张俊伶. 丛枝菌根菌丝对重金属元素 Zn 和 Cd 收的研究[J]. 环境科学学报, 1998, 18(5): 545-548.
- [16] 黄艺, 黄志基. 外生菌根与植物抗重金属胁迫机理[J]. 生态学杂志, 2005, 24(4): 422-427.
- [17] 吉春龙, 田萌萌, 马继芳, 等. 丛枝菌根真菌对植物营养代谢与生长影响的研究进展[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2010, 33(3): 303-309.
- [18] 张林平, 齐国辉, 郭强, 等. 丛枝菌根真菌对君迁子幼苗生长及抗寒性的影响[J]. 河北果树, 2003(6): 6-10.
- [19] 魏源, 王世杰, 刘秀明, 等. 丛枝菌根真菌及在石漠化治理中的应用探讨[J]. 地球与环境, 2012, 40(1): 84-91.
- [20] RUIZLOZANO J M, AZCON R, PALMA J M. Superoxide dismutase activity in arbuscular mycorrhizal *Lactuca sativa* plants subjected to drought stress[J]. New Phytologist, 1996, 134: 327-333.
- [21] GHORBANLI M, EBRAHIMZADEH H, SHARIFI M. Effects of NaCl and mycorrhizal fungi on antioxidative enzymes in soybean[J]. Biologia Plantarum, 2004, 48(4): 575-581.

- [22] 赵平娟,安峰,丁明.菌根菌提高植物抗病机理的研究[J].西北林学院学报,2004,19(1):93-97.
- [23] 袁爱平,张福耀,毛雪,等.miRNAs与植物生长发育的调控[J].植物生理学通讯,2004,40(4):516-520.
- [24] GEISLER A,FECHNER H. MicroRNA-regulated viral vectors for gene therapy[J]. World Journal of Experimental Medicine,2016,6(2):37-54.
- [25] 张平.小鼠着床前胚胎MiR-125a,miR-259和miR-181b表达的实验研究[D].西安:第四军医大学,2009.
- [26] DEVERS E A,TEPLY J,RAINERT A,et al. An endogenous artificial microRNA system for unraveling the function of root endosymbioses related genes in *Medicago truncatula*[J]. BMC Plant Biology,2013,13(1):82.
- [27] 解亚坤.水稻miR393基因家族的表达模式及其对植株生长发育的影响[D].杭州:浙江大学,2011.
- [28] 丛立新,张金玉,赵志辉.miRNA的鉴定及检测方法的概述[J].饲料工业,2014,35(3):58-60.
- [29] 鲁玉柱,封振,边黎颖,等,植物发育与microRNA[J].西北植物学报,2009,29(5):867-873.
- [30] 罗中钦.大豆逆境胁迫相关microRNA的发掘与验证[D].北京:中国农业科学院,2011.
- [31] 张卓远,付汉江,吕星,等.miRNA功能研究进展[J].军事医学科学院院刊,2005,29(6):571-575.
- [32] 丛立新,张金玉,赵志辉.miRNA的鉴定及检测方法的概述[J].饲料工业,2014,35(3):58-60.
- [33] 董森,黄越,陈文铎.降解组测序在植物miRNA研究中的应用[J].植物学报,2013,48(3):344-353.
- [34] 周立敬,高飞,马亭亭,等.植物MicroRNA的特点与研究方法[J].生物技术通报,2011,38(5):15-20.
- [35] 许建.肝癌组织中异常表达基因microRNA结合位点遗传变异及肝癌患者血清microRNA的研究[D].北京:北京协和医学院,2011.
- [36] 丁建栋.基于序列分析的MicroRNA计算研究[D].上海:复旦大学,2012.
- [37] LI H,DENG Y,WU T,et al. Misexpression of miR482,miR1512, and miR1515 increases soybean nodulation[J]. Plant Physiology,2010,153:1759-1770.
- [38] XU G X,YIN Y,GUO J,et al. Composition comprising endostatin and RNAi molecules and the use thereof: WO/2012/155328[P]. 2012-11-22.
- [39] FRANCO-ZORRILLA J M,VALLI A,TODESCO M,et al. Target mimicry provides a new mechanism for regulation of microRNA activity[J]. Nature Genetics,2007,39(8):1033.
- [40] TANG G,YAN J,GU Y,et al. Construction of short tandem target mimic (STTM) to block the functions of plant and animal microRNAs[J]. Methods,2012,58(2):118-125.
- [41] YAN J,GU Y,JIA X,et al. Effective small RNA destruc-
tion by the expression of a short tandem target mimic in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell,2012,24:415-427.
- [42] GU Z,HUANG C,LI,F,et al. A versatile system for functional analysis of genes and microRNAs in cotton[J]. Plant Biotechnology Journal,2014,12(5):638-649.
- [43] BAZIN J,BUSTOSSANMAMED P,HARTMANN C,et al. Complexity of miRNA-dependent regulation in root symbiosis[J]. Phil Trans R Soc B,2012,367:1570-1579.
- [44] SUBRAMANIAN S,FU Y,SUNKAR R,et al. Novel and nodulation-regulated microRNAs in soybean roots[J]. BMC Genomics,2008,9(1):160.
- [45] LELANDAIS-BRIERE C,NAYA L,SALLET E,et al. Genome-wide *Medicago truncatula* small RNA analysis revealed novel microRNAs and isoforms differentially regulated in roots and nodules[J]. The Plant Cell,2009,21(9):2780-2796.
- [46] WANG Y,LI P,CAO X,et al. Identification and expression analysis of miRNAs from nitrogen fixing soybean nodules[J]. Biochem Biophys Res Commun,2009,378(4):799-803.
- [47] 李媛媛,王晓娟,豆存艳,等.四种宿主植物及其不同栽培密度对AM真菌扩繁的影响[J].草业学报,2013,22(5):128-135.
- [48] 岳献荣,贾广军,张丽,等.菌根与滇池流域磷素迁移研究进展与展望[C].生态清洁小流域与美丽乡村建设国际研讨会论文集,2014:136-146.
- [49] GU M,XU K,CHEN A,et al. Expression analysis suggests potential roles of microRNAs for phosphate and arbuscular mycorrhizal signaling in *Solanum lycopersicum*[J]. Physiologia Plantarum,2010,138:226-237.
- [50] BRANSCHIED A,SIEH D,PANT B D,et al. Expression pattern suggests a role of miR399 in the regulation of the cellular response to local Pi increase during arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions,2010,23:915-926.
- [51] BRANSCHIED A,DEVERS E A,MAY P,et al. Distribution pattern of small RNA and degradome reads provides information on miRNA gene structure and regulation[J]. Plant Signal Behav,2011,6(10):1609-1611.
- [52] DEVERS E A,BRANSCHIED A,MAY P,et al. Stars and symbiosis: MicroRNA and micro-RNA mediated transcript cleavage involved in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Plant Physiol,2011,156(4):1990-2010.
- [53] LAURESSERGUES D,DELAUX P,FORMEY D,et al. The microRNA miR171h modulates arbuscular mycorrhizal colonization of *Medicago truncatula* by targeting NSP2[J]. The Plant Journal,2012,72:512-522.
- [54] BAZIN J,KHAN G,COMBIER J,et al. miR396 affects mycorrhization and root meristem activity in the legume *Medicago truncatula*[J]. The Plant Journal,2013,74:920-934.

药用植物内生真菌的研究进展

赵 欢

(西华师范大学 生命科学院/西南野生动植物资源保护省部共建教育部重点实验室,四川 南充 637009)

摘要:药用植物内生真菌资源丰富,通过与药用植物的“协同进化”,可产生与宿主植物相同或相似的次生代谢产物。药用植物内生真菌可产生丰富多样的次生代谢产物,具有抗肿瘤、抗氧化、抗菌、抗病毒、促进植物生长和促进药用植物的次生代谢产物合成等作用。该研究对近5年来药用植物内生真菌研究的主要内容及研究现状进行了综述,并对该研究领域中存在的若干问题进行了探讨,以期为药用植物内生真菌的研究提供参考依据。

关键词:药用植物;内生真菌;分离鉴定;次生代谢产物;生物学活性

中图分类号:R 282.71 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)13-0170-06

植物内生真菌指那些在其生活史的一定阶段或全部阶段生活于健康植物内,被感染的宿主植物(至少暂时)不表现出外在病症的一类真菌^[1-2]。其主要位于植物体的根、茎、叶、花、果实和种子等器官、组织的细胞或细胞间隙,具有丰富的生物多样性^[3]。已有的研究表明,通过长期的协同进化,

作者简介:赵欢(1982-),女,四川雅安人,博士,讲师,现主要从事药用植物内生真菌资源的开发与利用等研究工作。
E-mail:zhaohuan_2010@163.com.

基金项目:西华师范大学博士启动基金资助项目(15E025);四川省教育厅重大培育资助项目(15CZ0015)。

收稿日期:2017-02-16

某些药用植物内生真菌可合成与宿主植物相同或相似的活性物质^[4]。对药用植物内生真菌及其次生代谢产物进行开发利用,可缓解药用植物资源匮乏、栽培药材品质下降等问题,具有重大的经济价值。现总结了近5年来药用植物资源内生真菌的分离鉴定、类群多样性、次级代谢产物分离纯化及生物学活性等方面的研究,以期为研究药用植物内生真菌提供参考依据。

1 药用植物内生真菌的分离鉴定

1.1 表面消毒

药用植物内生真菌的分离方法有组织表面消

Advances in miRNA Research Related to Mycorrhizal Symbiosis

BAI Long¹, LI Lili², YANG Hongyi¹

(1. College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040; 2. Forestry Research Institute of Heilongjiang Province, Harbin, Heilongjiang 150081)

Abstract: Mycorrhizal symbiosis is a strange biological phenomenon in the process of long-term co-evolution between plants and fungi, it promotes the plants' growth and enhances the resistance of plants. MicroRNA(miRNA) plays an important role in mycorrhizal symbiosis. This study reviewed the latest advances in mycorrhizal symbiosis-related miRNA's research, to provide new idea for deep understand to function of miRNA related to mycorrhizal symbiosis.

Keywords: mycorrhiza; symbiosis; miRNA