抱歉师兄，我很努力地翻译了但还是不太顺畅，其中黄色高亮部分是我不会翻译的，红色字体是我认为的重点，后面那个思维导图可能也不够清晰，仅供参考吧。麻烦你多费心修改了！

**The role of nutrient balance in shaping plant root-fungal interactions: facts and speculation**

**营养平衡在塑造植物根-真菌互作中的作用：事实和推测**

Izabela Fabianska, Esperanza Sosa-Lopez and Marcel Bucher

**微生物群定殖植物根及其附近被证明不仅仅是随机的关联，而是组成了宿主选择的微生物群体，至少在某种程度上如此。植物的生理状态特别是营养状态，促使植物形态和代谢发生变化，进而对微生物群施加选择压力。众所周知，宿主植物的低磷酸盐状态激活了宿主根系与丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi，AMF)共生关联的分子机制。我们假设植物对营养变化的反应影响根-菌界面的过程，这些过程也促进或抑制根与除AMF以外的微生物类群的相互作用。因此，这些相互作用的基本机制将在AM宿主和非宿主植物中共享。对维持植物营养稳态所涉及过程的详细了解有助于制定新的策略，将主要的寄生或共生植物-微生物相互作用调整为有益的关联。**

**Introduction**

在陆地生态系统中，植物不断暴露于微生物群，其与它们的光合作用宿主之间存在互利、共生和寄生(甚至致病)关系[1，2]。微生物利用过多的化学物质例如挥发物和激素与植物沟通[3]。植物通过识别微生物相关分子模式(MAMP) 来感知微生物，MAMP是一种能触发被称为MAMP触发免疫(MTI)的植物先天免疫反应的分子特征 [4]。人们可能会认为，自然环境中植物的先天免疫总是由无处不在的微生物诱导，但由于防御带来了成本，例如生长减少[5]，不断暴露在微生物中的植物会变小。值得注意的是，关于植物先天免疫的知识大多建立在与病原体的二元相互作用的研究中，而在自然界中，植物与大量的微生物相互作用，这些微生物之间也有相互作用[6]。关于植物免疫是如何嵌入到有益微生物的反应中的人们知之甚少，但一些MTI相关的受体激酶不仅与致病有关，而且还与共生互作有关[7，8？，9]。因此，考虑到空间上复杂的土壤中的holobiont全息生物(植物宿主与其微生物群共存) ，需要重新审视植物防御的概念[10]。

植物确实激活了防御相关或共生相关的基因，不仅在它们的地上或地下器官上或内存在微生物时，而且还响应包括代谢扰动在内的细胞内稳态的不平衡。例如，将编码初级代谢的外源酶的转基因导入植物细胞可以影响宿主糖代谢，进而增强对病原体的抗性[11，12]。当增殖的根系暴露于不同营养浓度时，常会发生稳态不平衡[13]。土壤微生物是土壤碳、磷和氮循环的组成部分[14，15]，因此对植物生长至关重要。鉴于气候变化和预测的磷危机[16]，作物生产中的可持续农业和土壤管理旨在平衡肥料投入，同时保持高产，并促进有益的植物-微生物相互作用[17]。值得注意的是，大多数陆地植物在营养缺乏时都会与土壤真菌形成共生体[18]。因此，在这篇综述中，我们介绍了近年来在理解植物营养稳态的调节、其对根相关土壤真菌的影响以及植物宿主中氮和磷之间的分子对话的参与方面的最新进展。

**Regulation of bidirectional nutrient transfer in AM symbiosis**

**AM共生中营养双向传递的调控**

陆地生态系统的植物殖民者已经出现了超过450百万年[19]，包括暴露于土壤的微生物群例如细菌和出现得更早的丝状真菌[20]。陆生植物的出现和成功是由古植物与真菌(菌根形成)共生体的进化促成的，因为共生信号通路中的基因早于第一批陆生植物并存在于它们的藻类祖先中[21，22？？]。最早的植物谱系，如所有其他苔类植物的基本姊妹群Haplomitriopsida，都被属于Mucoromycotina的真菌定殖，而早期发散的苔类和角苔被Mucoromycotina和Glomeromycotina寄生 [23，24]。

光合作用的过程将二氧化碳转化为糖，并为植物和相关微生物的生长提供燃料。植物和真菌之间的互惠共生涉及必需营养、有机碳和水的相互转移。在丛枝菌根与Glomeromycotina真菌的共生体(AMS)中，主要类型的菌根由大约70%的现存陆地植物[25，26] 形成，真菌向宿主植物提供磷(P)和其他元素如氮(N)[27]，以交换脂肪酸形式的有机碳[28？，29？，30？]和己糖[31]。众所周知，宿主植物控制AMS的形成，主要在其Pi状态较低时激活菌根特异性的磷酸盐运输(H2PO4？或Pi) [32-35]，这意味着这种互惠作用是由宿主营养状况调节的。这被进一步证实，来自WRINKLED基因家族的植物转录因子通过结合许多菌根调节基因的启动子序列中的顺式调节元件来调节这种共生，这些基因编码例如菌根特异的Pi转运蛋白PT4，H+-ATPase HA1和脂质合成基因如RAM2[36？？，37？？](图1)以Pi依赖的方式[36？？]。此外，植物的氮状态也负责维持功能性AMS[38]，因为*pt4*突变体仅在高硝酸盐中发育出功能障碍的丛枝，而在低硝酸盐或激活NH4+转运体AMT2；3的条件下，功能性丛枝的发育恢复[39，40]。提高我们对植物响应营养动态的分子机制的理解将有助于控制宿主生理，以优化与特定真菌和真菌群体的相互作用，从而使宿主受益。

**Interplay between plant nitrogen and phosphorus status**

**植物氮和磷状态之间的相互作用**

Pi和硝酸盐在AMS建立中的影响早些时候已经明确。例如，在苜蓿中，与仅Pi限制条件相比，Pi和硝酸盐的联合限制具有相加和系统效应，有利于AMF定殖增加。同时，植物表现出防御相关基因表达的改变和独角金内酯的生物合成中相关基因的上调 [41]。与这些结果一致，Nouri等人表明在硝酸盐缺乏下生长的矮牵牛促进AMS并抵消高Pi的抑制作用[38]。这些结果表明，植物的Pi和硝酸盐各自的状态，累积影响与AMF的相互作用。

在拟南芥和水稻中已经深入研究了Pi限制条件下调节Pi饥饿反应(PSR)的分子成分[42]。其中一个关键的转录因子是PHR1，它与Pi饥饿诱导(PSI)基因启动子中的P1BS元件结合[43，44]。拟南芥生长在Pi充分条件下时，SPX1蛋白及其同源蛋白作为PHR蛋白的Pi依赖抑制子[45]。PHR1活性被认为在控制AM特异性Pi运输中起作用[46，47]。

最近的证据表明硝酸盐信号在触发植物PSR中的调节作用。拟南芥的全基因组分析表明，硝酸盐影响85%的Pi调节基因[48]，其中主要的是PSR标记基因：IPS1，SPX1和PHT1；1。在没有硝酸盐的情况下，转录本水平被系统地下调，并依赖于硝酸盐转运子NRT1.1的活性[48]。有趣的是，*pho2*突变体中的硝酸盐效应受到了损害，它将泛素结合酶E2定位在硝酸盐和Pi信号之间的界面上，因为PHO2的存在也导致了NRT1.1转录本水平的增强[48]。理解NRT1.1和PSR相互作用特别相关，因为在单子叶植物水稻和小麦中的调节机制被证明是保守的[48]提高了在低硝酸盐和磷投入管理的土壤上定向改良作物的潜力。

胡等的报告[49？？]至少在Pi传感器SPX1的部分填补了双子叶植物和单子叶植物之间的知识鸿沟。作者描述了水稻中的一个调控模块，包括NRT1.1B，SPX4(分别是拟南芥NRT1.1和SPX1的同源物)和NBIP1。水稻在Pi限制条件下生长激活SPX4的降解，导致TFs PHR2和NLP3(分别为拟南芥PHR1和NLP7)的协同激活，从而启动Pi摄取和硝酸盐摄取反应。

一旦启动PSR信号级联，PHR1和NLP一起激活转录抑制子NIGT [50]。其结果是具有相反效果的基因表达的双重抑制。一方面，通过直接抑制硝酸盐转运蛋白、TF和与硝酸盐循环和动员相关的基因来减弱硝酸盐饥饿反应[51，52]。另一方面，NIGT直接针对PSR抑制子SPX1/2/4和PHO2，这对Pi摄取有积极影响[52]，因此导致平衡获取这两种大量营养素。

总体而言，该模型表明，在低Pi条件下，一旦硝酸盐吸收和信号减弱，植物的资源主要通过SPX1[52，49？？]的转录和翻译后调节定向于Pi的获得。此外，NIGT调节表明该机制在被子植物进化中是保守的[52，53]。这一新发现的硝酸盐和Pi信号之间的相互作用说明了实现营养稳态所需的复杂细微差别，这些知识需要被纳入旨在优化我们作物中N和P肥料使用的现代策略中。

**Mutual impact of plant nutrient and mycorrhizal status on the root-associated fungal microbiota**

**植物营养和根相关真菌微生物群菌根状态的相互影响**

在全世界范围内土壤类型肥力差异很大，这取决于地理位置(气候、地理、植被)，以及能够促进或阻碍农作物生长的物理化学和生物学特性组合的相应变化。对土壤的肥料投入不仅改变了植物可用营养的比例，而且也改变了生活在给定地区的整个微生物群落的营养比例。此外，微生物暴露于由植物营养状态的改变引发的根际环境中的植物介导的适应性，例如，根系形态的变化以及代谢物和质子的渗出。一些报告显示了长期或短期向土壤输入磷如何改变AM非宿主植物中与根相关的真菌群落[54？？，55，56？，57，58]。Pi施肥的影响引发了根系微生物群结构的中度变化，占变异的4.5-15%[56？，58]，并且与一些真菌目如Helotiales[54？，56？]等的较高流行率有关。将添加到土壤中的磷对真菌的直接影响从与施肥相关的植物宿主反应引发的间接修饰中解耦是具有挑战性的，这可以通过利用分根实验系统来实现[32]。拟南芥中，这是通过研究PSR受损突变体的真菌群落来解决的，这表明PHR1，PHL1，PHF1和PHO2对于在高P[56？，58]以及自然土壤中的低P施肥条件下建立根真菌微生物群是重要的[58]。结果表明，定殖根生态位的真菌受制于由宿主基因型和启动PSR的分子线索决定的过滤机制[56？，58]。由植物PSR驱动的根真菌群落的转变是否是以下因素的结果依然有待研究：(1)宿主对促进植物生长的真菌有益/互惠关联的适应策略 [54？？]，(2)根定殖者之间的生态位竞争和/或(3)改变了植物防御机制[59]。

在植物形成AMS的情况下，土壤施Pi肥引起根中真菌群落结构的微小变化，主要表现为AM真菌的丰度降低[57，60？]。有趣的是，在低Pi土壤中，通过宿主共同的共生信号途径或下游AMS特异基因的基因突变，在菌根宿主Lotus japonicus中形成功能性AMS的能力受损，触发真菌群落结构显着但轻微的不平衡[60？，61]。这些研究表明，菌根中缺乏充分发育的和有功能的丛枝与Ascomycota (包括Helotiales和Nectriaceae)的富集有关。这意味着AM真菌丰度低的根系生态位可以被当地土壤真菌群落的特定成员接管。然而，这些替代定殖剂并不完全补充野生型表型，例如，在缺乏功能性丛枝和AM真菌定殖减少的突变植物中，植物生物量和地上部P浓度仍然降低，PSR和氧化还原相关基因的表达增强[60？]。这突出了AMS在AM宿主表现中的特殊作用。

**Fungal members of microbiota beyond the glomeromycotina contribute to plant nutrition and growth**

**微生物群中glomeromycotina以外的真菌成员对植物营养和生长有贡献**

当通过维持共生体和宿主的合作而产生的成本不超过利益时，不同物种之间的互惠作用就会稳定下来。这表明，从互惠到非互惠阶段的转换可以发生在进化过程中，当互惠尚未变得过于专门化和共生丰度稀缺时[62]。更具体地说，当宿主植物开发出新的营养获取策略或当共生体被新的微生物伙伴取代时，AMS中真菌伙伴的分离可能已经在进化上得到稳定[63]。

因此，自定殖陆地以来，AMS的功能/服务实际上可能已经在与其他真菌的相互作用中得到补偿，他们随后形成了从AMS切换到与植物根的新的共生真菌相互作用的生理和遗传基础。因此，在概念上可以想象，AMS早期进化背后的基本遗传机制[22？？]在一定程度上被这些新出现的共生创新所采用。

虽然大多数陆地植物形成AMS，但十字花科植物是一个例外，因为它们失去了几个允许AMS发展的基因[64]。因此，全球使用的模式植物拟南芥被认为是AMF的非宿主。虽然这样， 拟南芥根中存在Glomeromycotina，类似于菌根宿主的情况[65]，表现为暴露于真菌后共生独角金内酯生物合成基因的上调，植物在相互作用的后期激活了代价高昂的防御过程，伴随着生长减少[65]。相反，有几个十字花科植物受益于Ascomycota和Basidiomycota的例子，表明发展替代伙伴关系以补偿丛枝菌根的缺失。其中包括向油菜提供氮素的Heteroconium chaetosPira，以及SerendiPita india，Colletotrichum tofieldiae和Helotiales sp.分离F229，向其宿主提供Pi[67-69，54？？]。因此，这些真菌在十字花科植物中部分表现出类似AM宿主中的AMF的特征。

在此背景下值得注意的是，拟南芥与Ascomycete Colletotrichum tofieldiae的有益相互作用由PSR系统控制，因此由植物P状态控制[69]。因此，人们很容易推测磷的有效性或植物的磷状态是在根微生物群背景下驱动共生性状进化的主要选择性力量。重要的是，Helotiales和C.tofieldiae是从在磷含量非常低土壤中生长的植物中分离出来的[54？？，69]，这表明低磷有效性是边缘土壤中新的根系共生体进化的驱动力。

在过去的二十年中，许多研究小组已经仔细地阐明了AMS发展的基本分子机制。这些研究产生的模型为将来研究植物根与Glomeromycotina以外的土壤真菌的进化上年轻的共生过程提供了自然指南。AM互惠共生被假设为进化上稳定，因为资源双向转移的控制是双向的，分别针对AM真菌和菌根宿主的机制[70]。维持C、P和其他资源的相互交换的分子网络是否在AMS和进化上较年轻的有益共生体之间保守，以及它如何与初级硝酸盐反应和PSR连接，以及如何在其复杂的三维环境中茁壮成长的全息生物水平上整合，以最大限度地提高营养效率互作伙伴的适合度，仍有待测试(图1)。

**Conclusions**

自陆地上早期出现以来，植物就能够与丝状真核生物和其他微生物形成联系。这些联系中的一些演变成亲密的共生，到目前为止，这些共生有助于改善现有共生伙伴的表现和适合度。我们推测存在一个中央调节系统，它融合了植物和微生物C：N：P平衡的控制，AMS和其他有益的植物-真菌共生的发展，以及潜在的资源的相互转移。未来对植物-微生物群相互作用的影响网络的机理研究极有希望在植物全息-环境背景下解开营养稳态的复杂性，并优化将土壤健康转化为作物产量的根系性状。

**图注：**

**提出的带有宿主遗传工具箱的与有益(互惠)真菌进行营养交易的模型。**

土壤中硝酸盐充足和磷缺乏浓度触发调节植物营养稳态的分子信号。

硝酸盐转运子NRT1.1招募NBIP1来介导SPX1的蛋白酶体降解，从而启动PHR1和NLP转录因子(TFs)的协调释放。

下游，NLP靶向NRE，并与PHR1一起促进转录抑制子NIGT1的活性。这反过来允许平衡的硝酸盐和Pi获取，因为NIGT1通过直接与NRT2结合抑制硝酸盐吸收，并通过抑制SPX1和PHO2促进PSR。

另一个整合节点是PHO2和NRT1.1之间的反馈环，因为PHO2的存在促进了NRT1.1的蛋白质积累，反之亦然，NRT1.1对PHO2丰度有负面影响。

在AM宿主植物中，几个TF被激活并与菌根诱导基因启动子中存在的顺式调节元件结合。其中有AP2 TF WRI5和CBX1(WRI1)，它们调节Pi转运蛋白(如PT4和HA)和脂质生物合成成分的基因表达。CBX1被证明直接针对参与脂肪酸和角蛋白生物合成的RAM2[36？？，71]。

在细胞水平上，AM宿主植物的根皮质细胞被丛枝菌根真菌定殖，形成丛枝，营养物质和有机碳以脂肪酸和糖的形式相互传递的场所。

关于非AM有益于根定殖土壤真菌相互作用中营养转移的调节，人们知之甚少。我们假设与AM共生相似，真菌定殖导致转录因子的激活，指导双向营养交换所需基因的表达。

从有益真菌到宿主植物的Pi吸收可能涉及PHT1家族Pi转运蛋白[69，72]。

P1BS，PHR1结合位点；PSR，磷酸盐饥饿反应，NRE，硝酸盐响应元件；WRI，起皱蛋白(例如CBX1，WRI5)；PAM，丛膜；MAG，单酰甘油；PHT1，PHT1家族的Pi转运蛋白；HA，质子-ATP酶；FA，脂肪酸；糖，糖。

图中简要概述：(1)SPX1对硝酸盐摄取的放松调控；(2)PHR1的激活；(3)PHR1/NLP/NIGT1激活PSR和硝酸盐反应；(4)硝酸盐依赖性PHR1/WRI介导的与土壤真菌相互作用的基因模块的调节(Glomeromycotina的证据，在其他真菌的情况下的推测)；(5)共生促进代谢物的生物合成。

