# 外生菌根真菌促生微生物生态功能研究进展

徐 漫 傅婉秋 戴传超 贾 永*

(南京师范大学生命科学学院, 江苏省微生物与功能基因组学重点实验室, 江苏省微生物资源产业化工程技术研究中心, 南京 210023)

**摘 要** 菌根的形成及功能与菌根促生功能微生物密切相关。外生菌根不仅在森林生态系统中发挥至关重要的作用,而且部分外生菌根类大型真菌具有良好的食药用经济价值。根据已有研究,本文系统阐述了外生菌根真菌相关促生功能微生物对外生菌根真菌菌根化、菌丝生长及子实体形成的促进作用及机制;解析促生功能微生物对外生菌根真菌的特异定殖机制;探讨外生菌根真菌相关促生性微生物的作用条件特异性及生态功能,对外生菌根真菌和相关促生功能微生物的互作进行综述,并展望了外生菌根真菌促生微生物的研究前景。希望为外生菌根真菌生长、发育及其生态功能研究提供新的思路。

**关键词** 菌根促生菌; 菌丝体; 大型真菌; 菌根化; 定殖

**Ecological function of promoting microorganisms associated with ectomycorrhizal fungi.**

XU Man, FU Wan-qiu, DAI Chuan-chao, JIA Yong* (*Jiangsu Engineering and Technology Research Center for Industrialization of Microbial Resources*, *Jiangsu Key Laboratory for Microbes and Functional Genomics*, *College of Life Sciences*, *Nanjing Normal University*, *Nanjing* 210023, *China*).

**Abstract**: Numerous studies have demonstrated that a lot of microorganisms, named mycorrhization helper bacteria, play an important role in driving mycorrhizal formation and function. Ectomycorrhizae is a key factor in forest ecosystem. Some ectomycorrhizal macro-fungi are abundant and with medicinal and economic value. In this review, we summarized the effects of promoting microorganisms associated with ectomycorrhizal fungi on its functions and the underlying mechanisms for promoting mycorrhization, growth of fungal hyphae, and formation of fruitbody. We also explored the colonization mechanism of promoting microorganisms and its context-dependence as well as ecological function. Meanwhile, we reviewed the interaction between ectomycorrhizal fungi and these microorganisms. Then, we outlined the prospects of promoting microorganisms for further research and presented some new ideas for the research on growth, development, and ecological function of ectomycorrhizal fungi.

**Key words**: mycorrhization helper bacteria; mycelium; mushroom; mycorrhization; colonization.

菌根是植物根际最常见的共生形式之一(Pohjanen *et al.*,2014),超过80%的陆生植物物种与各种类别的真菌建立互利关系形成菌根共生体(Brundrett,2009)。外生菌根真菌(ectomycorrhizal fungi, ECMF)包括担子菌亚门和子囊菌亚门(Martin *et al.*,2001),其中部分类群可以形成大型真菌子实体产孢结构。外生菌根真菌定殖在植物根部,特别是细根根尖部位,与大部分温带和北方松柏科树种形成广泛、多样的外生菌根(ectomycorrhiza, ECM)共生体(Pregitzer *et al.*, 2002; Tedersoo *et al.*, 2010; Ostonen *et al.*,2011),且在凉爽、潮湿森林的黏土和粉砂土中多样性最高(Pena *et al.*,2017)。外生菌根真菌不仅具有较高的食药用经济价值(van der Heijden *et al.*,2015; Proskura *et al.*,2017),而且对植物生长、养分吸收(佟丽华等,2008)、抗病(邓勋等,2017; 刘润进,2017)和抗逆(张慰等,2012; 张中峰等,2015, 2016; 于浩等, 2017; 尹大川等, 2017)及生物修复

国家自然科学基金项目(31300112)、江苏省高校自然科学研究项目(16KJB180015)和江苏省生物学优势学科建设项目资助。
收稿日期: 2017-07-04 接受日期: 2018-01-19
* 通讯作者 E-mail: jiayong_2001@njnu.edu.cn

(程国玲等,2007;温祝桂等,2017)有重大意义,对维持森林生态系统稳定至关重要。

外生菌根真菌与宿主植物互利共生的同时,也与周围其他生态位的有害微生物、中性微生物、有益微生物群落发生物理和代谢相互作用(Frey-Klett *et al.*,2007;Bonfante *et al.*,2009),这些微生物包括土壤微生物、植物内生微生物、外生菌根真菌内生和附生微生物。目前,有关外生菌根真菌相关微生物的大量研究发现其中部分微生物种群,称之为促生性功能微生物,不仅与外生菌根的形成及功能有密切关系,而且对于外生菌根真菌菌丝生长及子实体形成也有重要作用。其中,菌根促生菌(mycorrhization helper bacteria,MHB)广泛存在于不同条件下的植物-真菌结合体中,是目前研究的较为详细的促生性功能微生物类群,包括各种革兰氏阴性菌和革兰氏阳性菌。此外,菌根促生菌能潜在地增强植物的营养与健康,在菌根共生体应对干旱(Vivas *et al.*,2003b)和重金属如镉(Kozdroj *et al.*,2007)、铅(Vivas *et al.*,2003a)和锌(Vivas *et al.*,2006)胁迫中发挥重要作用。

目前,关于外生菌根真菌的研究主要集中于外生菌根真菌的分类鉴定及其食药用功能,对于外生菌根真菌相关微生物种群的生态功能及其对外生菌根真菌的影响鲜有完整的报道。有关菌根促生菌功能的研究主要集中在其对菌根形成即菌根化和真菌菌丝生长的作用上,少量研究探索了菌根促生菌对外生菌根真菌子实体的影响。根据现有的一些研究,本文拟从三个方面:促进外生菌根真菌菌根化,促进外生菌根真菌菌丝生长,促进外生菌根真菌子实体形成,来阐述相关功能微生物对外生菌根真菌的影响及作用机制,旨在了解外生菌根真菌生长、定殖、繁育等功能相关的影响因素,探讨菌根促生菌与外生菌根真菌的关系分析其生态功能。同时,推测菌根促生菌从根际土壤到菌根际再到子实体表面最终定殖到子实体内部这一动态过程中相应的外生菌根真菌特异性选择机制,为今后菌根促生菌-真菌相互作用机制研究及子实体培养提供新的思路。

## 1　菌根促生菌对外生菌根真菌的作用

目前,外生菌根真菌体系中仅报道了担子菌类真菌与菌根促生菌的积极相互作用,子囊菌类真菌中只有黑孢块菌(*Tuber melanosporum*)与菌根促生菌的相互作用有过报道(Frey-Klett *et al.*,2007)。通常,文献中记录的菌根促生菌分离自菌根际、植物-外生菌根真菌共生体、外生菌根真菌子实体和丛枝菌根孢子。了解较为清楚的菌根促生菌菌株有:荧光假单胞菌(*Fluorescent pseudomonads* BBc6R8)、枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis* MB3)、类芽孢杆菌(*Paenibacillus* sp. EJP73)、伯克氏菌(*Burkholderia* sp. EJP67)、芽孢杆菌(*Bacillus* sp. EJP109)、链霉菌(*Streptomyces* sp. ACH-505)及蒙氏假单胞菌(*Pseudomonas monteilii* HR13)等。通过对这些菌根促生菌菌株的研究,探索它们在外生菌根中的行为及作用,有助于人们了解菌根促生菌菌株对外生菌根真菌的作用及其机制。

### 1.1　菌根促生菌对外生菌根形成的促进作用

Frey-Klett 等(2007)提出了菌根促生菌的两个功能类别:菌根化辅助细菌,严格指那些促进菌根形成的细菌;菌根辅助细菌,对已形成的共生体的功能有积极作用的细菌。这两种类别有许多交叉的细菌种属,菌根促生菌这一概念包括这两个功能类别,对菌根的形成和功能维持都有促进作用。大量的实验室、温室及苗圃研究证明,从外生菌根菌根际中分离出的菌根促生菌菌株能增强该植物-真菌共生体的形成(表 1)。Duponnois 等(2003)发现,在实验条件下,接种蒙氏假单胞菌(*Pseudomonas monteilii* HR13)能显著增强金合欢(*Acacia holosericea*)根系豆马勃(*Pisolithus* sp. SL2,*Pisolithus alba* COI007,*Pisolithus alba* COI024,*Pisolithus* sp. COI032,*Pisolithus alba* IR 100,*Pisolithus tinctorius* GEMAS)和硬皮马勃(*Scleroderma dictyosporum* IR109,*Scleroderma verrucosum* IR500)的定殖。Labbé 等(2014)发现,从三角叶杨(*Populus deltoides*)根际分离的类芽孢杆菌能增加三角叶杨次生根数量并促进其生长,为双色蜡蘑(*Laccaria bicolor* S238N)的定殖提供更大的区间,增加定殖量,其中菌株 GM41 使三角叶杨的根部定殖率增加了 2.5 倍。类芽孢杆菌(*Paenibacillus* sp. EJP73)还能促进双色蜡蘑-樟子松共生体形成(Aspray *et al.*,2006)。从松乳菇(*Lactarius deliciosus*)中分离的一些菌根促生菌能促进其与意大利伞松(*Pinus pinea*)和南欧海松(*Pinus pinaster*)菌根共生体的形成。菌根促生菌对菌根架构的影响体现在许多微妙的方面,如植物根系空间布局及结构,一些研究表明,菌根促生菌菌株能够促进植物侧根形成(Poole *et al.*,2001;Schrey *et al.*,2005),这是菌根促生菌的一个特征。也有少数研究报道,菌根促生菌

**表1 促进外生菌根形成的菌根促生菌及其作用效果**

**Table 1 Mycorrhization helper bacteria and its effect on the formation of ectomycorrhiza**

| 菌根促生菌菌株 | 菌株来源 | 外生菌根真菌 | 宿主植物 | 促进菌根化作用效果 | 参考文献 |
|---|---|---|---|---|---|
| 链霉菌菌株 AcH-505 | 云杉站 | 毒蝇菌<br>粘盖牛肝菌 | 挪威云杉<br>樟子松 | 增强植物次生根菌根形成率 | Schrey *et al.*,2005 |
| 类芽孢杆菌伯克氏菌 | 红乳菇外生菌根 | 红乳菇 | 樟子松 | 增强外生菌根真菌侵染率 | Poole *et al.*, 2001 |
| 蒙氏假单胞菌、食树脂假单胞菌 | 根际 | 豆马勃 | 绢毛相思 | 增强外生菌根真菌侵染率 | Founoune *et al.*,2002 |
| 节细菌 | 菌种保藏 | 漆蜡蘑 | 樟子松 | 增强外生菌根真菌侵染率 | Rózycki *et al.*,1994 |
| 芽孢杆菌 | 褐环粘盖牛肝外生菌根 | 褐环粘盖牛肝菌 | 樟子松 | 增强植物一级根菌根形成率 | Bending *et al.*,2002 |
| 罗尔斯通氏菌属、枯草芽孢杆菌 | 黑松外生菌根菌根际 | 点柄乳牛肝菌 | 黑松 | 增强外生菌根形成率 | Kataoka, 2009a,b |
| 蒙氏假单胞菌菌株 HR13 | 马占相思根际 | 不同种类的豆马勃和硬皮马勃 | 不同种类的金合欢 | 增强外生菌根形成率<br>增加外生菌根真菌定殖率 | Duponnois *et al.*,2003 |
| 假单胞菌 | 三角叶杨根部 | 双色蜡蘑 | 三角叶杨 | 增强外生菌根真菌定殖率 | Labbé *et al.*,2014 |
| 荧光假单胞菌 | 菌种保藏 | 美味牛肝菌 | 蔷薇 | 增强外生菌根形成率 | Mediavilla *et al.*,2016 |
| 荧光假单胞菌 | 菌种保藏 | 黑孢块菌 | 马尾松 | 增强外生菌根形成率 | Dominguez *et al.*,2012 |

能促进植物短根的二叉分枝、分支密度及角度,从而增加外生菌根真菌与植物根系接触机率,提高定殖率。

**1.2** 菌根促生菌对外生菌根真菌菌丝生长的促生功能

研究表明,促进真菌生长是菌根促生菌的主要功能(Rigamonte *et al.*,2010)(表2)。蒙氏假单胞菌(*Pseudomonas monteilii*)在胰蛋白大豆培养基或含有海藻糖的介质上生长时,能产生一种气态化合物提高彩色豆马勃(*Pisolithus alba*)的生长率(Duponnois *et al.*,2006)。Deveau 等(2007)发现,在琼脂板系统中,荧光假单胞菌(*Fluorescent pseudomonads*)BBc6R8 对双色蜡蘑(*Laccaria bicolor* S238N)的生长、菌丝分支角度和密度及基因表达具有促进作用。Labbé 等(2014)也证明了 BBc6R8 的这一作用,并发现从三角叶杨(*Populus deltoides*)根际中分离的一些假单胞菌菌株也有类似的作用,其中两个假单胞菌菌株的作用更为显著,它们能像 BBc6R8 一样通过增加菌丝分支、菌丝密度从而促进真菌菌落生长。Kataoka 等(2009)研究发现,从黑松(*Pinus thunbergii*)菌根际中分离的罗勒氏菌(*Ralstonia basilensis*)和枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)菌株能分别增强点柄乳牛肝菌(*Suillus granulatus*)和土生空团菌(*Cenococcum geophilum*)菌丝生长速度,促进菌丝生长。盛江梅等(2010)也从黑松(*Pinus thunbergii*)-美味牛肝菌(*Boletus edulis*)菌根根际分离鉴定出一株蜡状芽孢杆菌(*Bacillus cereus* HB12),能显著促进美味牛肝菌菌丝生长,增加生物量。菌根促生菌对外生菌根真菌菌根化的促进作用和菌丝生长的促生作用往往同时存在,Duponnois 等(2003)发现,蒙氏假单胞菌(*Pseudomonas monteilii* HR13)能促进豆马勃(*Pisolithus* sp. SL2, *Pisolithus alba* COI007, *Pisolithus alba* COI024, *Pisolithus* sp. COI032, *Pisolithus alba* IR 100, *Pisolithustinctorius* GEMAS)菌丝的径向生长,对其在金合欢根部的定殖也有促进作用。菌根促生菌对外生菌根真菌菌根化和菌丝生长的促进作用具有累加效应相互影响,从而达到菌根促生菌对外生菌根真菌的作用效果。

**1.3** 菌根促生菌对外生菌根类大型真菌子实体形成的促进作用

大多数外生菌根真菌子实体很难人工培育,关于菌根促生菌对外生菌根真菌子实体作用的研究成果相对较少。目前,仅有鸡油菌(*Cantharellus*)、波氏块菌(*Tuber borchii*)子实体的形成与相关微生物的关系研究较多。Sbrana 等(2000)表明,菌根真菌相关细菌在子实体形成中发挥重要作用,有助于菌根真菌繁育。鸡油菌中优势菌种如哈夫尼菌(*Hafnia*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、爱文氏菌(*Ewingella*)、寡氧单胞菌(*Stenotrophomonas*)和芽孢杆菌(*Bacillus*)的存在是其子实体形成的重要条件(Kumari *et al.*,2013)。有关波氏块菌的研究表明其子实体内细菌群落主要是假单胞菌科,以假单胞菌

**表 2　促进外生菌根真菌菌丝生长的菌根促生菌及其作用效果**
**Table 2　Mycorrhization helper bacteria and its effect on the mycelium growth of ectomycorrhizal fungi**

| 菌根促生菌菌株 | 菌株来源 | 外生菌根真菌 | 促进菌丝生长作用效果 | 参考文献 |
|---|---|---|---|---|
| 荧光假单胞菌菌株 BBc6R8 | 双色蜡蘑子实体 | 双色蜡蘑 | 增强菌丝菌落直径<br>增强菌丝顶点数<br>增强菌丝分支角度<br>增强菌丝分支密度 | Deveau *et al.*,2007 |
| 伯克氏菌菌株 EJP67 | 红乳菇-樟子松共生体 | 双色蜡蘑 | 增强菌丝菌落直径<br>增强菌丝分支角度<br>增强菌丝分支密度 | |
| 罗尔斯通氏菌属 | 黑松菌根际 | 点柄乳牛肝,威氏盘菌 | 增强菌丝生长速度<br>增强菌丝生长速度 | Kataoka *et al.*,2009a,b |
| 枯草芽孢杆菌 | | 土生空团菌<br>威氏盘菌 | 增强菌丝生长速度<br>增强菌丝生长速度 | |
| 类芽孢杆菌菌株 EJP73 | 红乳菇-樟子松共生体 | 红乳菇 | 增强外生菌根真菌菌丝密度 | Aspray *et al.*,2013 |
| 假单胞菌 | 三角叶杨根部 | 双色蜡蘑 | 增强外生菌根真菌菌落直径 | Labbé *et al.*,2014 |
| 蒙氏假单胞菌菌株 HR13 | 马占相思根际 | 不同种类的豆马勃 | 增强外生菌根真菌菌落直径 | Duponnois *et al.*,2003 |
| 蜡状芽孢杆菌 HB12 | 黑松-美味牛肝菌菌根根际 | 美味牛肝菌 | 增强菌丝菌落直径<br>增加菌丝生物量 | 盛江梅等,2010 |
| 短芽孢杆菌 MPt17 | 马尾松-彩色豆马勃菌根根际 | 彩色豆马勃<br>红绒盖牛肝菌 | 增强菌丝菌落直径<br>增加菌丝生物量 | 李倩等,2015 |

属为主,占总假单胞菌科细菌的 38%(Bedini *et al.*,1999)。假单胞菌对波氏块菌菌丝的吸附能力显著高于双色蜡蘑和丛枝菌根真菌摩西球囊霉,表明其对波氏块菌具有优先吸附作用,这可能涉及到其子实体的形成机制。有关腐生大型真菌特别是双孢蘑菇子实体培养的研究发现,在蘑菇培养过程中,菌丝体定殖的营养基质被覆土层覆盖后,可以诱导子实体大量产生。覆土层中的微生物群落对双孢蘑菇的生长和形态发生有显著影响,其中有益微生物分泌促生长因子参与并促进原基萌发。已证明,覆土层中的微生物尤其是细菌为子实体发育提供营养并具有促进作用。有关覆土层的研究发现,不同微生物如链霉菌(*Streptomycetes*)(O'Donoghue,1963),枯草芽孢杆菌(*Bacillus psilocybe*)(Urayama,1961),需土节杆菌(*Arthrobacter terregens*),巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*)和根瘤菌(*Rhizobium*)(Park *et al.*,1969),恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*)(Hayes *et al.*,1969)和节杆菌(*Arthrobacter*)(Tonali *et al.*,1989)在双孢蘑菇子实体原基形成过程中都具有一定的作用,特别是恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*)和粪产碱菌(*Alcaligens faecalis*)对双孢蘑菇子实体形成有显著的促进作用(Rainey *et al.*,1990)。Neelam 等(2014)发现,在添加有粪产碱菌的覆土层中双孢蘑菇的产量明显高于没有添加粪产碱菌的其他多种覆土层基质。Ahlawat 等(2015)也发现,粪产碱菌和枯草芽孢杆菌可以增加双孢蘑菇产量,促进子实体原基形成,缩短第一次收获期。外生菌根真菌子实体形成所需条件与腐生大型真菌类似,相关细菌可能对外生菌根真菌孢子萌发和子实体形成也具有促进作用。

## 2　菌根促生菌对外生菌根真菌的作用机制

研究表明,外生菌根真菌可以通过释放分泌物为菌根促生菌提供营养,菌根促生菌对真菌分泌的低分子量碳水化合物具有较强的趋化特性,外生菌根共生体系对菌根促生菌种群的选择也有间接的促进作用,从土壤中筛选出与其相关的特定菌根促生菌种群。外生菌根真菌分泌的海藻糖和多元醇(如甘露醇)对本地细菌的选择有显著影响(Frey *et al.*,1997;Rangel-Castro *et al.*,2002a,b)。因此,外生菌根真菌生存环境中含有大量菌根促生菌,在外生菌根共生体系中发挥作用。

### 2.1　菌根促生菌促进外生菌根形成的机制

关于菌根促生菌促进菌根形成的机制,Garbaye(1994)提出了五种假说:增强植物根部对共生菌的感受性;改善植物-真菌的相互识别过程;促进真菌在形成共生体前这一阶段的生长;调节根际土壤理化特性以提高菌根侵染;诱导真菌孢子萌发。目前只有菌根促生菌对前共生体阶段土壤中菌根真菌的存活和生长的直接作用得到了验证(Brule *et al.*,2001;Schrey *et al.*,2005)。大量相关研究已证明,菌根促生菌能增强外生菌根真菌在形成共生体前菌丝的生长和存活,诱导孢子萌发,提高土壤促成因子含量,抑制病原体活动(Johansson *et al.*,2004;Frey-

Klett *et al.*,2007),也可以通过提高植物根系对外生菌根真菌的感受性、通过植物细胞壁修饰细菌物质来提高真菌对细根的定殖、以及通过产生生长素促进植物次生根数量和长度提高外生菌根真菌的定殖率,从而促进菌根化(Labbé *et al.*,2014)。与内生菌根真菌不同,外生菌根真菌具有腐生生长能力,可以通过降解有机物获得碳源(Cullings *et al.*,2009),在外生菌根共生体形成前,外生菌根真菌的存活和生长依赖自身从环境获取的营养。然而,许多外生菌根真菌是维生素营养缺陷型菌株,如生物素和硫胺素,在形成共生体时,由植物供给所需维生素。菌根促生菌菌株荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens* BBc6R8)能分泌适当浓度的硫胺素增强双色蜡蘑(*Laccaria bicolor* S238N)前共生体时期在土壤中的存活、生长和分支(Brule *et al.*,2001;Deveau *et al.*,2007),显著促进花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)与双色蜡蘑(*Laccaria bicolor* S238N)外生菌根共生体形成(Frey-Klett *et al.*,1997),且菌株 BBc6R8 能诱导双色蜡蘑 S238N 从腐生营养阶段到感染阶段的转变。菌根促生菌能像植物生长促进子一样发挥作用(如增加根的分支),表现出类似生长素的活力,且生长素或吲哚乙酸的生产在根际细菌中广泛存在。Labbé 等(2014)在类芽孢杆菌中也检测到生长素的产生,菌根促生菌对植物次生根和真菌菌丝延伸的促进作用,使根系与真菌的接触几率增大,提高外生菌根真菌定殖率,从而增加外生菌根形成。

**2.2** 菌根促生菌促进外生菌根真菌菌丝生长的机制

研究表明:菌根促生菌可以通过分泌生长因子促进外生菌根真菌菌丝生长;分泌分支因子促进外生菌根真菌菌丝分支;解毒抗性物质或提高拮抗能力促进真菌孢子萌发和菌丝生长;提供营养促进菌丝生长(Frey-Klett *et al.*,1997,2007;Labbé *et al.*,2014)。菌根促生菌对外生菌根真菌菌丝生长的促进作用使外生菌根真菌具有适应性优势,与宿主植物紧密相连获得强大竞争力来对抗植物周围的其他共生菌。此外,菌根促生菌还能增加外生菌根真菌菌丝密度。Aspray 等(2013)发现,类芽孢杆菌(*Paenibacillus* sp. EJP73)产生挥发性化合物 2,5-二异丙基吡嗪促进红乳菇菌丝分支,使红乳菇的菌丝密度增加了 4 倍,荧光假单胞菌也有类似的作用,产生分支因子促进菌丝分支可能是菌根促生菌对菌根真菌常见的促进作用。一些菌根促生菌菌株能解毒土壤中的有毒物质,降低土壤中有害物质浓度。其中,链霉菌 ACH-505 既能通过分泌低分子次生代谢物 5,6,7-三氢-7-羟基-3-丙基苯并呋喃"auxofuran",作为促生长因子促进毒蝇菌(*Amanita muscaria*)的生长,又可以产生抗生素 WS-5995B 和 WS-5995C 抑制植物病原真菌 *Armillariella obscura* 和 *Heterobasidion annosum* 的生长(Riedlinger *et al.*,2006;Lehr *et al.*,2009;Seipke *et al.*,2012),减弱其与外生菌根真菌的竞争,促进外生菌根真菌菌丝生长,为外生菌根真菌生长及其在植物根部的定殖提供良好的生长环境。菌根促生菌菌株荧光假单胞菌 BBc6R8,可以通过分泌维生素如硫胺素用于外生菌根真菌前共生体阶段的生长(Deveau *et al.*,2010)。此外,菌根促生菌可以通过在重氮细菌存在的情况下的氮供给或通过分泌质子和络合剂如低分子质量阴离子或铁载体促进矿质溶解以增加外生菌根真菌生长所需营养。也有研究表明,菌根促生菌可能促进外生菌根真菌酚类化合物(如刺桐碱)的产生以增强外生菌根真菌的侵染性,使外生菌根真菌具有更强的生长优势(Duponnois *et al.*,2003)。

**2.3** 菌根促生菌促进外生菌根真菌子实体形成的机制

Flegg 等(1985)和 Visscher(1988)研究表明,覆土层对子实体形成具有重要作用,其物理功能主要有四个方面:为菌丝及子实体原基生长发育提供水分;避免子实体培养基质干燥;有助于子实体原基建成;避免多次浇水后基质结构破坏(Noble *et al.*,1998)。此外,覆土层中含有大量菌根促生菌微生物,不仅对覆土层的理化性质有显著影响,使覆土层更适于子实体生长,还可以通过分泌消化酸和草酸盐分解土壤中的有机氮和碳、增加无机养分含量,为子实体萌发和生长提供充足养分。Rangel-Castro 等(2002a)也发现,鸡油菌子实体相关细菌在子实体形成过程中具有分解有机质的作用。假单胞菌在鸡油菌(*Cantharellus cibarius*)子实体周围土壤富集,这些微生物特异关联形成一个特殊微生物区,这一区域的新陈代谢活力对真菌子实体形成十分重要。同时,有关子实体内生细菌菌群的研究发现假单胞菌对波氏块菌的优先吸附作用,从波氏块菌子实体中分离出的细菌能抑制植物病原真菌的生长,产生具有植物调节作用和生物防除活性的化合物(Bedini *et al.*,1999),减小外生菌根真菌的生存压力,有利于子实体形成。研究表明,外生菌根真菌内生菌群存在很大差异,如褐环乳牛肝菌、白松露(Barbieri *et*

al.,2005)、蜡蘑属(Frey-Klett *et al.*,2005b)、鹅膏菌属(Schrey *et al.*,2005)等外生菌根类大型真菌内生菌种群结构存在显著差异。外生菌根类大型真菌双色蜡蘑子实体内生菌主要以 α-变形菌门和类芽孢杆菌属细菌为主,而鸡油菌子实体内生菌则主要以荧光假单胞菌和寡养单胞菌为主,其中部分细菌种属还可以促进宿主菌丝生长。不同外生菌根真菌子实体形成所要求的具体条件不同,而其所含内生菌群也有差异,可以肯定的是,各子实体含有的细菌群落对自身形成是有益的,不同的外生菌根真菌子实体会选择对自己有益的细菌群落进入体内,但这些内生菌根促生菌群落对子实体作用的具体机制有待进一步研究。

## 3　菌根促生菌对外生菌根真菌的特异性定殖

### 3.1　外生菌根真菌对内生菌根促生菌群落的调控作用

由于种类广泛的宿主植物与多种外生菌根真菌的不同联合,自然界存在多种类型的外生菌根共生体,其菌根际微生物群落都不同于其他大部分土壤,不同外生菌根真菌子实体内生菌种群也有显著差异,研究发现从菌根中分离出的细菌对该菌根具有积极作用,表明不同外生菌根真菌会特异性选择对自己有益的细菌。类似于细菌对植物的吸附,如植物根际促生菌对植物根系分泌物的趋化性是其定殖植物根系的常见机制(Bais *et al.*,2006),块菌分泌凝集素引起根瘤菌聚集,凝集素构成的分子导致根瘤菌对块菌的吸附(Cerigini *et al.*,2008)。真菌与细菌间的互惠作用普遍存在于多种生态环境并包含多种作用机制(Wargo *et al.*,2006;Tarkka *et al.*,2009)。在土壤中,真菌菌丝释放高能量代谢物供相关细菌利用,并给它们提供生态位(Boer *et al.*,2005;Leveau *et al.*,2008)。外生菌根真菌分泌糖和有机酸(Landeweert *et al.*,2001)从基因型和功能方面挑选出菌根相关细菌种群(Frey-Klett *et al.*,2005a;Korkama *et al.*,2007;Uroz *et al.*,2007)。双色蜡蘑分泌海藻糖到体外,利用土壤中假单胞菌以海藻糖作为营养这一能力的高度差异性,挑选出能优先利用海藻糖的荧光假单胞菌菌株,从而引起菌根际中荧光假单胞菌 BBc6R8 菌株的富集。已报道,海藻糖是林业苗圃和种植园中植物根系菌根际对细菌群落进行特定选择的依据。不同于丛枝菌根真菌与其内生菌间的持久共同进化,外生菌根真菌的内生菌种群存在波动,似乎是从环境中获得的(Bertaux *et al.*,2005)。因此,外生菌根真菌会从环境中挑选有益微生物群落,对内生菌根促生菌群落具有调控作用。

### 3.2　外生菌根真菌对内生菌根促生菌群落的动态选择作用

大量有关动植物内生菌定殖规律及功能研究表明,植物的分泌物在微生物从空气和土壤到植物叶面与根面的“招募”过程中扮演着重要的筛选作用(Bulgarelli *et al.*,2012;Bai *et al.*,2015),植物根面微生物,根际微生物和土壤微生物种群组成及结构之间存在显著差异。随后,到达植物叶面和根面的部分微生物最终进入到植物体内部定殖(Balint *et al.*,2015;Rostas *et al.*,2015)。而在动物-微生物的互作研究中,也发现在蜜蜂(Vojvodic *et al.*,2013)、白蚁(Otani *et al.*,2014)和低等脊索动物(Dishaw *et al.*,2014),甚至人类(Yatsunenko *et al.*,2012)的健康宿主肠道中关键微生物种群都与有益微生物相关,而不是随机组成。Haeder 等(2009)研究也发现,切叶蚁会从土壤中选择一种可以分泌杀念珠菌素的共生性链霉菌来保护其“真菌花园”免受霉菌的侵染。因此,动植物已经进化出一套严密的选择性定殖机制来调控从外界环境中进入体内或体表的微生物种群。与动植物一样,外生菌根真菌也存在相应的选择性定殖机制以调控其内生微生物的定殖,对内生菌根促生菌群落具有动态选择作用。由于外生菌根真菌的生态环境及其形态结构,微生物从根际到菌根际再到菌柄表面、菌盖表面最后进入子实体内部是一个连续的动态选择过程,逐步筛选自身的内生群落。

### 3.3　菌根促生菌群落对外生菌根真菌的定殖机制

Haq 等(2014)通过研究伯克氏菌(*Burkholderia terrae* BS001)与离褶菌(*Lyophyllum*)间的相互作用表明,真菌与细菌间并没有物理接触,而是通过信号转导完成细菌对真菌的定殖,真菌分泌具有群体感应、类似抗生素的挥发性信号分子如 VOCs 到体外,引起根际微生物的应答,改变自身基因表达模式引起生长增强逐步向真菌靠近直至接触外生菌根真菌,两者相互识别后,细菌吸附到真菌菌丝注射效应蛋白引起真菌细胞形态发生改变,同时细菌胞外聚合物成分发生改变,真菌形成水膜促进细菌运动,为细菌持久吸附和运动提供保障。随后,细菌以真菌释放的化合物为营养在真菌表面生长,形成生物膜,

分泌几丁质酶降解真菌细胞壁并进入真菌内。此外,Pent 等(2017)在研究北方森林外生菌根真菌(伞菌目、牛肝菌目、鸡油菌目、红菇目中的不同物种)子实体内生细菌群落时发现,土壤 pH、$\delta^{15}N$、真菌目和属是真菌子实体内生菌群落组成最重要的决定因素,子实体内生细菌群落受到土壤参数和真菌特异性共同调控。因此,外生菌根真菌通过分泌一些物质如海藻糖、醇类物质或改变土壤 pH 等理化性质先募集一些微生物菌群到菌根际,再通过分泌挥发性信号物质引起有益细菌的应答并做出一系列的反应吸附到真菌表面最终进入真菌内部定殖。这一连续的动态过程是有选择性差异的,会因环境、外生菌根真菌种类不同出现差异。

## 4 菌根促生菌对外生菌根真菌作用的条件特异性及其生态功能

### 4.1 菌根促生菌对外生菌根真菌作用的条件特异性

大量研究表明,菌根促生菌并不总是对外生菌根真菌具有积极影响,菌根促生菌促生机制需在某些特定的条件如细菌浓度(Aspray *et al.*,2006b)、外生菌根真菌生存条件、外生菌根真菌或外生菌根种类下才能发挥作用。Labbé 等(2014)在荧光假单胞菌 BBc6R8 促进道格拉斯冷杉与双色蜡蘑菌根形成的实验中发现,增加细菌接种量,真菌生长反而受到抑制,表明只有在适当的细菌浓度下,菌根促生菌才能表现出对外生菌根真菌的促进作用。同时,很多研究者都证明,菌根促生菌是真菌特异性而非植物特异性,菌根促生菌通常会促进一些真菌形成菌根而抑制其它真菌共生体系的建立,如链霉菌 AcH 505 促进毒蝇伞(*Amanita muscaria*)和粘盖牛肝菌(*Suillus bovinus*)的生长,增强它们与挪威云杉(*Picea abies*)菌根的建立,而抑制粘滑菇(*Hebeloma cylindrosporum*)的生长,这种真菌特异性甚至在同种菌根真菌上具有差异。从特定植物-真菌外生菌根中分离出的细菌对这一菌根具有积极影响,且能促进此真菌与其宿主的共生,而对其他真菌则没有影响。Duponnois 等(2003)发现,共培养条件下,蒙氏假单胞菌(*Pseudomonas monteilii* HR13)显著增强豆马勃(*Pisolithus* sp. SL2,*Pisolithus alba* COI007,*Pisolithus alba* COI024,*Pisolithus* sp. COI032,*Pisolithus alba* IR 100,*Pisolithus tinctorius* GEMAS)菌落的径向生长,对硬皮马勃(*Scleroderma dictyosporum* IR109,*Scleroderma verrucosum* IR500)没有影响。但也有些研究结果表明,菌根促生菌并非真菌特异性,因为有些菌根促生菌菌株能促进多种外生菌根真菌与对应宿主植物的共生,这一点还需深入研究。此外,Schrey 等(2005)证明,链霉菌 AcH 505 使外生菌根真菌毒蝇伞菌丝直径减小是由其释放到生长基质中的化合物引起,且促生率和菌丝直径的减小与菌丝尖端肌动蛋白细胞骨架高频率重组相关。这表明:细菌化合物调控菌丝尖端区域的肌动蛋白组织,从而诱导菌丝形态学变化。不同菌根促生菌的作用机制不同,菌根促生菌对外生菌根真菌的影响是多方面的,且其作用机制也十分多样,对于具体的条件特异性还有一些不太明确的地方有待阐明。

### 4.2 菌根促生菌的生态功能

除了对外生菌根和外生菌根真菌具有促进作用外,菌根促生菌对丛枝菌根真菌生长、菌根共生形成和功能维持也有类似的作用(Hidayat *et al.*,2013;Viollet *et al.*,2017)。菌根促生菌对菌根共生体建立和功能维持的作用间接影响宿主植物的生长、存活,菌根促生菌还可以作为植物内生菌如假单胞菌(*Pseudomonas*)(Izumi *et al.*,2006)和链霉菌(*Streptomyces*)(Taechowisan *et al.*,2003)、植物根际促生菌(plant growth-promoting rhizobacteria,PGPR)如假单胞菌(Preston *et al.*,2001;Jaleel *et al.*,2007;Shilev *et al.*,2007),直接对植物产生作用。菌根促生菌保护植物免受病原菌浸染、从土壤转移养分及固定大气中的氮素(Frey-Klett *et al.*,2007),对植物抗病、生长、抗逆有重要作用。许多假单胞菌产生抗菌代谢产物如间苯三酚、苯丙胺,吡唑林和吡罗尼林抑制根际真菌病原体生长(Dowling *et al.*,1994)。同时,菌根促生菌可以分泌有效的植物生长促进剂吲哚-3-乙酸促进植物生长(Woodward *et al.*,2005)。已报道,菌根促生菌菌株 BBc6R8 能产生生长素,在一些假单胞菌中也检测到生长素的产生,以促进植物生长。类芽孢杆菌(*Paenibacillus* sp. EJP73)和伯克氏菌(*Burkholderia* sp. EJP67)能促进欧洲赤松幼苗根的二叉分支(Aspray *et al.*,2006a),促进机制尚不明确。还有一些菌根促生菌菌株能产生抗生素抑制病原菌对植物的侵染或通过占领生态位与病原菌竞争以减少植物根际病原菌数量。有研究表明,菌根促生菌能够增强植物对柴油的降解作用,提高植物在一些极端或胁迫条件下的抗逆能力、为植物提供营养从而有助于植物生长,获得广泛的生存领域。目前,菌根促生菌已用于“菌根化控制”这一技术在许

多林场得到应用,大大提高食用蘑菇生产率、林场管理效率。菌根促生菌的生态功能还包括很多方面,需要不断探索其具备的生态功能并解读其作用机制。

## 5 展　望

自菌根促生菌这一概念提出以来,已在多种植物-真菌模式系统中进行研究并取得成果。菌根促生菌对外生菌根真菌生长、繁育、外生菌根形成及功能维持都至关重要,其作用贯穿外生菌根真菌尤其是外生菌根类大型真菌整个生命周期。因此,本文强调菌根促生菌的重要性并希望深入探究不同菌根促生菌-外生菌根真菌相互作用的特异性及机理。

外生菌根真菌子实体的人工培育一直是人类尝试攻克的难关,纵观已有的研究进展和问题,笔者认为后续有关外生菌根真菌相关微生物功能的研究,应综合运用生物化学、分子生物学和宏基因组学等方法探索不同生态类型、不同环境、不同种类的外生菌根真菌内生菌群的多样性并比较相互差异,探究内生微生物对宿主菌丝生长、组成成分、代谢产物的影响及相互作用机制,并选择出具有显著促进作用效果的内生菌种群,同时对子实体表面、菌根际、菌根周围土壤的微生物群落多样性进行比较,分析微生物群落的动态变化过程,并分析相关酶活及关键酶活基因及其表达量的变化,明确外生菌根真菌对内生微生物的选择性机制。这些问题的解决,将帮助我们深层次了解外生菌根真菌相关潜在的生存要求,为许多难以培养的外生菌根真菌子实体培育提供理论支持;进一步为森林生态系统管理提供指导,提高外生菌根真菌与温带森林植物共生体的形成,维持森林生态系统的健康。

## 参考文献


程国玲, 李培军. 2007. 小叶白蜡接种外生菌根真菌对土壤石油烃的降解效果. 生态学杂志, **26**(3): 389-392.

邓　勋, 宋小双, 尹大川, 等. 2017. 深色有隔内生真菌与褐环乳牛肝菌双接种对樟子松生长及抗立枯病的影响. 中国森林病虫, **36**(1): 21-25.

李　倩, 吴小芹, 叶建仁. 2015. 一种马尾松菌根辅助细菌——短芽孢杆菌的筛选及鉴定. 林业科学, **51**(1): 159-164.

刘润进. 2017. 菌根真菌自始至终与植物休戚与共协同应对逆境. 菌物研究, **15**(1): 序言.

盛江梅, 吴小芹, 侯亮亮, 等. 2010. 一株黑松-美味牛肝菌菌根辅助细菌的筛选及鉴定. 应用与环境生物学报, **16**(5): 701-704.

佟丽华, 张红光, 姚　鑫. 2008. 外生菌根真菌的作用与应用开发前景展望. 安徽农学通报, **14**(14): 86-88.

温祝桂, 王　杰, 汤阳泽, 等. 2017. 外生菌根真菌彩色豆马勃(*Pisolithu stinctorius*)辅助植物修复重金属 Cu 污染土壤的应用潜力. 生物技术通报, **33**(4): 149-156.

尹大川, 邓　勋, 宋小双, 等. 2017. Cd 胁迫下外生菌根菌对樟子松生理指标和根际土壤酶的影响. 生态学杂志, **36**(11): 3072-3078.

于　浩, 陈　展, 尚　鹤,等. 2017. 野外模拟酸雨胁迫下接种外生菌根真菌对马尾松幼苗的缓解作用. 生态学报, **37**(16): 5418-5427.

张　慰, 陈　展, 邓仕槐, 等. 2012. 外生菌根缓解植物酸雨胁迫的机理研究进展. 生态学杂志, **31**(1): 200-206.

张中峰, 张金池, 黄玉清, 等. 2015. 水分胁迫和接种菌根真菌对青冈栎根系形态的影响. 生态学杂志, **34**(5): 1198-1204.

张中峰, 张金池, 黄玉清, 等. 2016. 接种菌根真菌对青冈栎幼苗耐旱性的影响. 生态学报, **36**(11): 3402-3410.

Aspray TJ, Frey-Klett P, Jones JE, *et al*. 2006a. Mycorrhization helper bacteria: A case of specificity for altering ectomycorrhiza architecture but not ectomycorrhiza formation. *Mycorrhiza*, **16**: 533-541.

Ahlawat OP, Manikandan K. 2015. Evaluation of bacterial inoculants for yield enhancement of white button mushroom, *Agaricus bisporus* under commercial scale cultivation. *Mushroom Research*, **24**: 95-104.

Aspray TJ, Eirian JE, Whipps JM, *et al*. 2006b. Importance of mycorrhization helper bacteria cell density and metabolite localization for the *Pinus sylvestris-Lactarius rufus* symbiosis. *FEMS Microbiology Ecology*, **56**: 25-33.

Aspray TJ, Jones EE, Davies MW, *et al*. 2013. Increased hyphal branching and growth of ectomycorrhizal fungus *Lactarius rufus* by the helper bacterium *Paenibacillus* sp. *Mycorrhiza*, **23**: 403-410.

Bai Y, Muller DB, Srinivas G, *et al*. 2015. Functional overlap of the *Arabidopsis* leaf and root microbiota. *Nature*, **528**: 364-369.

Bais HP, Weir TL, Perry LG, *et al*. 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, **57**: 233-266.

Balint M, Bartha L, O'Hara RB, *et al*. 2015. Relocation, high-latitude warming and host genetic identity shape the foliar fungal microbiome of *poplars*. *Molecular Ecology*, **24**: 235-248.

Barbieri E, Gioacchini AM, Zambonelli A, *et al*. 2005. Determination of microbial volatile organic compounds from *Staphylococcus pasteuri* against *Tuber borchii* using solid-phase microextraction and gas chromatography/ion trap mass spectrometry. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **19**: 3411-3415.

Bedini S, Bagnoli G, Sbrana C, *et al*. 1999. *Pseudomonads* isolated from within fruit bodies of *Tuber borchii* are capable of producing biological control or phytostimulatory compounds

in pure culture. *Symbiosis*, **26**: 223-236.

Bending GD, Poole EJ, Whipps JM, *et al*. 2002. Characterisation of bacteria from *Pinus sylvestris-Suillus luteus* mycorrhizas and their effects on root-fungus interactions and plant growth. *FEMS Microbiology Ecology*, **39**: 219-227.

Bertaux J, Schmid M, Hutzler P, *et al*. 2005. Occurrence and distribution of endobacteria in the plant-associated mycelium of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N. *Environmental Microbiology*, **7**: 1786-1795.

Boer W, Folman LB, Summerbell RC, *et al*. 2005. Living in a fungal world: Impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews*, **29**: 795-811.

Bonfante P, Anca IA. 2009. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: A network of interactions. *Annual Review of Microbiology*, **63**: 363-383.

Brule C, Frey-Klett P, Pierrat JC, *et al*. 2001. Survival in the soil of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* and the effects of a mycorrhiza helper *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biology & Biochemistry*, **33**: 1683-1694.

Brundrett MC. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: Understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, **320**: 37-77.

Bulgarelli D, Rott M, Schlaeppi K, *et al*. 2012. Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota. *Nature*, **488**: 91-95.

Cerigini E, Palma F, Barbieri E, *et al*. 2008. The *Tuber borchii* fruiting body-specific protein TBF-1, a novel lectin which interacts with associated *Rhizobium* species. *FEMS Microbiology Letters*, **284**: 197-203.

Cullings K, Courty PE. 2009. Saprotrophic capabilities as functional traits to study functional diversity and resilience of ectomycorrhizal community. *Oecologia*, **161**: 661-664.

Deveau A, Brule C, Palin B, *et al*. 2010. Role of fungal trehalose and bacterial thiamine in the improved survival and growth of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N and the helper bacterium *Pseudomonas fluorescens* BBc6R8. *Environmental Microbiology Reports*, **2**: 560-568.

Deveau A, Palin B, Delaruelle C, *et al*. 2007. The mycorrhiza helper *Pseudomonas fluorescens* BBc6R8 has a specific priming effect on the growth, morphology and gene expression of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N. *New Phytologist*, **175**: 743-755.

Dishaw LJ, Flores-Torres J, Lax S, *et al*. 2014. The gut of geographically disparate *Ciona intestinalis* harbors a core microbiota. *PLoS One*, **9**: e93386.

Dominguez JA, Martin A, Anriquez A, *et al*. 2012. The combined effects of *Pseudomonas fluorescens* and *Tuber melanosporum* on the quality of *Pinus halepensis* seedlings. *Mycorrhiza*, **22**: 429-436.

Dowling DN, O´Gara F. 1994. Metabolites of *Pseudomonas* involved in the biocontrol of plant disease. *Trends in Biotechnology*, **12**: 133-141.

Duponnois R, Kisa M. 2006. The possible role of trehalose in the mycorrhiza helper bacterium effect. *Canadian Journal of Botany*, **84**: 1005-1008.

Duponnois R, Plenchette C. 2003. A mycorrhiza helper bacterium enhances ectomycorrhizal and endomycorrhizal symbiosis of Australian *Acacia* species. *Mycorrhiza*, **13**: 85-91.

Flegg PB, Wood DA. 1985. Growth and fruiting// Flegg PB, Spencer DM, Wood DA, The Biology and Technology of the Cultivated Mushroom. Chichester, UK: John Wiley & Sons: 141-177.

Founoune H, Duponnois R, Ba AM, *et al*. 2002. Mycorrhiza helper bacteria stimulate ectomycorrhizal symbiosis of *Acacia holosericea* with *Pisolithus alba*. *New Phytologist*, **153**: 81-89.

Frey P, Frey-Klett P, Garbaye J, *et al*. 1997. Metabolic and genotypic fingerprinting of fluorescent pseudomonads associated with the Douglas fir-*Laccaria bicolor* mycorrhizosphere. *Applied and Environmental Microbiology*, **63**: 1852-1860.

Frey-Klett P, Chavatte M, Clausse ML, *et al*. 2005a. Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads. *New Phytologist*, **165**: 317-328.

Frey-Klett P, Garbaye J. 2005b. Mycorrhiza helper bacteria: A promising model for the genomic analysis of fungal-bacterial interactions. *New Phytologist*, **168**: 4-8.

Frey-Klett P, Garbaye J, Tarkka M. 2007. The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytologist*, **176**: 22-36.

Frey-Klett P, Pierrat JC, Garbaye J. 1997. Location and survival of mycorrhiza helper *Pseudomonas fluorescens* during establishment of ectomycorrhizal symbiosis between *Laccaria bicolor* and Douglas fir. *Applied and Environmental Microbiology*, **63**: 139-144.

Garbaye J. 1994. Mycorrhization helper bacteria: A new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, **128**: 197-210.

Haeder S, Wirth R, Herz H, *et al*. 2009. Candicidin-producing *Streptomyces* support leaf-cutting ants to protect their fungus garden against the pathogenic fungus *Escovopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**: 4742-4746.

Haq IU, Zhang M, Yang P, *et al*. 2014. The interactions of bacteria with fungi in soil: Emerging concepts. *Advances in Applied Microbiology*, **89**: 185-215.

Hayes WA, Randle PE, Last FT. 1969. The nature of the microbial stimulus affecting sporophore formation in *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. *Annals of Applied Biology*, **64**: 177-187.

Hidayat C, Arief DH, Nurbaity A, *et al*. 2013. *Rhizobacteria* selection to enhance spore germination and hyphal length of arbuscular mycorrhizal fungi in vitro. *Asian Journal of Agriculture & Rural Development*, **3**: 199-204.

Izumi H, Anderson LC, Alexander IJ, *et al*. 2006. Endobacteria in some ectomycorrhizas in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *FEMS Microbiology Ecology*, **56**: 34-42.

Jaleel CA, Manivannan P, Sankar B, *et al*. 2007. *Pseudomonas fluorescens* enhances biomass yield and ajmalicine production in *Catharanthus roseus* under water deficit stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, **60**: 7-11.

Johansson JF, Paul LR, Finlay RD. 2004. Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology*, **48**: 1-13.

Kataoka R, Futai K. 2009b. A new mycorrhizal helper bacterium, *Ralstonia* species, in the ectomycorrhizal symbiosis between *Pinus thunbergii* and *Suillus granulatus*. *Biology and Fertility of Soils*, **45**: 315-320.

Kataoka R, Taniguchi T, Futai K. 2009a. Fungal selectivity of two mycorrhiza helper bacteria on five mycorrhizal fungi associated with *Pinus thunbergii*. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, **25**: 1815-1819.

Korkama T, Fritze H, Pakkanen A, *et al*. 2007. Interactions between extraradical ectomycorrhizal mycelia, microbes associated with the mycelia and growth rate of Norway spruce (*Picea abies*) clones. *New Phytologist*, **173**: 798-807.

Kozdroj J, Piotrowska-Seget Z, Krupa P. 2007. Mycorrhizal fungi and ectomycorrhiza associated bacteria isolated from an industrial desert soil protect pine seedlings against Cd (II) impact. *Ecotoxicology*, **16**: 449-456.

Kumari D, Reddy MS, Upadhyay RC. 2013. Diversity of cultivable bacteria associated with fruiting bodies of wild Himalayan *Cantharellus* spp. *Annals of Microbiology*, **63**: 845-853.

Labbé JL, Weston DJ, Dunkirk N, *et al*. 2014. Newly identified helper bacteria stimulate ectomycorrhizal formation in *Populus*. *Frontiers in Plant Science*, **5**: 579.

Landeweert R, Hoffland E, Finlay RD, *et al*. 2001. Linking plants to rocks: Ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**: 248-254.

Lehr NA, Adomas A, Asiegbu FO, *et al*. 2009. WS-5995 B, an antifungal agent inducing differential gene expression in the conifer pathogen *Heterobasidion annosum* but not in *Heterobasidion abietinum*. *Applied Microbiology & Biotechnology*, **85**: 347-358.

Leveau JH, Preston GM. 2008. Bacterial mycophagy: Definition and diagnosis of a unique bacterial-fungal interaction. *New Phytologist*, **177**: 859-876.

Martin F, Duplessis S, Ditengou F, *et al*. 2001. Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: Signals and communication genes. *New Phytologist*, **151**: 145-154.

Mediavilla O, Olaizola J, Santos-Del-Blanco L, *et al*. 2016. Mycorrhization between *Cistus ladanifer* L. and *Boletus edulis* Bull is enhanced by the mycorrhiza helper bacteria *Pseudomonas fluorescens* Migula. *Mycorrhiza*, **26**: 161-168.

Neelam, Vinod, Kushwaha KP. 2014. Effect of *Alcaligens faecalis* supplementation to different casing mixtures on its physico-chemical properties and yield stimulation of *Agaricus bisporus*. *Bioscan*, **9**: 659-661.

Noble R, Dobrovin-Pennington A, Evered CE, *et al*. 1998. Properties of peat-based casing soils and their influence on the water relations and growth of the mushroom (*Agaricus bisporus*). *Plant and Soil*, **207**: 1-13.

O'Donoghue DC. 1963. New light on fruit body initiation. *Mushroom Science*, **5**: 247-249.

Ostonen I, Helmisaari H, Borken W, *et al*. 2011. Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. *Global Change Biology*, **17**: 3620-3632.

Otani S, Mikaelyan A, Nobre T, *et al*. 2014. Identifying the core microbial community in the gut of fungus-growing termites. *Molecular Ecology*, **23**: 4631-4644.

Park JY, Agnihotri VP. 1969. Bacterial metabolites trigger sporophore formation in *Agaricus bisporus*. *Nature*, **222**: 984.

Pena R, Lang C, Lohaus G, *et al*. 2017. Phylogenetic and functional traits of ectomycorrhizal assemblages in top soil from different biogeographic regions and forest types. *Mycorrhiza*, **27**: 233-245.

Pent M, Poldmaa K, Bahram M. 2017. Bacterial communities in boreal forest mushrooms are shaped both by soil parameters and host identity. *Frontiers in Microbiology*, **8**: 836.

Pohjanen J, Koskimaki JJ, Sutela S, *et al*. 2014. Interaction with ectomycorrhizal fungi and endophytic *Methylobacterium* affects nutrient uptake and growth of pine seedlings in vitro. *Tree Physiology*, **34**: 993-1005.

Poole E, Bending G, Whipps J, *et al*. 2001. Bacteria associated with *Pinus sylvestri-Lactarius rufus* ectomycorrhizas and their effects on mycorrhiza formation in vitro. *New Phytologist*, **151**: 743-751.

Pregitzer KS, Deforest JL, Burton AJ, *et al*. 2002. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, **72**: 293-309.

Preston GM, Bertrand N, Rainey PB. 2001. Type III secretion in plant growth-promoting *Pseudomonas fluorescens* SBW25. *Molecular Microbiology*, **41**: 999-1014.

Proskura N, Podlasinska J, Skopicz-Radkiewicz L. 2017 Chemical composition and bioaccumulation ability of *Boletus badius* (Fr.) Fr. Collected in western Poland. *Chemosphere*, **168**: 106-111.

Rainey P, Cole A, Fermor T, *et al*. 1990. A model system for examining involvement of bacteria in basidiome initiation of *Agaricus bisporus*. *Mycological Research*, **94**: 191-195.

Rangel-Castro JI, Danell E, Pfeffer PE. 2002a. A $^{13}$C-NMR study of exudation and storage of carbohydrates and amino acids in the ectomycorrhizal edible mushroom *Cantharellus cibarius*. *Mycologia*, **94**: 190-199.

Rangel-Castro JI, Levenfors JJ, Danell E. 2002b. Physiological and genetic characterization of fluorescent *Pseudomonas* associated with *Cantharellus cibarius*. *Canadian Journal of Microbiology*, **48**: 739-748.

Riedlinger J, Schrey SD, Tarkka MT, *et al*. 2006. Auxofuran, a novel metabolite that stimulates the growth of fly agaric, is

produced by the mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces* strain AcH 505. *Applied and Environmental Microbiology*, **72**: 3550-3557.

Rigamonte TA, Pylro VS, Duarte GF. 2010. The role of mycorrhization helper bacteria in the establishment and action of ectomycorrhizae associations. *Brazilian Journal of Microbiology*, **41**: 832-840.

Rostas M, Cripps MG, Silcock P. 2015. Aboveground endophyte affects root volatile emission and host plant selection of a belowground insect. *Oecologia*, **177**: 487-497.

Rózycki H, Kampert M, Strzelczyk E, *et al*. 1994. Effect of different soil bacteria on mycorrhizae formation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in vitro studies. *Folia Forestalia Polonica*, **36**: 92-102.

Sbrana C, Bagnoli G, Bedini S, *et al*. 2000. Adhesion to hyphal matrix and antifungal activity of *Pseudomonas* strains isolated from *Tuber borchii* ascocarps. *Canadian Journal of Microbiology*, **46**: 259-268.

Schrey SD, Schellhammer M, Ecke M, *et al*. 2005. Mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces* AcH 505 induces differential gene expression in the ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria*. *New Phytologist*, **168** 205-216.

Seipke RF, Kaltenpoth M, Hutchings MI. 2012. *Streptomyces* as symbionts: An emerging and widespread theme. *FEMS Microbiology Reviews*, **36**: 862-876.

Shilev S, Lopez AF, Prieto MS, *et al*. 2007. Induced protein profile changes in arsenate tolerant and sensitive *Pseudomonas fluorescens* strains. *Journal of Environmental Engineering and Landscape Management*, **15**: 221-226.

Taechowisan T, Peberdy JF, Lumyong S. 2003. Isolation of endophytic actinomycetes from selected plants and their antifungal activity. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, **19**: 381-385.

Tarkka MT, Sarniguet A, Frey-Klett P. 2009. Inter-kingdom encounters: Recent advances in molecular bacterium-fungus interactions. *Current Genetics*, **55**: 233-243.

Tedersoo L, May TW, Smith ME. 2010. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: Global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, **20**: 217-263.

Tonali U, Grappelli A, Galt E, *et al*. 1989. Earthworm casts and casing layer in *Agaricus* cultivation. *Mushroom Science*, **12**: 414-416.

Urayama T. 1961. Stimulative effect of certain bacteria on *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. *Botanical Magazine Tokyo*, **872**: 56-59.

Uroz S, Calvaruso C, Turpault MP, *et al*. 2007. Effect of the mycorrhizosphere on the genotypic and metabolic diversity of the bacterial communities involved in mineral weathering in a forest soil. *Applied & Environmental Microbiology*, **73**: 3019-3027.

van der Heijden MG, Martin FM, Selosse M, *et al*. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, **205**: 1406-1423.

Viollet A, Pivato B, Mougel C, *et al*. 2017. *Pseudomonas fluorescens* C7R12 type III secretion system impacts mycorrhization of *Medicago truncatula* and associated microbial communities. *Mycorrhiza*, **27**: 23-33.

Visscher HR. 1988. Casing soil// Griensven LJLDV. The Cultivation of Mushrooms. Sussex, UK: Rustington, Darlington Mushroom Laboratories, 1988: 73-89.

Vivas A, Azcon R, Biro B, *et al*. 2003a. Influence of bacterial strains isolated from lead-polluted soil and their interactions with arbuscular mycorrhizae on the growth of *Trifolium pratense* L. under lead toxicity. *Canadian Journal of Microbiology*, **49**: 577-588.

Vivas A, Barea JM, Biro B, *et al*. 2006. Effectiveness of autochthonous bacterium and mycorrhizal fungus on *Trifolium* growth, symbiotic development and soil enzymatic activities in Zn contaminated soil. *Journal of Applied Microbiology*, **100**: 587-598.

Vivas A, Marulanda A, Ruiz-Lozano JM, *et al*. 2003b. Influence of a *Bacillus* sp on physiological activities of two arbuscular mycorrhizal fungi and on plant responses to PEG-induced drought stress. *Mycorrhiza*, **13**: 249-256.

Vojvodic S, Rehan SM, Anderson KE. 2013. Microbial gut diversity of Africanized and European honey bee larval instars. *PLoS One*, **8**: e72106.

Wargo MJ, Hogan DA. 2006. Fungal-bacterial interactions: A mixed bag of mingling microbes. *Current Opinion in Microbiology*, **9**: 359-364.

Woodward AW, Bartel B. 2005. Auxin: Regulation, action, and interaction. *Annals of Botany*, **95**: 707-735.

Yatsunenko T, Rey FE, Manary MJ, *et al*. 2012. Human gut microbiome viewed across age and geography. *Nature*, **486**: 222-227.

**作者简介** 徐 漫,女,1994年生,汉,硕士研究生,研究方向为外生菌根类大型真菌及其相关微生物互作。E-mail: xuman_2017fighting@163.com

**责任编辑** 魏中青