

ГУРАЛЬЧУК Ж. З.✉, МОРДЕРЕР Є. Ю.

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,

Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17, ORCID: 0009-0009-8869-7378, 0000-0001-7237-3429

✉ azhanna@ukr.net

ФОРМУВАННЯ АРБУСКУЛЯРНОГО МІКОРИЗНОГО СИМБІОЗУ І ЙОГО ВПЛИВ НА МОЖЛИВІСТЬ ІНФІКУВАННЯ РОСЛИНАМИ-ПАЗАРИТАМИ

Мета. Метою роботи є аналіз наявних у літературі даних щодо механізмів формування мікоризного симбіозу, зокрема участі в цьому процесі стріголактонів та впливу мікоризного симбіозу на можливість інфікування рослин рослинами-паразитами. **Результати.** У статті наведено короткий огляд щодо формування арбускулярного мікоризного симбіозу і ролі стріголактонів у цьому процесі. Наводяться дані про те, що стріголактони, які виділяються коренями в ризосферу, є сигнальними молекулами для арбускулярних мікоризних (АМ) грибів, оскільки стимулюють їх метаболізм та індують проростання спор, ріст і галуження гіф АМ грибів. У свою чергу спостерігається вивільнення АМ грибами сигнальних молекул, які в рослинах ініціюють процеси, пов'язані з формуванням симбіозу. **Висновки.** Наявні в літературі дані свідчать про те, що стріголактони відіграють важливу роль у формуванні мікоризного симбіозу. У мікоризних рослин часто спостерігається менша сприйнятливість до інфікування паразитними рослинами, яка може залежати від виду як рослини-хазяїна, так і АМ гриба. Утворення мікоризного симбіозу може бути чинником, який послаблює інфікування паразитними рослинами, дослідження цього питання може мати важливе значення для підвищення ефективності боротьби з рослинами-паразитами.

Ключові слова: арбускулярна мікориза, стріголактони, рослини-паразити.

Протягом тривалого часу зусилля багатьох дослідників були спрямовані на з'ясування механізмів, що ініціюють утворення мікоризного симбіозу. Останнім часом у цій царині було досягнуто значного прогресу і виявлено сигнальні молекули та регуляторні гени, які беруть участь у скоординованому «діалозі» між рослиною й АМ грибами, що відбувається в ризосфері та починається ще до їх контактування [1, 2]. Зокрема, з'ясовано роль у цьому процесі стріголактонів – представників групи апокаротиноїдів, які є продуктами розщеплення каротиноїдів

за дії родини ферментів CCD (carotenoid cleavage dioxygenase) і належать до нового класу фітогормонів. Вони виділяються коренями і здатні за несприятливих умов, у першу чергу нестачі фосфору, сигналізувати про «потребу у допомозі» [3, 4].

Оскільки стріголактони беруть участь не лише у формуванні АМ симбіозу, але й у проростанні насіння та інфікуванні рослин паразитними рослинами, можна передбачити наявність певної взаємодії/конкуренції у формуванні АМ симбіозу й інфікуванні рослинами-паразитами. Здатність стріголактонів стимулювати проростання рослини-напівпаразита *Striga* spp. було показано ще понад 50 років тому [5], звідси й назва цієї групи хімічних сполук. Слід зазначити, що їх причетність до формування мікоризного симбіозу була відкрита набагато пізніше, хоча механізм стимулювання утворення мікоризи за участі стріголактонів існує дуже давно, а рослини-паразити уже згодом навчилися використовувати його для полегшення інфікування ними рослин [6]. Стріголактони виділяються коренями рослин в ризосферу і є сигнальними молекулами для АМ грибів, оскільки стимулюють їх метаболізм та індують проростання спор, ріст і галуження гіф АМ грибів, що є важливим для процесу інфікування ними коренів [7, 8]. При цьому в клітинах АМ грибів спостерігається швидке зростання кількості мітохондрій, змінюються їх розподіл, форма (вона стає ниткоподібною), рухливість, підвищується інтенсивність дихання, стимулюються мітоз, експресія ефекторних генів, вивільнення АМ грибами сигнальних молекул, зокрема ліпохітоолігосахаридів і коротколанцюгових хітинових олігосахаридів, які сприймаються рецепторами рослин [9, 10]. Вважають, що сприйняття хітоолігосахаридів є функцією рослинних рецепторподібних кіназ, що розташовані в плазматичних мембранах і контролюють ініціювання, розвиток та підтримку симбіозу [11, 12]. Крім того, останнім часом показано виділення фітогормонів проростаючими спорами деяких АМ грибів

© ГУРАЛЬЧУК Ж. З., МОРДЕРЕР Є. Ю.

(*Rhizophagus irregularis* (Błaszk., Wubet, Renker & Buscot) C. Walker & A. Schüssler), які також, можливо, беруть участь в їхній взаємодії з рослинами-хазяями, або ж регулюють власний розвиток [13]. У відповідь на отримані сигнали в рослинах запускаються процеси, які і є важливими для формування симбіотичної реакції рослин, починаючи від регуляції генів, пов'язаних з формуванням симбіозу, до фізіологічних і метаболічних реакцій, модифікації розвитку кореневої системи [11, 14, 15]. Дослідженнями з рослинами томатів і люцерни показано, що IAA 27 – один із генів Aux/IAA (auxin/indole-3-acetic acid transcriptional repressors of auxin-regulated gene expression), які є ключовими регуляторними генами відповіді на ауксин, може бути новим компонентом сигнального шляху, що контролює інфікування коренів АМ грибами. Вважають, що він може контролювати біосинтез стриголактону за допомогою регуляції гена NSP1 (Nodulation Signaling Pathway 1) [16].

Стриголактони в ризосфері є короткоживучими завдяки лабільному ефірному зв'язку, який спонтанно гідролізується у воді [6]. Утворений цими сполуками градієнт концентрації для майбутнього симбіонта може слугувати показником близькості кореня рослини-хазяїна. Стриголактони ефективні за дуже низьких кількостей, наприклад, деякі з них (сорголактон) різко стимулювали клітинну проліферацію АМ гриба *Gigaspora rosea* Т. Н. Nicolson & N. C. Schenck у концентрації до 10^{-13} М [9].

Якщо у часовому вимірі стимуляція аналогом стриголактону (GR7) біогенезу мітохондрій АМ гриба *Gigaspora rosea*, проростання спор і галуження гіф відбувається протягом кількох годин [9], то, як було показано у більш пізніх експериментах, обробка цього АМ гриба іншим аналогом стриголактону (GR24) спричиняла швидке збільшення концентрації НАДН, активності НАДН-дегідрогенази та вмісту АТФ у клітинах у хвилинному діапазоні [17]. Це свідчить про те, що така швидка активація окиснювального метаболізму не потребує нової експресії генів, а стриголактони є потужними рослинними сигналами, які беруть участь у перемиканні «програми» АМ грибів на повне проростання і пресимбіотичний стан [17].

Слід зазначити, що стриголактони виявлено в кореневих виділеннях не лише рослин-хазяїв арбускулярної мікоризи, але й деяких із тих, які не утворюють мікоризного симбіозу, проте їх кількість в останніх може бути набагато нижчою [18]. Показано дуже низький рівень

інфікування АМ грибами коренів мутантів гороху, дефіцитних за стриголактонами [19]. Водночас додавання синтетичного аналога стриголактону GR24 частково відновлювало інфікування АМ грибами мутантних коренів гороху, що свідчить про важливу роль стриголактонів у процесі утворення мікоризного симбіозу. Наведені вище дані про те, що у рослин з недостатнім синтезом стриголактонів спостерігається зменшення, проте не повна відсутність інфікування АМ грибами [19], а рослини, які не є господарями АМ грибів, все ж виділяють із коренів стриголактони, хоча і в невеликих кількостях [18], можуть свідчити про те, що стриголактони посилюють утворення АМ симбіозу, проте не є виключно важливими для повного забезпечення його формування [20]. Можлива наявність інших чинників, які виділяються коренями рослин і впливають на галуження гіф, проте їх ідентифікація ускладнюється тим, що одна і та ж сполука може по-різному впливати на різні види АМ грибів [20].

Наявні в літературі дані свідчать про те, що мікоризні рослини (кукурудза, сорго) менш сприйнятливі до інфікування напівпаразитом *Striga* порівняно з немікоризними [21, 22]. Для різних за сприйнятливістю до *Striga hermonthica* (Delile) Benth. сортів кукурудзи показано, що ступінь інгібуючого впливу АМ грибів на інфікування цим напівпаразитом залежить як від сорту рослини-хазяїна, так і від виду АМ гриба [23], оскільки в даному дослідженні *Glomus etunicatum* (W. N. Becker & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler загалом був більш ефективним порівняно з *Gigaspora margarita* W. N. Becker & I. R. Hall і *Scutellospora fulgida* Koske & C. Walker. З одного боку, менший рівень проростання насіння *Striga* міг би бути зумовлений зменшенням виділення стриголактонів коренями мікоризних рослин порівняно з немікоризними, а з іншого – наявністю інгібіторів проростання насіння *Striga*. Швидше за все, цей ефект пов'язаний з меншим виділенням стриголактонів коренями мікоризних рослин, оскільки інгібіторів проростання насіння *Striga* в їх кореневих виділеннях поки що знайдено не було [24].

Мікоризація призводила до меншого проростання насіння *Striga gesnerioides* (Willd.) Vatke у присутності корневих виділень мікоризної вигни – рослини-хазяїна цього напівпаразита [24]. Цікавим є те, що такий же ефект на проростання насіння *Striga hermonthica* спостерігався і за присутності корневих виділень мікоризних рослин вигни та бавовника, які не є її рос-

линами-хазяями, порівняно з немікоризними рослинами. При цьому в дослідях *in vitro* з бавовником інокуляція АМ грибом *Gigaspora rosea* була більш ефективною у пригніченні проростання насіння *Striga hermonthica* порівняно з *Glomus mosseae* (Т. Н. Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe і *Glomus intraradices* N. C. Schenck & G. S. Sm. [24]. Дослідники роблять припущення, що корені немікоризних рослин виділяють сполуки, які стимулюють проростання насіння *Striga*, але не обов'язково є лише стриголактонами, а можуть мати іншу природу і належати, наприклад, до сорголеонів, ізофлавонів, сесквітерпенових лактонів [25], рівень яких може зменшуватись у мікоризних рослин. Лопез-Раез та співавторами [26] з використанням рослин томатів як модельної системи показано, що продукування стриголактонів значно знижується у мікоризних рослин-хазяїв, причому величина такого зменшення залежить від ступеня інфікування коренів АМ грибами (*G. intraradices* і *G. mosseae*) і не є просто наслідком присутності АМ гриба в ризосфері або конкретної відповіді на якийсь конкретний його вид, тобто, швидше за все, така реакція не є видоспецифічною. Зме-

нення проростання насіння паразитних рослин *Orobanchae* і *Phelipanche*, які повністю залежать від постачання їм поживних речовин і води рослиною-хазяїном, спостерігали також у рослин гороху, інфікованих *G. mosseae* і *G. intraradices* [27]. Захисний ефект мікоризи був чітко виражений через 35 днів після інфікування АМ грибами для *Orobanchae crenata* Forssk., *Orobanchae foetida* Poir. та *Phelipanche aegyptiaca* (Pers.) Pomel і принаймні через 45 днів – для *Orobanchae minor* Sm..

Висновки

Судячи з наявних в літературі даних, можна зробити висновок, що утворення мікоризного симбіозу може бути чинником, який послаблює інфікування паразитними рослинами, хоча взаємодія цих процесів є складною, не виключені й випадки, коли рослини-паразити пригнічуватимуть інфікування рослин АМ грибами [28]. У зв'язку з цим, необхідні подальші дослідження взаємодії рослин і АМ грибів з рослинами-паразитами з метою розробки біологічних методів їх контролювання.

References

- Garcia-Garrido J. M., Lenzemo V., Castellanos-Morales V., Steinkellner S., Vierheilig H. Strigolactones, signals for parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. 2009. Vol. 19. P. 449–459. doi: 10.1007/s00572-009-0265-y.
- Gobbato E. Recent developments in arbuscular mycorrhizal signaling. *Curr Opin Plant Biol*. 2015. Vol. 26. P. 1–7. doi: 10.1016/j.pbi.2015.05.006.
- Akiyama K. Chemical identification and functional analysis of apocarotenoids involved in the development of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Biosci. Biotechnol. Biochem*. 2007. Vol. 71. P. 1405–1414. doi: 10.1271/bbb.70023.
- Lopez-Raez J. A., Pozo M. J., Garcia-Garrido J. M. Strigolactones. A cry for help in the rhizosphere. *Botany*. 2011. Vol. 89. P. 513–522. doi: 10.1139/b11-046.
- Cook C. E., Whichard L. P., Turner B., Wall M. E., Egle G. H. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant. *Science*. 1966. Vol. 154. P. 1189–1190.
- Parniske M. Cue for the branching connection. *Nature*. 2005. Vol. 435. P. 750–751. doi: 10.1038/435750a.
- Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nat. Rev. Microbiol*. 2008. Vol. 6 (10). P. 763–75. doi: 10.1038/nrmicro1987.
- Waters M. T., Gutjahr C., Bennett T., Nelson D. C. Strigolactone Signaling and Evolution. *Annu. Rev. Plant Biol*. 2017. Vol. 68. P. 291–322. doi: 10.1146/annurev-arplant-042916-040925.
- Besserer A., Puech-Pages V., Kiefer P., Gomez-Roldan V., Jauneau A., et al. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLOS Biol*. 2006. 4:e226. doi: 10.1371/journal.pbio.0040226.
- Genre A., Chabaud M., Balzergue C., Puech-Pages V., Novero M., et al. Short-chain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear Ca²⁺ spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone. *New Phytol*. 2013. Vol. 198. P. 190–202. doi: 10.1111/nph.12146.
- Feng F., Sun J., Radhakrishnan G.V., Lee T., Bozsóki Z., Fort S., Gavrin A., Gysel K., Thygesen M. B., Andersen K. R., Radutoiu S., Stougaard J., Oldroyd G. E. D. A combination of chitoooligosaccharide and lipochitoooligosaccharide recognition promotes arbuscular mycorrhizal associations in *Medicago truncatula*. *Nat. Commun*. 2019. Vol. 10 (1): 5047. doi: 10.1038/s41467-019-12999-5.
- Chiu C. H., Paszkowski U. Receptor-Like Kinases Sustain Symbiotic Scrutiny. *Plant Physiol*. 2020. Vol. 182. P. 1597–1612. doi: 10.1104/pp.19.01341.
- Pons S., Fournier S., Chervin C., Bécard G., Rochange S., Frei Dit Frey N., Puech Pagès V. Phytohormone production by the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *PLoS One*. 2020. Vol. 15 (10). e0240886. doi: 10.1371/journal.pone.0240886.
- MacLean A. M., Bravo A., Harrison M. J. Plant Signaling and Metabolic Pathways Enabling Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Plant Cell Advance Publication*. 2017. Vol. 29 (10). P. 2319–2335. doi: 10.1105/tpc.17.00555.
- Pimprikar P., Gutjahr C. Transcriptional Regulation of Arbuscular Mycorrhiza Development. *Plant and Cell Physiology*. 2018. Vol. 59 (4). P. 678–695. doi: 10.1093/pcp/pcy024.

16. Guillotin B., Etemadi M., Audran C., Bouzayen M., Bécard G., Combiér J. P. SI-IAA27 regulates strigolactone biosynthesis and mycorrhization in tomato (var. MicroTom). *New Phytol.* 2017. Vol. 213 (3). P. 1124–1132. doi: 10.1111/nph.14246.
17. Besserer A., Becard G., Jauneau A., Roux C., Sejalón-Delmas N. GR24, a synthetic analog of strigolactones, stimulates the mitosis and growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* by boosting its energy metabolism. *Plant Physiol.* 2008. Vol. 148. P. 402–413. doi: 10.1104/pp.108.121400.
18. Yoneyama K., Xie X., Sekimoto H., Takeuchi Y., Ogasawara S., Akiyama K., Hayashi H., Yoneyama K. Strigolactones, host recognition signals for root parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi, from *Fabaceae* plants. *New Phytol.* 2008. Vol. 179. P. 484–494. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02462.x.
19. Gomez-Roldán V., Fermas S., Brewer P. B., Puech-Pages V., Dun E. A., Pillot J.-P., Letisse F., Matusova R., Danoun S., Portais J.-C., Bouwmeester H., Becard G., Beveridge C. A., Rameau C., Rochange S. F. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature.* 2008. Vol. 455. P. 189–194. doi: 10.1038/nature07271.
20. Tsai A. Y., Oota M., Sawa S. Chemotactic host-finding strategies of plant endoparasites and endophytes. *Front. Plant Sci.* 2020. Vol. 11. Article 1167. P. 1–12. doi: 10.3389/fpls.2020.01167.
21. Lenzemo V. W., Kuyper T. W., Kropff M. J., van Ast A. Field inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi reduces *Striga hermonthica* performance on cereal crops and has the potential to contribute to integrated Striga management. *Field Crops Res.* 2005. Vol. 91. P. 51–61.
22. Gworgwor N. A., Weber H. C. Arbuscular mycorrhizal fungi parasite-host interaction for the control of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Mycorrhiza.* 2003. Vol. 13. P. 277–281.
23. Othira J. O., Omolo J. O., Wachira F. N., Onek L. A. Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi in protection of maize (*Zea mays* L.) against witch weed (*Striga hermonthica* Del Benth) infestation. *J. Agric. Biotech. Sustainable Dev.* 2012. Vol. 4 (3). P. 37–44. doi: 10.5897/JABSD12.007.
24. Lenzemo L., Kuyper T. W., Vierheilig H. *Striga* seed germination activity of root exudates and compounds present in stems of *Striga* host and nonhost (trap crop) plants is reduced due to root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza.* 2009. Vol. 19. P. 287–294. doi: 10.1007/s00572-009-0235-4.
25. Bouwmeester H. J., Roux C., Lopez-Raez J. A., Becard G. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends Plant Sci.* 2007. Vol. 12. P. 224–230. doi: 10.1016/j.tplants.2007.03.009.
26. López-Ráez J. A., Charnikhova T., Fernández I., Bouwmeester H., Pozo M. J. Arbuscular mycorrhizal symbiosis decreases strigolactone production in tomato. *Journal of Plant Physiology.* 2011. Vol. 168 (3). P. 294–297. doi: 10.1016/j.jplph.2010.08.011.
27. Fernandez-Aparicio M., Garcia-Garrido J. M., Ocampo J. A., Rubiales D. Colonisation of field pea roots by arbuscular mycorrhizal fungi reduces *Orobanchae* and *Phelipanche* species seed germination. *Weed Research.* 2010. Vol. 50 (3). P. 262–268. doi: 10.1111/j.1365-3180.2010.00771.x.
28. Mishev K., Dobrev P. I., Lacey J., Filepová R., Yuperlieva-Mateeva B., Kostadinova A., Hristeva T. Hormonomic changes driving the negative impact of broomrape on plant host interactions with arbuscular mycorrhizal fungi. *Int. J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22 (24). P. 13677. doi: 10.3390/ijms222413677.

GURALCHUK Zh. Z., MORDERER Ye. Yu.

Institute of Plant Physiology and Genetics of Natl. Acad. of Sci. of Ukraine, Ukraine, 03022, Kyiv, Vasylykivska str., 31/17

FORMATION OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL SYMBIOSIS AND ITS EFFECT ON THE POSSIBILITY OF INFECTION BY PARASITIC PLANTS

Aim. The purpose of the work is to analyze the data available in the literature on the mechanisms of formation of mycorrhizal symbiosis, in particular, the participation of strigolactones in this process and the influence of mycorrhizal symbiosis on the possibility of plant infection by parasitic plants. **Results.** The article provides a brief overview of the formation of arbuscular mycorrhizal symbiosis and the role of strigolactones in this process. Evidence is provided that strigolactones secreted by roots into the rhizosphere are signal molecules for AM fungi, as they stimulate their metabolism and induce spore germination, growth and branching of hyphae of AM fungi. In turn, AM fungi release signaling molecules that initiate processes related to the formation of symbiosis in plants. **Conclusions.** Data available in the literature indicate that strigolactones play an important role in the formation of mycorrhizal symbiosis. Mycorrhizal plants are often less susceptible to infection by parasitic plants, which may depend on the species of both the host plant and the AM fungus. The formation of mycorrhizal symbiosis can be a factor that weakens the infection by parasitic plants, the study of this issue can be important for increasing the effectiveness of the fight against parasitic plants.

Keywords: arbuscular mycorrhiza, strigolactones, parasitic plants.