

· 热点评述 ·

既主内政，又辖外交——以PHR为中心的基因网络 调控植物-菌根真菌的共生

刘栋*

清华大学生命科学学院，植物生物学研究中心，北京 100084

摘要 磷是植物生长发育必需的大量矿质营养元素，但自然界大部分土壤都存在严重缺磷的问题。为了适应这一营养逆境，植物演化出一系列低磷胁迫应答反应。通过改变基因的转录水平调控低磷胁迫应答反应，而转录因子PHR1在调控植物对低磷胁迫的转录响应中起关键作用。此外，大部分陆生植物还能与丛枝菌根真菌建立共生关系，通过丛枝菌根真菌更有效地从土壤中获得磷元素。最近，中国科学院分子植物科学卓越创新中心王二涛研究组发现，以PHR为中心的转录调控网络控制植物-丛枝菌根真菌共生的建立。因此，PHR不但在维持植物细胞自身的磷稳态中发挥作用，而且参与植物与外界微生物的相互作用，为植物有效地从环境中获得磷元素提供了另外一条途径。

关键词 低磷胁迫，转录响应，PHR转录因子，基因网络，丛枝菌根，植物-丛枝菌根共生

刘栋 (2021). 既主内政，又辖外交——以PHR为中心的基因网络调控植物-菌根真菌的共生. 植物学报 56, 1–4.

磷是植物生长发育必需的大量矿质营养元素。它是生物大分子如核酸、磷脂和ATP的结构组分，并参与光合作用、能量代谢以及细胞信号转导等许多重要的生物学过程。但自然界大部分土壤都存在严重缺磷的问题。为了应对这一营养逆境，植物在漫长的历史中演化出一系列应答反应，以使其在缺磷条件下更好地生存和生长(López-Arredondo et al., 2014)。这些应答反应包括植物根构型的变化，根部磷吸收速率的增加，分泌大量的酸性磷酸酶和核酸酶，合成糖脂和硫脂来代替生物膜上的磷脂，积累淀粉、可溶性糖类和花青素等。此外，对于大多数陆生植物来说，其根系还能与菌根真菌形成共生关系。例如，丛枝菌根真菌的菌丝侵入根部细胞后，可在皮层细胞内形成丛枝结构，与宿主交换营养物质(Smith et al., 2011) (图1)。宿主植物以脂肪酸为主要形式为菌根真菌提供碳源，而菌根真菌则可以从土壤中吸收磷素，进而提供给宿主植物(Jiang et al., 2017; Luginbuehl et al., 2017)。由于菌根真菌的菌丝可以延伸到离宿主植物根部较远的位置吸收磷素，因而可以在一定程度上缓解植物的缺磷问题，从而与寄主植物形成一种互利互

惠的关系。

植物对低磷胁迫做出的一系列形态发育和生理生化的应答反应，很大程度是在转录水平受到调控。在低磷胁迫条件下，植物中大量基因的表达被上调或受到抑制。AtPHR1是调控拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)对低磷胁迫转录响应的关键转录因子(Rubio et al., 2001)。AtPHR1属于一个含有15个成员的MYB类转录因子家族，其中每个成员皆含有1个结合DNA的MYB结构域和1个参与蛋白-蛋白互作的coiled-coil结构域。MYB结构域特异性地结合低磷响应基因启动子上的序列(5'-GNATATNC-3')，称为P1BS (PHR1-binding sequence)元件。当PHR1和该家族中另一成员PHL1 (PHR1-like 1)被同时敲除时，约有70%的低磷响应基因表达受到影响(Bustos et al., 2010)。除了PHL1，该家族其它3个成员(PHL2、PHL3和PHL4)在调控低磷转录响应中也发挥一定作用，但其作用效果与PHL1相似，皆没有PHR1的作用强(Sun et al., 2016; Wang et al., 2018)。PHR家族成员对低磷转录响应的调控作用在其它植物种类中也被证实。在水稻(*Oryza sativa*)中，有4个PHR家族成员(OsPHR1–

收稿日期: 2021-10-12; 接受日期: 2021-10-18

基金项目: 科技部重大研发计划(No.2016YFD0100700)和国家自然科学基金(No.318870236)

* E-mail: liu-d@mail.tsinghua.edu.cn

OsPHR4), 其中, 在功能上与拟南芥PHR1相对应的是OsPHR2 (Zhou et al., 2008)。

在拟南芥和水稻中, 还发现一类含SPX结构域蛋白(SPX蛋白)对植物的低磷转录响应起负调控作用。拟南芥和水稻分别含有4个和6个SPX蛋白。水稻和拟南芥SPX1分别是PHR1/OsPHR2转录活性的抑制子(Puga et al., 2014; Wang et al., 2014)。在磷充足(高磷)条件下, 拟南芥SPX1和PHR1以磷酸肌醇为粘合剂形成复合物, 阻止PHR1与DNA结合, 从而抑制低磷响应基因的表达。当植物在低磷条件下生长时, 由于磷酸肌醇水平降低, PHR1从SPX1处游离出来,

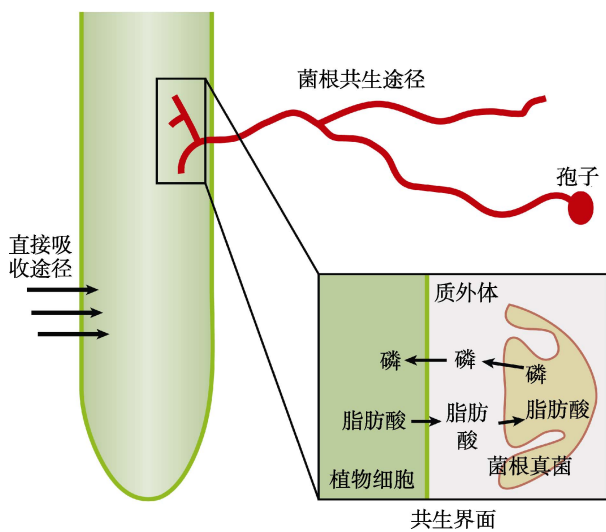


图1 植物从土壤中获得磷素的两种途径
(1) 根表皮细胞直接从土壤中吸收磷素; (2) 植物根皮层细胞与丛枝菌根真菌形成共生关系, 丛枝菌根真菌的菌丝从土壤中吸收磷素, 再提供给植物根组织。

Figure 1 Two pathways for plants to obtain Pi from soil
(1) Root epidermal cells uptake Pi from soil directly; (2) Root cortex cells form symbiosis with arbuscular mycorrhiza fungi which uptake Pi from soil and provide them to root tissues.

结合到低磷响应基因启动子的P1BS元件上, 触发低磷响应基因的表达(Wild et al., 2016; Dong et al., 2019)。SPX-PHR可以说是植物调控低磷胁迫转录响应的核心模块(图2)。

近期, 中国科学院分子植物科学卓越创新中心王二涛研究组在*Cell*杂志上发表了一项重要研究成果。该研究表明, 以PHR为中心的转录调控网络在调控水稻与丛枝菌根真菌建立共生关系中发挥关键作用, 从而将SPX-PHR模块在调控植物磷营养中的功能扩展到与外部微生物进行通讯交流, 即调控植物与微生物有效地建立起共生关系(Shi et al., 2021)。

王二涛研究组首先在水稻中选择了51个基因的启动子, 采用酵母单杂交法对水稻中1 570个转录因子进行筛选。这51个启动子均来源于植物-菌根共生相关基因。通过筛选他们发现了一个由47个启动子和266个转录因子紧密连接的网络, 将其命名为酵母单杂交丛枝菌根共生网络(yeast-one-hybrid network for arbuscular mycorrhiza symbiosis, YAM)。这266个转录因子来自至少11个不同的基因家族。与菌根共生发生在植物的根中相一致, YAM中有72%的转录因子在根中表达, 其中19个转录因子的表达受菌根共生诱导。这些转录因子中有6个在水稻和其它植物种类中对建立菌根共生关系起重要作用。YAM中还有一些转录因子在植物激素, 包括乙烯、生长素和茉莉素的信号转导中扮演着关键角色。为了验证YAM中的一些重要节点(node)在丛枝菌根定殖中的作用, 王二涛研究组对一些水稻突变体进行分析。OsEIL2参与水稻中的乙烯信号转导, 前期研究显示其RNAi植株对乙烯的敏感性下降。他们发现在OsEIL2 RNAi植株中, 菌根定殖效率提高, 而且一些受菌根定殖诱导的标志基因, 如OsPT11、OsAM1和OsHA1的表达也相应升高。OsARF12和OsARF25参与生长素信号介导的主

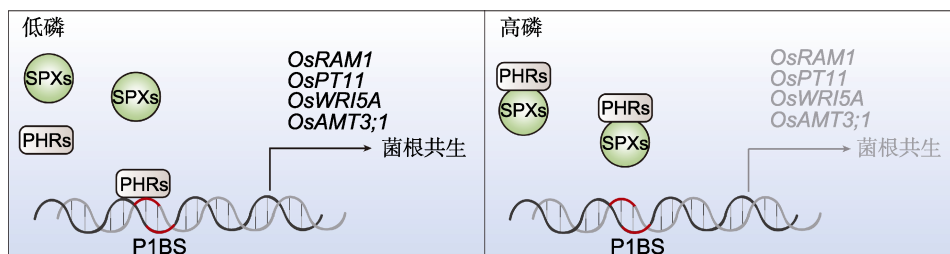


图2 SPX-PHR信号转导模块调控水稻-丛枝菌根共生的模式图

Figure 2 A diagram showing how SPX-PHR regulates arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice

根生长, 负调控磷稳态。相应地, *Osarf12/25*双突变体菌根定殖效率降低。以上结果验证了YAM中一些重要作用节点确实参与植物-菌根共生关系的形成。

王二涛研究组对YAM的进一步分析显示, *OsPHR1/2/3*可以激活受试的51个启动子中的25个, 包括关键转录因子*OsRAM1*、*OsRAD1*和*OsWRI5A*, 磷转运蛋白*OsPT11*, 以及氨转运蛋白*OsAMT3;1*。而*OsRAM1*、*OsRAD1*和*OsWRI5A*本身已被证明可调控许多与菌根共生相关的基因, 从而构成一条正反馈回路。采用计算生物学的方法, 他们预测受菌根共生调控的基因中, 有42%受*OsPHR1/2/3*直接调控, 45%受*OsPHR1/2/3*间接调控。这些基因启动子中许多都含有P1BS序列。实验结果表明, P1BS元件对菌根共生诱导基因的表达是必需的。上述结果说明, *OsPHR1/2/3*很可能是整个调控网络中的关键节点, 且其作用于信号转导途径的上游。

随后, 他们发现, 虽然*OsPHR1/2/3*在根的总基因转录水平并不受菌根共生的诱导, 但它们的表达水平在有丛枝结构的细胞中比菌根真菌未侵入的细胞中要高很多。相应地, 菌根真菌对*Osphr2*突变体的侵染能力大幅降低。通过对野生型和*Osphr2*突变体在菌根真菌侵染和不侵染条件下的转录组进行比较, 发现*OsPHR2*基因突变改变了63%的菌根共生响应基因的表达水平。相反, 过表达*OsPHR1*或*OsPHR2*则显著增强菌根共生能力。此外, 即使在菌根真菌不侵染的情况下, 过表达*OsPHR2*也能部分诱导菌根共生相关标志基因的表达, 但表达水平远低于菌根共生诱导的水平。这说明要完全诱导这些基因的表达, 还需要其它与共生相关的因子参与。

由于SPX蛋白通过抑制PHR的功能来调控磷稳态(Liu et al., 2010), 王二涛研究组推测SPX可能会抑制以PHR为中心的网络对菌根共生的促进作用。进一步的实验证明, SPX蛋白确实可以抑制PHR介导的一些菌根共生相关基因的表达(图2)。过表达*OsSPX1*和*OsSPX2*可显著降低水稻-菌根共生, 但*Osspx1/spx2*双突变体的菌根定殖能力与野生型差异不大。这可能是遗传冗余造成的。他们还运用基因编辑的方法获得了*Osspx1/2/3/5*四突变体。四突变体表现出明显的共生诱导标志基因表达增强及菌根定殖能力提高。最近, *The Plant Cell*杂志上发表的一篇文章也同样证明SPX蛋白在蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)-菌根共生关系的建立中起重要作用(Wang et

al., 2021)。

Shi等(2021)的研究结果表明, 在漫长的演化过程中, 以SPX-PHR为中心的信号转导模块不仅在调控植物自身对低磷胁迫的转录响应中起关键作用, 而且在植物与外界有益微生物建立互利共生关系中也行使重要功能。这一结果为解析植物适应营养逆境的分子机制开启了新视角。

致谢 本文中的图片由中国科学院分子植物科学卓越创新中心王二涛研究员提供, 在此表示诚挚的感谢。

参考文献

- Bustos R, Castrillo G, Linhares F, Puga MI, Rubio V, Pérez-Pérez J, Solano R, Leyva A, Paz-Ares J (2010). A central regulatory system largely controls transcriptional activation and repression responses to phosphate starvation in *Arabidopsis*. *PLoS Genet* 6, e1001102.
- Dong JS, Ma GJ, Sui LQ, Wei MW, Satheesh V, Zhang RY, Ge SH, Li JK, Zhang TE, Wittwer C, Jessen HJ, Zhang HM, An GY, Chao DY, Liu D, Lei MG (2019). Inositol pyrophosphate InsP8 acts as an intracellular phosphate signal in *Arabidopsis*. *Mol Plant* 12, 1463–1473.
- Jiang YN, Wang WX, Xie QJ, Liu N, Liu LX, Wang DP, Zhang XW, Yang C, Chen XY, Tang DZ, Wang ET (2017). Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science* 356, 1172–1175.
- Liu F, Wang ZY, Ren HY, Shen CJ, Li Y, Ling HQ, Wu CY, Lian XM, Wu P (2010). OsSPX1 suppresses the function of OsPHR2 in the regulation of expression of OsPT2 and phosphate homeostasis in shoots of rice. *Plant J* 62, 508–517.
- López-Arredondo DL, Leyva-González MA, González-Morales SI, López-Bucio J, Herrera-Estrella L (2014). Phosphate nutrition: improving low-phosphate tolerance in crops. *Annu Rev Plant Biol* 65, 95–123.
- Luginbuehl LH, Menard GN, Kurup S, Van Erp H, Radhakrishnan GV, Breakspear A, Oldroyd GED, Eastmond PJ (2017). Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plants. *Science* 356, 1175–1178.
- Puga MI, Mateos I, Charukesi R, Wang ZY, Franco-Zorrilla JM, de Lorenzo L, Irigoyen ML, Masiero S, Bustos R, Rodríguez J, Leyva A, Rubio V, Sommer H, Paz-Ares J (2014). SPX1 is a phosphate-dependent inhibitor of Phosphate Starvation Response 1 in *Arabidopsis*. *Proc*

Natl Acad Sci USA 111, 14947–14952.

Rubio V, Linhares F, Solano R, Martín AC, Iglesias J, Leyva A, Paz-Ares J (2001). A conserved MYB transcription factor involved in phosphate starvation signaling both in vascular plants and in unicellular algae. *Genes Dev* 15, 2122–2133.

Shi J, Zhao B, Zheng S, Zhang X, Wang X, Dong W, Xie Q, Gang W, Xiao Y, Chen F, Yu N, Wang E (2021). A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis. *Cell* <https://doi.org/10.1016/j.cell.202109.030>.

Smith SE, Jakobsen I, Grønlund M, Smith FA (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiol* 156, 1050–1057.

Sun LC, Song L, Zhang Y, Zheng Z, Liu D (2016). *Arabidopsis* PHL2 and PHR1 act redundantly as the key components of the central regulatory system controlling transcriptional responses to phosphate starvation. *Plant Physiol* 170, 499–514.

Wang P, Snijders R, Kohlen W, Liu JY, Bisseling T, Limpens E (2021). Medicago SPX1 and SPX3 regulate phosphate homeostasis, mycorrhizal colonization, and arbuscule degradation. *Plant Cell* doi: 10.1093/plcell/koab206.

Wang Z, Zheng Z, Song L, Liu D (2018). Functional characterization of *Arabidopsis* PHL4 in plant response to phosphate starvation. *Front Plant Sci* 9, 1432.

Wang ZY, Ruan WY, Shi J, Zhang L, Xiang D, Yang C, Li CY, Wu ZC, Liu Y, Yu YN, Shou HX, Mo XR, Mao CZ, Wu P (2014). Rice SPX1 and SPX2 inhibit phosphate starvation responses through interacting with PHR2 in a phosphate-dependent manner. *Proc Natl Acad Sci USA* 111, 14953–14958.

Wild R, Gerasimaite R, Jung JY, Truffault V, Pavlovic I, Schmidt A, Saiardi A, Jessen HJ, Poirier Y, Hothorn M, Mayer A (2016). Control of eukaryotic phosphate homeostasis by inositol polyphosphate sensor domains. *Science* 352, 986–990.

Zhou J, Jiao F, Wu Z, Li Y, Wang X, He X, Zhong W, Wu P (2008). OsPHR2 is involved in phosphate-starvation signaling and excessive phosphate accumulation in shoots of plants. *Plant Physiol* 146, 1673–1686.

Managing Both Internal and Foreign Affairs—A PHR-centered Gene Network Regulates Plant-mycorrhizal Symbiosis

Dong Liu*

Center of Plant Biology, School of Life Sciences, Tsinghua University, Beijing 100084, China

Abstract Phosphorus is a macronutrient essential for plant growth and development, however, phosphate (Pi), the major form of phosphorus absorbed by plants, is quite limiting in soil. To cope with this nutritional stress, plants have evolved an array of adaptive responses, which are largely regulated by changing gene expression in response to Pi deficiency. The transcription factor, PHR1 plays a key role in regulating plant transcriptional response to Pi deficiency. Besides, most land plants can form symbiosis with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi, through which plants can obtain Pi from soil more effectively. Recently, the research group of Ertao Wang of Center for Excellence in Molecular Plant Science, Chinese Academy of Sciences, reported that a PHR-centered gene regulatory network plays an essential role in promoting plant-AM symbiosis. Therefore, PHR not only functions in maintaining plant Pi homeostasis, but also in communicating with beneficial microorganisms in the environments, which provides another route for plants to obtain Pi from soil.

Key words low phosphate stress, transcriptional response, PHR transcription factor, gene network, arbuscular mycorrhiza, plant-arbuscular mycorrhizal symbiosis

Liu D (2021). Managing both internal and foreign affairs—a PHR-centered gene network regulates plant-mycorrhizal symbiosis. *Chin Bull Bot* 56, 1–4.

* E-mail: liu-d@mail.tsinghua.edu.cn