



## 袁海生

中国科学院沈阳应用生态研究所研究员，博士生导师，东北生物标本馆馆长，生物多样性研究组组长，任中国菌物学会理事，辽宁大学、沈阳药科大学兼职导师。长期从事真菌多样性、系统学、生态学，以及食药真菌资源挖掘利用等领域研究。

# 外生菌根真菌的共生互作和宿主选择机制研究进展

俞嘉瑞<sup>1,2</sup>, 袁海生<sup>1\*</sup>

1 中国科学院沈阳应用生态研究所 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 辽宁 沈阳 110164

2 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要:** 外生菌根真菌作为树木的共生伙伴, 是森林生态系统重要组成部分, 在森林天然更新、植物抗逆性形成、协助植物吸收限制性营养等方面扮演重要角色。真菌和植物跨界共生具有复杂的分子互作过程, 在共生的不同阶段有不同的分子互作机制, 其调控反馈网络还有许多未知。基因组与转录组研究技术和方法的进步, 为一些新的信号分子、效应蛋白以及相关通路的发现提供了可能。真菌与宿主植物之间营养转移调控对共生的影响也逐渐受到关注, 营养相关的转运蛋白对共生的建立和维持提供了物质基础。真菌的宿主选择机制是值得重点关注的领域, 由于外生菌根真菌的多谱系起源和演化史中存在多次宿主转换事件, 真菌演化出多样的应对机制用来区分相容性宿主、不相容性宿主和非宿主。通过对不同真菌与宿主植物的组学研究, 宿主选择机制研究取得了一定进展。本文对近十年来国内外的研究报道进行梳理与总结, 并对未来在该领域的探索方向做出展望。

**关键词:** 外生菌根; 互作机制; 分子调控; 转运蛋白; 宿主选择

### [引用本文]

俞嘉瑞, 袁海生, 2023. 外生菌根真菌的共生互作和宿主选择机制研究进展. 菌物学报, 42(1): 86-100

Yu JR, Yuan HS, 2023. Research progress on symbiotic interaction and host selection mechanisms of ectomycorrhizal fungi. Mycosystema, 42(1): 86-100

资助项目: 国家自然科学基金(U2102220, 31970017); 沈阳市科技计划(22-322-3-07)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (U2102220, 31970017) and the Shenyang Science and Technology Plan (22-322-3-07).

\*Corresponding author. E-mail: hsyuan@iae.ac.cn

ORCID: YUAN Haisheng (0000-0001-7056-140X)

Received: 2022-09-21; Accepted: 2022-10-08

# Research progress on symbiotic interaction and host selection mechanisms of ectomycorrhizal fungi

YU Jiarui<sup>1,2</sup>, YUAN Haisheng<sup>1\*</sup>

1 CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110164, Liaoning, China

2 University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Ectomycorrhizal fungi, as an important part of forest ecosystems, are important symbiotic partners of trees. They play a key role in the natural regeneration of forest, the formation of plant stress resistance, helping plants in absorption of restrictive nutrients, and serving as a food source for insects. Fungi and host plants have complex molecular interactions, and there are different molecular mechanisms in different stages of symbiosis and many unknown complex network of interaction. With the development of genome and transcriptome research, it is possible to find some new signaling molecules, effector proteins and related pathways. The effect of the regulation of nutrient transfer between fungi and host plants on symbiosis has attracted people's attention. Nutrition related transporters provide the material basis for the establishment of long-term symbiosis. In addition, the host selection mechanism of ectomycorrhizal fungi should be focused on. Because of the polyphyletic origin and evolution of ectomycorrhizal fungi, there are many host conversion events, and the fungi evolve various coping mechanisms to distinguish compatible hosts, incompatible hosts and non-hosts. Through the study of different fungi and host plants, the mechanism of host selection has made some advances. This paper summarizes the research reports concerned at home and abroad in the past decade, and future orientation in development of this field is also predicted.

**Keywords:** ectomycorrhiza; interaction mechanism; molecular regulation; transporter; host selection

菌根是植物根系与真菌形成的共生体, 90% 的陆地植物能与真菌形成菌根。依据形态特征与宿主植物, 菌根分为 7 种类型: 丛枝菌根(AM)、浆果鹃类菌根(ArM)、外生菌根(EcM)、内外生菌根(EeM)、欧石楠类菌根(ErM)、水晶兰类菌根(MM)和兰科菌根(OrM) (Bonfante & Genre 2010)。在维管植物形成的菌根中, 72%为 AM, 2%为 EcM (Brundrett & Tedersoo 2018), 据估计有 6 000 多种木本植物能与超过 20 000 种担子菌或子囊菌形成 EcM (Martin *et al.* 2016; 戴玉成等 2021), 这些树木主要包括松科 Pinaceae、壳斗科 Fagaceae、桦木科 Betulaceae、杨柳科

Salicaceae、桃金娘科 Myrtaceae 以及龙脑香科 Dipterocarpaceae 等, 广泛分布于全球各类森林生态系统中(Whitham *et al.* 2008); 与此同时, 这些树木类群也是腐生真菌的主要寄主(戴玉成等 2000; 戴玉成 2012; Dai 2012; 吴芳等 2020; 马海霞等 2022; Wu *et al.* 2022);

与宿主多样性相对应, 外生菌根真菌拥有独立的多系起源, 推测其存在于 78–82 个真菌谱系中的 251–256 个属中(Tedersoo & Smith 2013; Martin *et al.* 2016)。之所以被称为外生菌根真菌, 是因为其具有相似的菌丝鞘(hyphal mantle)和哈氏网(Hartig net)解剖学特征, 哈氏网由菌丝

分化而成,不入侵植物细胞内部,与植物细胞壁之间构成共生界面,该界面进行真菌与植物之间的营养交换。菌根联结使得植物与真菌双方互惠互利,真菌吸收并向宿主植物提供来自土壤中的限制性营养,以换取植物的光合产物,尤其是在贫瘠的土壤条件下能够促进森林生态系统繁荣稳定(Whitham *et al.* 2008)。

外生菌根的形成机制与宿主选择一直备受关注。随着测序技术和分析手段的快速进步,通过比较基因组学已初步揭示了外生菌根真菌基因组中碳水化合物活性酶家族(CAZyme)的变化趋势(Kohler *et al.* 2015),通过转录组分析不同植物与真菌的互作过程,进一步揭示出更加复杂多样的分子互作(Miyauchi *et al.* 2020)。共生过程中存在多个阶段,各个阶段均具有复杂的信号交流与互作(Pellegrin *et al.* 2019b),破坏任意阶段的交流互作都能导致共生关系的失败。一般来说,物种演化取决于与周围环境的互作,尤其是依赖合作共生的物种(Margulis & Fester 1991)。外生菌根真菌在缺乏宿主的情况下难以完成生活史,因此,宿主是决定其存在与演化的主要因素之一(van der Linde *et al.* 2018)。宿主的选择存在于外生菌根真菌与植物的共演化过程中(Miyauchi *et al.* 2020),真菌与不相容性宿主互作表现为较低的定植率(Plett *et al.* 2015; Liao *et al.* 2016)以及很难形成成熟的共生结构(Sammer *et al.* 2016),在其选择宿主的过程中同样涉及复杂的信号交流与识别。

共生的基础是双方受益,维持稳定的共生关系依赖于彼此的营养交换(Kiers *et al.* 2011; Casieri *et al.* 2013),为此共生的双方采取不同的策略增强彼此的联结。外生菌根真菌演化出一套独特的基因库,用于摄取土壤中的限制性营养(如 N、P)(Nehls & Plassard 2018; Pellitier & Zak 2018; Plassard *et al.* 2019),经过长期积累,逐渐塑造了森林生态系统中利于自身竞争的土壤

理化性质与微生物群落(Phillips *et al.* 2013; Cheeke *et al.* 2017; Fernandez *et al.* 2020; 郝嘉鑫等 2021; 涂晶晶等 2021)。植物似乎可以通过检查真菌的转运蛋白等方式分辨其是否为自身提供限制性营养(Becquer *et al.* 2018),还通过引入多种外生菌根真菌竞争,提高整体的供养量(Hortal *et al.* 2017)。

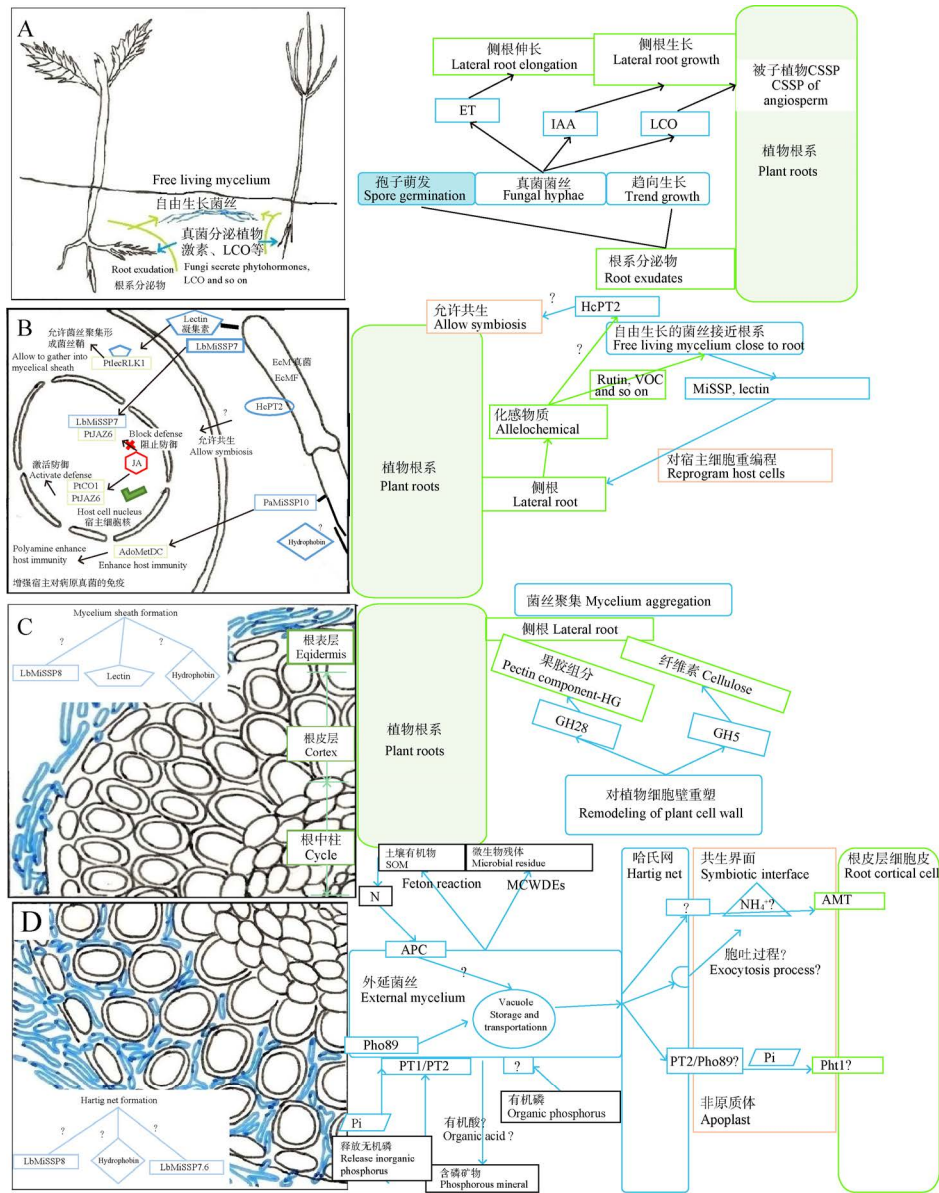
尽管目前已有少量共生效应子的作用得到揭示,但仍有许多未完全清楚,宿主选择的分子机制也有待深入研究。本文对近几年外生菌根的形成机制、宿主选择和营养交换进行回顾与总结,并据此提出本领域未来着重研究方向。

## 1 外生菌根形成过程及其分子机制

菌根建立的过程大致可以分为两个阶段:(1) 预共生阶段,(2) 共生建立阶段(Pellegrin *et al.* 2019b)。预共生阶段涉及植物根际与真菌分泌的化感物质的相互识别、菌丝趋向性生长和根系形态上的改变。共生建立阶段需要通过分子信号互相交流,如真菌的效应蛋白启动共生相关和抑制防御相关通路等。转录组与蛋白质组分析提供了多样且物种特异的候选蛋白效应子(Plett *et al.* 2011; Doré *et al.* 2015; Kim *et al.* 2016)。此外通过大规模基因组测序重点关注了 CAZyme 的变化:相较于木腐真菌,外生菌根真菌的微生物细胞壁降解酶(MCWDEs)得到了保留,而植物细胞壁降解酶(PCWDEs)基因出现趋同性收敛,为真菌穿透植物细胞壁提供了分子基础(Miyauchi *et al.* 2020)。

### 1.1 预共生阶段

该阶段主要指植物与真菌分别通过远程散播的化感物质为信号,吸引对方相向生长并进行身份确认(图 1A, 1B)。能够接收对方的信号分子是实现共生的先决条件(Pellegrin *et al.* 2019b)。植物根系能分泌许多次级代谢产物作为根际的



**图 1 外生菌根形成过程中真菌与宿主的互作和养分交换过程** A, B: 预共生阶段. C, D: 共生阶段. A: 植物通过根系分泌物招募潜在的共生伙伴, 真菌分泌 LCO 表明自己的敌友身份. 植物根系分泌物加强真菌孢子萌发和菌丝趋向性; 真菌分泌植物激素引发植物侧根生长, 真菌分泌的 LCO 激活被子植物的 CSSP. B: 植物继续分泌化感物质招募真菌, 真菌接近根系后通过分泌多种信号分子确认宿主精确身份如凝集素、MiSSP 等. C: 菌丝鞘的形成. 凝集素、疏水蛋白等引导菌丝在根表层聚集, 同时分泌植物细胞壁降解酶如 GH5、GH28 对细胞壁进行重塑. D: 哈氏网的形成. 对细胞壁的降解扩大了非原质体空间, 菌丝在根皮层生长形成哈氏网, 哈氏网扩大了与植物的营养交换界面, 远端外延菌丝吸收的 N、P 等营养通过液泡运输至哈氏网, 再通过转运蛋白等方法释放至共生界面

**Fig. 1 Process of establishment of ectomycorrhizal symbioses and nutrient exchange.** A, B: Pre-symbiotic stage. C, D: Symbiotic stage. A: Plants recruit potential symbiotic partners through root exudates, and fungi secrete LCO to show their identity as friends or enemies. Plant root exudates enhanced fungal spore germination and mycelial tendency, and fungi secrete phytohormones to induce lateral root growth. The LCO secreted by fungi activates the CSSP of angiosperms. B: Plants continue to secrete allelochemicals to recruit fungi. When fungi approach the root, they secrete a variety of signaling molecules to confirm the precise identity of the host such as lectin, MiSSP, etc. C: The formation of hyphal mantle. Lectin, hydrophobins and so on lead hyphae to gather on the surface of roots and plant cell wall degrading enzymes are secreted to remodel the cell wall, such as GH5, GH28. D: The formation of Hartig net. The degradation of cell wall enlarges the apoplast space; the hyphae grow in the root cortex and form Hartig net. Hartig net expands the interface of nutrient exchange with plants, extension hyphae absorb nutrients such as N and P in the distance and transport by vacuole to Hartig net, and then released to the symbiotic interface by transporters and other methods.

化感物质(Garcia *et al.* 2015): 欧洲赤松 *Pinus sylvestris* 分泌的松香酸、赤松 *P. densiflora* 分泌的黄酮类物质, 促进某些外生菌根真菌, 如 *Suillus* 孢子的萌发; 巨桉 *Eucalyptus grandis* 分泌的芦丁能促进豆马勃 *Pisolithus spp.* 菌丝伸长 (Lagrange *et al.* 2001); 不同相容性宿主的根系分泌的挥发性有机物(VOC)能诱导不同类型和不同剂量真菌的疏水蛋白(Sammer *et al.* 2016)。真菌也能独自向外界分泌植物激素, 如生长素(IAA)、乙烯(ET)等, 其主要作用是在菌丝接触宿主前对宿主根系进行形态重塑(Pellegrin *et al.* 2019b)。真菌通过生长素转运蛋白将 IAA 外排, 改变了植物内源性 IAA 的动态平衡, 抑制主根生长, 增加侧根分支, 利于真菌定植(Raudaskoski & Kothe 2015; Sammer *et al.* 2016), 如粘花菇 *Hebeloma cylindrosporum* 的突变株过度产生 IAA, 使得真菌定植率提升(Gea *et al.* 1994)。块菌(*Tuber sp.*)能释放 ET 使侧根伸长, 但同时 ET 与茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)等主要作为植物防御网络相关的激素, 会限制真菌在植物组织中的存在(Glazebrook *et al.* 2003; Derksen *et al.* 2013), 例如双色蜡蘑 *Laccaria bicolor* 与毛果杨 *Populus trichocarpa* 共生时, ET 与茉莉酸(JA)联合抑制哈氏网的形成, 但不影响菌根最终形成(Plett *et al.* 2014b)。

植物根系分泌液与真菌分泌的植物激素往往是非特异性的。病原真菌同样能感受这些化感物质进行趋向性生长并且分泌 IAA (Meents *et al.* 2019)。外生菌根真菌分泌的生长素也能促使非宿主拟南芥侧根增加(Felten *et al.* 2010)。为了区分有益真菌与病原真菌, 宿主植物能识别真菌分泌的壳寡糖(CO)或脂化壳寡糖(LCO) (Zhang *et al.* 2021)。AM 真菌与固氮菌分泌的 CO/LCO, 能激活被子植物共有的共生信号通路(CSSP) (Delaux *et al.* 2012), CSSP 被证实存在于 *L. bicolor* 和杨树的共生中(Cope *et al.* 2019), 但是

裸子植物缺乏 CSSP 的关键基因, 是否可以识别 EcM-LCO 还有待证实。

## 1.2 共生建立阶段

在该阶段, 菌丝需要与植物根表面物理接触, 菌丝包裹根尖, 形成菌丝鞘, 进而入侵植物根皮层细胞形成哈氏网(图 1C, 1D)。在此过程中, 共生真菌需要避免宿主免疫反应的排斥, 因此小分泌蛋白(SSP)等信号物质扮演重要作用。小分泌蛋白是病原真菌和共生真菌与宿主互作的主要效应子(Kamoun 2006; Stergiopoulos & de Wit 2009; Plett *et al.* 2011), 病原真菌中发现由真菌分泌的效应蛋白能被植物细胞吸收, 控制宿主免疫(Raudaskoski & Kothe 2015)。真菌有丰富的分泌组, 不同的分泌组反映了真菌生活方式上的适应, 活体营养型和共生往往比半活体营养型和坏死性营养型有更高的物种特异性 SSP (Kim *et al.* 2016)。通过共生时期转录组中高度上调的基因确定了一些共生相关的 SSP。由菌根诱导的小分子分泌蛋白(MiSSP)是一类小于 300 个氨基酸, 有些具有信号肽和细胞外定位活性, 没有跨膜结构域, 缺乏内质网保留基序的真菌分泌蛋白(Lo Presti *et al.* 2015)。作用已知或部分已知的小分子分泌蛋白有 *L. bicolor* 与杨树互作时的 LbMiSSP7、LbMiSSP7.6、LbMiSSP8 和 PaMiSSP10b (Plett *et al.* 2014a, 2020a; Pellegrin *et al.* 2019a; Kang *et al.* 2020)。LbMiSSP7 靶向宿主细胞核内的 PtJAZ6 蛋白, 阻止其感受 JA 而避免激活宿主免疫; LbMiSSP7.6 定位于细胞核与 PtTrihclix 转录因子作用, 敲除 LbMiSSP7.6 的基因会阻碍哈氏网的形成; LbMiSSP8 的 C 端存在一段起源于腐生先祖的重复序列(DW[K/R]<sub>n</sub>), LbMiSSP8-RNAi 菌株无法形成菌丝鞘与哈氏网, 其作用可能是引导菌丝聚集。

外生菌根真菌并非完全抑制植物免疫反应。聚胺类物质能增强宿主对病原真菌的防御, 但对有益共生菌无碍(Sannazzaro *et al.* 2007)。

*Pisolithus albus* 与 *Eucalyptus grandis* 互动时 PaMiSSP10b 靶向宿主 S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶 (AdoMetDC), 增强 AdoMetDC 的活性, 使根内聚胺(Polyamine)水平上升, 其作用可能在于对病原真菌的竞争性抑制。植物体内存在的蛋白质精氨酸甲基转移酶(PRMT)家族对共生关系有调节作用(Plett *et al.* 2019), 如: *E. grandis* 的 EgPRMT1 可以促进侧根形成, 增加定植机会, EgPRMT10 可以激活植物激素相关的防御通路; 在共生时, EgPRMT1 被轻度抑制, EgPRMT10 则增加表达。总之外生菌根真菌能减弱宿主的免疫反应, 但仍然适度保留避免真菌过度定植。

凝集素和疏水蛋白在共生建立过程中也具有重要作用。凝集素是一类糖蛋白, 被认为承担信号分子的功能(Downie *et al.* 2010), 可能是宿主识别的关键物质。*Laccaria bicolor* 与相容性宿主 *Populus trichocarpa* 建立菌根的速度要快于不相容性宿主美洲黑杨 *P. deltoides* (Plett *et al.* 2015), 差异原因在于 *P. trichocarpa* 基因组中存在独特的凝集素受体蛋白基因(*PtLecRLK1*), 通过荧光蛋白共表达发现该蛋白定位于细胞质, 并内吞性识别真菌的凝集素, 携带该基因的拟南芥转基因植株可以和 *L. bicolor* 形成菌丝鞘但无法形成哈氏网(Labbé *et al.* 2019)。红鳞口蘑 *Tricholoma vaccinum* 与相容性宿主云杉 *Picea abies* 和不相容性宿主 *P. sylvestris* 互动, 不同宿主 VOC 和根泌液对其诱导的疏水蛋白表达量变化相似, 在共生期间 hdy5、hdy8 的表达量变化具有明显差异(Sammer *et al.* 2016), 而与不相容性宿主互动无法形成哈氏网(Mankel *et al.* 2002)。疏水蛋白的作用在共生期间未知, 但在整个生活史中表达模式多样化, 可能参与引导菌丝聚集、附着和形态分化。

共生建立阶段, 哈氏网的形成是重要的标志性特征, 其前提是需要特异的酶对植物细胞壁进行重塑。植物细胞壁是由不同聚合物交织而成。

外生菌根真菌保有一套限制性的植物细胞壁降解酶 PCWDEs 基因, 其作用并非完全降解而是用于共生, 降低对植物细胞壁的损伤。黑孢块菌 *Tuber melanosporum* 的基因组保留有纤维素水解酶基因 *TmelCMC3* (GH5), 而缺乏 GH6 和 GH7 (Martin *et al.* 2010)。黑松露与欧榛 *Corylus avellana* 共生时, 在哈氏网中 *TmelCMC3* 被极大上调, GH5 可能是参与穿透细胞壁功能的关键酶(Hacquard *et al.* 2013)。*Laccaria bicolor* 基因组中只存在一个纤维素降解相关的酶 GH5, 依附在唯一的纤维素结合模块(CBM1)上(Martin *et al.* 2008)。LbGH5-CBM1 对半纤维素、晶状纤维素及木聚糖无活性, 在菌丝鞘和哈氏网的菌丝外围积累水解杨树纤维素; 低表达的菌株形成的哈氏网细小, RNAi 影响下无法形成共生(Zhang *et al.* 2018)。但是 *T. melanosporum*-*C. avellana* 菌根中绝大多数细胞壁组分被改变, 果胶组分-半聚乳糖醛酸(HG)含量下降最多, 与此相关的多聚半聚乳糖醛酸酶(GH28)同样在共生中上调, *Hebeloma cylindrosporum* 的共生中 GH28 同样显著上调(Doré *et al.* 2017); 外生菌根真菌可能穿透根细胞中富含果胶的胞间薄层, 并占据根皮层的细胞空间; 半纤维素组分中木聚糖含量同样下降明显, 但在共生中的作用未知(Sillo *et al.* 2016)。

## 2 营养调控参与菌根共生

成熟的外生菌根菌需要进行营养交换维持共生关系(图 1D)。外生菌根真菌从植物宿主获取 10%–20%的光合产物, 同时提供宿主所需 70%的氮(N)、磷(P)等矿质元素(Finlay & Soderstrom 1992)。菌根真菌作为根系的延伸, 增加了对土壤各层的营养吸收, 尤其是对土壤有机质(SOM)的分解与利用(Averill & Hawkes 2016; Shah *et al.* 2016; Cheeke *et al.* 2017)。真菌通过转运蛋白或离子通道获得 N、P 等营养,

并将其通过液泡(vacuole)暂时储存和长距离运输至菌根,再通过转运体外排至共生界面(Guerrero-Galán *et al.* 2018; Plassard *et al.* 2019)。共生同样能增强蔗糖在根尖的积累用以提供给真菌(Salzer & Hager 1991; Tschaplinski *et al.* 2014)。

## 2.1 营养元素 N 的调控

外生菌根真菌有丰富的 N 相关转运体。*Laccaria bicolor* 基因组中有 29 个推定的 APC 超家族转运蛋白(氨基酸、聚胺和有机胺),多于腐生菌和致病菌(Lucic *et al.* 2008)。*Hebeloma cylindrosporum* 的寡肽转运蛋白 HcPTR2A 对 LysAsp、LeuLeu 和 LeuLeuLeu 有很高的亲和性,共生时 HcPTR2A 持续表达,可能负责在土壤中吸收寡肽,HcPTR2B 在共生时下调;*L. bicolor*-*P. pinaster* 体系在 28 d 共生培养后的 LbPTR2A 仅在菌根处表达, LbPTR2B 在共生中表达下调(Müller *et al.* 2020)。硝酸盐转运体(NNP)家族对  $\text{NO}_3^-$  的吸收需要消耗能量,在  $\text{NO}_3^-$  存在下, *Tuber borchii* 的 TbNir1 和 TbNRT2 与 *H. cylindrosporum* 的 HcNir1 和 HcNRT2 表达均上调(Jargeat *et al.* 2000; Polidori *et al.* 2007)。TbNir1 和 TbNRT2 在菌根处高表达,而在自由生长的菌丝中微弱表达,其可能作为 *T. borchii* 的 N 形式外排至共生界面的通道(Guescini *et al.* 2003; Montanini *et al.* 2006)。但是外生菌根真菌更偏好于吸收  $\text{NH}_4^+$ , 因为它的同化成本低,真菌的高亲和性铵转运蛋白(AMT)可以感受易代谢性 N 的存在, N 缺乏时表达减少, N 充足时表达增加(Montanini *et al.* 2002; Willmann *et al.* 2007)。杨树在共生时期植物的铵转运蛋白大幅上调,真菌很可能将  $\text{NH}_4^+$  外排至共生界面(Guidot *et al.* 2005; Nehls & Plassard 2018)。

与腐生真菌相比,外生菌根真菌基因组虽然减少了植物细胞壁降解酶基因的数量,但保留了几个辅助活性(AA)酶,其中包括漆酶(LAC)、溶

解性多糖单加氧酶(LPMO)、少数物种还含有几个 II 类过氧化物酶(POD) (吴冰等 2015; Miyauchi *et al.* 2020)。*Tuber* 基因组中有丰富的铜依赖的 LPMO 参与几丁质的降解(Murat *et al.* 2018),而在富含有机质的底物中, *Hebeloma cylindrosporum* 的 4 种 POD 上调(Doré *et al.* 2015)。EcM 能促进土壤过氧化物酶的活性,从土壤中死亡微生物残体中获得 N (Drigo *et al.* 2012; Bödeker *et al.* 2014)。森林凋落物是土壤有机质(SOM)的主要组成成分。外生菌根真菌对 SOM 的降解类似于褐腐真菌的芬顿(Fenton)反应(Eastwood *et al.* 2011)。*Suillus* 等外生菌根真菌在 SOM 诱导下,分泌铜基氧化酶(GROs)和葡萄糖-甲醇-胆碱氧化还原酶(GMCOs)用于产生  $\text{H}_2\text{O}_2$ , 再通过 AA 酶类对凋落物进行降解,但其中的纤维素降解发生在侧链(Shah *et al.* 2016),因此外生菌根真菌降解 SOM 的主要目的不是获取碳(C),而是释放固定在其中的 N。由于外生菌根真菌的 C 源主要来自宿主,“Gadgil 效应”认为 EcM 对 SOM 中 N 的开采而不利用 C,导致了 C:N 上升,使 N 成为限制性营养,限制了土壤中腐生真菌的生长和对 C 的利用,此正反馈导致土壤 C 的积累(Gadgil & Gadgil 1971)。有研究认为,在北方针叶林中 *Tomentella*、*Russula* 等外生菌根真菌为优势群落,抑制了凋落物的降解和 C 循环,而栎林下则没有抑制(Fernandez *et al.* 2020),其原因可能是针叶树的凋落物难以分解,限制了周围腐生菌类群,同时外生菌根真菌对 N 的优势竞争也起到了重要作用(Phillips *et al.* 2013; Cheeke *et al.* 2017)。高 N 环境不利于 EcM 共生,施加外源 N 可能会改变土壤微生物群落,加快 SOM 分解和 C、N 的释放,外生菌根真菌不再具有竞争优势,继而影响其与宿主植物的共生(Plett *et al.* 2020b)。赤道两侧的阔叶林下,凋落物有很高的降解速率, C、N 周转速率相对较快, EcM 不占优势因而以 AM 为主导(Steidinger

*et al.* 2019)。红菇科外生菌根真菌能在 N 丰富的环境中保持竞争优势,可能归因于外生菌根真菌基因组保留了相当数量的微生物细胞壁降解酶,作用于几丁质、葡聚糖、甘露聚糖和肽聚糖,各个酶的比例与腐生真菌拥有的比例相似(Looney *et al.* 2018; Miyauchi *et al.* 2020),可能通过降解土壤中微生物残体获取 N,但其中的生物学过程有待阐明。

## 2.2 营养元素 P 的调控

天然林土壤中磷的形式多样,但无机磷的浓度非常低,一般在 1–10  $\mu\text{mol/L}$ ,有机磷很难被植物直接利用(Bieleski 1973; Costa *et al.* 2016)。EcM 通过广布的菌丝和高亲和力的转运蛋白吸收土壤中的磷。Pi 转运蛋白有 2 种共运形式,担子菌外生菌根中只有  $\text{H}^+:\text{Pi}$  转运蛋白(PT1, PT2),而子囊菌外生菌根真菌(块菌类)大都缺乏 PT2 但有  $\text{Na}^+:\text{Pi}$  转运蛋白(Pho87 和 Pho89)(Plassard *et al.* 2019)。*Hebeloma cylindrosporum* 与 *Pinus pinaster* 互作时,在与宿主接触后 4 d, *HcPT2* 强烈上调,此时还没有出现共生结构的分化;*HcPT2* 对 Pi 具有高亲和力,被认为是从外界吸收和外排至共生界面的关键蛋白, RNAi 沉默该蛋白的表达,则不能建立共生关系(Becquer *et al.* 2018)。*Paxillus involutus* 与 *P. sylvestris* 互作转录组研究发现,可用性 P 浓度较低时,真菌 N 代谢相关的基因会下调(Paparakidou *et al.* 2021)。植物似乎存在可以感应真菌转运蛋白的机制,当外生菌根真菌无法从外界吸收并提供矿物质时,植物会限制糖的供给(Nilsson *et al.* 2005; Hendricks *et al.* 2006)。低亲和力  $\text{H}^+:\text{Pi}$  转运蛋白功能未知,可能与共生界面的调节有关。

磷的供给可能是菌根共生中的重要影响因素。AM 真菌有一套精细的互惠互利系统,植物依据真菌提供的营养量给予相应的糖类回报(Kiers *et al.* 2011; Fellbaum *et al.* 2012, 2014)。虽然目前没有发现 EcM 存在这样的精细调控,

但是菌根共生的最终目的是营养成分的交换(Read & Perez-Moreno 2003; Martin *et al.* 2007)。在土壤生态系统的发展过程中,植物形成的菌根类型会发生变化(Read 1991),其原因可能与土壤的 pH 值、微生物群落演替和初级生产力的改变有关(Nilsson *et al.* 2005; Zangaro *et al.* 2012)。起到决定性作用的是土壤限制性营养从 N 转化为 P,而外生菌根真菌如 *P. involutus* 可以溶解含 P 矿物(Smits *et al.* 2012),此时植物的菌根类型由偏好 AM 转为偏好 EcM (Albornoz *et al.* 2016)。担子菌外生菌根真菌土壤生境为弱酸性, $\text{H}^+:\text{Pi}$  转运蛋白依赖 ATP 和 pH 梯度驱动,而子囊菌(块菌)土壤生境一般为中性或弱碱性, $\text{Na}^+:\text{Pi}$  转运蛋白支持其从外界吸收 P (Plassard *et al.* 2019)。目前有关 P 转运蛋白在 P 迁移、EcM 共生中的作用、在调节共生行为的机制方面还有许多未知,有待研究。

## 3 宿主选择的分子机制

对比不同营养型的真菌基因组发现,外生菌根真菌起源于不同生境下的腐生先祖,为多谱系起源,并随着植物谱系演化而呈现平行辐射(Kohler *et al.* 2015)。例如褐腐真菌 *Serpula lacrymans* 生长在松科植物周围,菌丝能包裹根系,形成松散的类似菌丝鞘结构,系统发育关系推断其与外生菌根真菌 *Suillus* 的祖先最为接近(Eastwood *et al.* 2011)。例外的是土生空团菌 *Cenococcum geophilum* 可能起源于病原真菌(Peter *et al.* 2016)。演化、物种形成与生态位本就是连续的概念,演化历史上同样存在多次重要的宿主转换事件,例如在晚三叠纪或侏罗纪, EcM 宿主从松科扩展到壳斗科(Brundrett & Tedersoo 2018)。通常 EcM 都有一定范围的宿主谱,一种树能与十几种外生菌根真菌共生,一种菌同样也有不同相容性的宿主,而严格的专性共生关系非常罕见(Churchland & Grayston 2014)。



近期(~55 Mya), 外生菌根真菌先祖物种发生辐射进化, 丝膜菌科 Cortinariaceae、牛肝菌科 Boletaceae、疣孢革菌科 Thelephoraceae 和红菇科 Russulaceae 等经历了快速多样化, 呈现出多样化的宿主共生关系(Looney *et al.* 2018)。

从系统发育角度来看, 虽然 EcM 谱系特异性大, 但由于所处生态系统中的角色为互利共生, 该类群存在明显的趋同演化, 比较基因组学揭示了不同外生菌根真菌与植物的共生存在很多共性特征。除解剖学特征一致外, 在 PCWDE 基因的收敛, 以及转座子原件(TE)在基因组中比例出现激增等特征也基本一致。外生菌根真菌没有腐生真菌中能够完全利用晶状纤维素的酶 GH6 和 GH7。TE 在低等真菌基因组中的占比为 1%–15%; 在外生菌根真菌类群中, 担子菌占比中位数为 36%, 子囊菌为 57% (Veneault-Fourrey & Martin 2011; Looney *et al.* 2018)。TE 在基因组中以均一方式分布, 如 *Tricholoma matsutake* 的核基因被 TE 包围(Martin *et al.* 2008, 2010; Min *et al.* 2020); 病原真菌同样有高比例的 TE, 有助于毒力基因的复制、小片段重排和删减(Frantzeskakis *et al.* 2018)。TE 在共生过程中的作用还不清楚, 可能与加速物种演化及增强宿主适应性有关。*T. matsutake* 在自由生长菌丝和子实体形成过程中, 83%的基因未检测到表达, TE 可能抑制了其周围基因座的表达, 但共生阶段还没有相关的研究, 可能存在不同的结果(Min *et al.* 2020)。

不同植物宿主与 EcM 真菌之间存在不同相容性, 多组学研究有助于理解宿主选择的分子机制。*Laccaria bicolor* 与 *Populus trichocarpa* 相容, 而与 *P. deltoides* 不相容, 在真菌与宿主早期的互作中, 宿主存在相似的次级代谢与基因表达: 主要为明显防御性的化学酶激反应(次级代谢产物如水杨苷、邻苯三酚和奎尼酸等), 后期相容性宿主通过真菌效应子抑制而下调, 防御性

次级代谢产物含量下降, 而不相容性宿主的防御性次级代谢产物持续维持高浓度与高多样性(Tschaplinski *et al.* 2014; Plett *et al.* 2015)。真菌共生的核心转录组不随宿主相容性和共生阶段而变化, 其中涉及营养交换的转运蛋白、TCA 等能量相关的代谢(Plett *et al.* 2015)。基因组中存在大量未知且无同源性的分泌蛋白基因, 可能与宿主选择有关。*L. bicolor* 与杨树共生诱导的基因中, 有 84%的基因可以对比到同属的紫晶蜡蘑 *L. amethystea* 中, 剩下的 16%是与其他真菌相比没有任何相似性的孤儿基因(orphan gene)(Kohler *et al.* 2015)。相比之下, *Tuber magnatum-Quercus robur* 和 *T. melanosporum-Corylus avellana* 共生时被诱导的基因中, 共有的基因占较大比例(75%); 但是对比两者共生转录谱上调的基因, 共有的仅占 15%, 各自特有的基因可能是物种选择的关键(Murat *et al.* 2018)。在松属 *Pinus* 的 10 个物种与乳牛肝菌属 *Suillus* 的 5 个物种互作中, 通过转录组识别不同的 *Suillus* 物种与各自相容的宿主互作, *Suillus* 物种采用了共同的调控途径: SSP、GTP 信号和 P450 等; 与此相对的是, 真菌与不同宿主互作展现出的共性很小而特异性很大, 特异性的表达包括: 双精氨酸转运、GPI 锚定蛋白、膜受体和 SSP 等(Liao *et al.* 2016)。不相容性互作中真菌与宿主双方无法有效建立交流, 真菌可能表现更多的特异表达。对比 *Q. robur* 与 3 种 EcM 外生菌根真菌和 1 种 OrM 兰科菌根菌的互作, EcM 互作下宿主根的转录组有相似表达, 但与 OrM 互作表达有明显区别, OrM 真菌引发了植物更多的免疫反应(Bouffaud *et al.* 2020)。

宿主选择可能与真菌的营养交换能力有关, 不相容的真菌被称为“欺骗者(cheaters EMF)”, 因为它们提供了更少的 N 却从宿主获得更多的 C, 因此宿主允许多种外生菌根真菌定植, 增加竞争帮助宿主可以从真菌中获得更多的 N, 而竟

竞争性定植的过程同样取决于宿主防御相关的控制(Hortal *et al.* 2017)。此外,真菌保有的 PCWDE 可能对宿主选择也起到一定的作用,菌丝入侵根系的方式可能因宿主细胞壁材质不同而异。*Lactarius bicolor* 的 GH5 对入侵根皮层起到关键作用, *Hebeloma cylindrosporum* 和 *Tuber melanosporum* 的 GH28 可能对细胞重塑或入侵发挥关键作用。

从物种群体水平上来看,长期与不同宿主共生且无法进行基因交流的 2 个群体,可能分化为 2 个物种。橙红乳菇 *Lactarius hatsudake* 广泛生长于松林下,而拟橙红乳菇 *L. pseudohatsudake* 仅生长在杉林中,不与松属植物共生。群体基因组学为研究宿主选择提供了新视野,地处沿海的加州沼松 *Pinus muricata* 和地处山区美国黑松 *P. contorta* 林下都有 *Suillus brevipes* 共生。通过采集足够多的真菌个体进行群体基因组研究,发掘出大量 SNP,其中与 *P. muricata* 共生的群体的  $\text{Na}^+:\text{H}^+$  转运蛋白基因有正向选择,而更多表现出正选择性的功能基因,尚待与表型、环境或宿主联系(Branco *et al.* 2015)。

## 4 展望

EcM 促进了森林的繁荣和土壤腐殖质的积累,同时塑造了稳定和多样的森林生态系统。对 EcM 共生机制和宿主选择的深入研究,有助于更好地认识外生菌根菌的演化历史,深入理解真菌和植物跨界共生的分子基础,保护森林物种多样性以及合理开发和保护野生菌资源。进入组学时代后,利用各种组学技术对 EcM 已有较多的研究,对其共生机制、营养交换和宿主选择有了更多的认识。共生起源和演化与地球地质演化和植物的演化有着密不可分的关系,共生现象背后存在复杂的信号交流和分子作用网络,目前已揭示的只是冰山一角。由此我们作出以下展望。

(1) 目前在共生机制研究中仅涉及到几个

真菌-宿主模式,很多共生的信号通路还不完善,其普适性还有待探究,植物分泌的 SSP 或小 RNA 对真菌与共生的影响仅有初步的研究,还未深入探索。

(2) 营养调控机制还有待深入研究,比如  $\text{NH}_4^+$  的外排机制,不同 P 转运蛋白的作用,宿主如何识别转运蛋白的存在等。

(3) 外生菌根真菌的独立起源与宿主转换事件,其机制还有待阐明,如土生空团菌的起源事件、红菇科真菌为何能在 N 丰富的环境中保持竞争地位、TE 对基因的作用、孤儿基因的生物作用及其起源与演化等。

(4) 从全球大视角或区域小角度理解 EcM 的分布、生态和演化应该与组学、分子生物学过程相联系:群体基因组学在外生菌根真菌中开展存在困难,如何建立一套简化的外生菌根真菌的群体基因组学样本采集流程也是有待解决的问题。

(5) 许多珍稀可食用外生菌根真菌的人工驯化有待深入研究,凝集素识别相关的研究为改造植物或真菌,建立新的共生关系提供了分子基础,通过基因改造建立新的共生关系来培育珍稀外生菌根真菌有待工程学与伦理学上的讨论。

## [REFERENCES]

- Albornoz FE, Lambers H, Turner BL, Teste FP, Laliberté E, 2016. Shifts in symbiotic associations in plants capable of forming multiple root symbioses across a long-term soil chronosequence. *Ecology and Evolution*, 6(8): 2368-2377
- Averill C, Hawkes CV, 2016. Ectomycorrhizal fungi slow soil carbon cycling. *Ecology Letters*, 19(8): 937-947
- Becquer A, Garcia K, Amenc L, Rivard C, Doré J, Trives-Segura C, Szponarski W, Russet S, Baeza Y, Lassalle-Kaiser B, Gay G, Zimmermann SD, Plassard C, 2018. The *Hebeloma cylindrosporum* HcPT2 Pi transporter plays a key role in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 220(4): 1185-1199
- Bielecki RL, 1973. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. *Annual Review of Plant Physiology*, 24: 225-252

- Bödeker IT, Clemmensen KE, de Boer W, Martin F, Olson Å, Lindahl BD, 2014. Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist*, 203(1): 245-256
- Bonfante P, Genre A, 2010. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 1(48): 1-11
- Bouffaud ML, Herrmann S, Tarkka MT, Bönn M, Feldhahn L, Buscot F, 2020. Oak displays common local but specific distant gene regulation responses to different mycorrhizal fungi. *BMC Genomics*, 21(1): 399
- Branco S, Gladieux P, Ellison CE, Kuo A, LaButti K, Lipzen A, Grigoriev IV, Liao HL, Vilgalys R, Peay KG, Taylor JW, Bruns TD, 2015. Genetic isolation between two recently diverged populations of a symbiotic fungus. *Molecular Ecology*, 24(11): 2747-2758
- Brundrett MC, Tedersoo L, 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4): 1108-1115
- Casieri L, Ait Lahmidi N, Doidy J, Veneault-Fourrey C, Migeon A, Bonneau L, Courty PE, Garcia K, Charbonnier M, Delteil A, Brun A, Zimmermann S, Plassard C, Wipf D, 2013. Biotrophic transportome in mutualistic plant-fungal interactions. *Mycorrhiza*, 23(8): 597-625
- Cheeke TE, Phillips RP, Brzostek ER, Rosling A, Bever JD, Fransson P, 2017. Dominant mycorrhizal association of trees alters carbon and nutrient cycling by selecting for microbial groups with distinct enzyme function. *New Phytologist*, 214(1): 432-442
- Churchland C, Grayston SJ, 2014. Specificity of plant-microbe interactions in the tree mycorrhizosphere biome and consequences for soil C cycling. *Frontiers in Microbiology*, 5: 261
- Cope KR, Bascaules A, Irving TB, Venkateshwaran M, Maeda J, Garcia K, Rush TA, Ma C, Labbé J, Jawdy S, Steigerwald E, Setzke J, Fung E, Schnell KG, Wang Y, Schlieff N, Bücking H, Strauss SH, Maillet F, Jargeat P, Bécard G, Puech-Pagès V, Ané JM, 2019. The ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* produces lipochitooligosaccharides and uses the common symbiosis pathway to colonize *Populus* roots. *The Plant Cell*, 31(10): 2386-2410
- Costa MG, Gama-Rodrigues AC, Gonçalves JLD, Gama-Rodrigues EF, Sales MVDS, Aleixo S, 2016. Labile and non-labile fractions of phosphorus and its transformations in soil under *Eucalyptus* plantations, Brazil. *Forests*, 7(1): 15
- Dai YC, 2012. Pathogenic wood-decaying fungi on woody plants in China. *Mycosystema*, 31: 493-509 (in Chinese)
- Dai YC, 2012. Polypore diversity in China with an annotated checklist of Chinese polypores. *Mycoscience*, 53: 49-80
- Dai YC, Qin GF, Xu MQ, 2000. The Forest pathogens of root and butt rot on northeast China. *Forest Research*, 13: 15-22 (in Chinese)
- Dai YC, Yang ZL, Cui BK, Wu G, Yuan HS, Zhou LW, He SH, Ge ZW, Wu F, Wei YL, Yuan Y, Si J, 2021. Diversity and systematics of the important macrofungi in Chinese forests. *Mycosystema*, 40(4): 770-805 (in Chinese)
- Delaux PM, Xie X, Timme RE, Puech-Pages V, Dunand C, Lecompte E, Delwiche CF, Yoneyama K, Bécard G, Séjalon-Delmas N, 2012. Origin of strigolactones in the green lineage. *New Phytologist*, 195(4): 857-871
- Derksen H, Rampitsch C, Daayf F, 2013. Signaling cross-talk in plant disease resistance. *Plant Science*, 207: 79-87
- Doré J, Kohler A, Dubost A, Hundley H, Singan V, Peng Y, Kuo A, Grigoriev IV, Martin F, Marmeisse R, Gay G, 2017. The ectomycorrhizal basidiomycete *Hebeloma cylindrosporum* undergoes early waves of transcriptional reprogramming prior to symbiotic structures differentiation. *Environmental Microbiology*, 19(3): 1338-1354
- Doré J, Perraud M, Dieryckx C, Kohler A, Morin E, Henrissat B, Lindquist E, Zimmermann SD, Girard V, Kuo A, Grigoriev IV, Martin F, Marmeisse R, Gay G, 2015. Comparative genomics, proteomics and transcriptomics give new insight into the exoproteome of the basidiomycete *Hebeloma cylindrosporum* and its involvement in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 208(4): 1169-1187
- Downie JA, 2010. The roles of extracellular proteins, polysaccharides and signals in the interactions of rhizobia with legume roots. *FEMS Microbiology Reviews*, 34(2): 150-170
- Drigo B, Anderson IC, Kannangara GSK, Cairney JW, Johnson D, 2012. Rapid incorporation of carbon from ectomycorrhizal mycelial necromass into soil fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 49: 4-10
- Eastwood DC, Floudas D, Binder M, *et al.* (more than 20 authors), 2011. The plant cell wall-decomposing machinery underlies the functional diversity of forest fungi. *Science*, 333(6043): 762-765
- Fellbaum CR, Gachomo EW, Beesetty Y, Choudhari S, Strahan GD, Pfeffer PE, Kiers ET, Bücking H, 2012. Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(7): 2666-2671
- Fellbaum CR, Mensah JA, Cloos AJ, Strahan GE, Pfeffer PE, Kiers ET, Bücking H, 2014. Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon

- source strength of individual host plants. *New Phytologist*, 203(2): 646-656
- Felten J, Legué V, Ditengou FA, 2010. Lateral root stimulation in the early interaction between *Arabidopsis thaliana* and the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor*: is fungal auxin the trigger? *Plant Signaling & Behavior*, 5(7): 864-867
- Fernandez CW, See CR, Kennedy PG, 2020. Decelerated carbon cycling by ectomycorrhizal fungi is controlled by substrate quality and community composition. *New Phytologist*, 226(2): 569-582
- Finlay R, Soderstrom B, 1992. Mycorrhiza and carbon flow in the soil. In: Allen MF (ed.) *Mycorrhizal functioning: an integrated plant fungal process*. Chapman and Hall, New York. 1-548
- Frantzeskakis L, Kracher B, Kusch S, Yoshikawa-Maekawa M, Bauer S, Pedersen C, Spanu PD, Maekawa T, Schulze-Lefert P, Panstruga R, 2018. Signatures of host specialization and a recent transposable element burst in the dynamic one-speed genome of the fungal barley powdery mildew pathogen. *BMC Genomics*, 19(1): 381
- Gadgil RL, Gadgil PD, 1971. Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature*, 233: 133
- Garcia K, Delaux PM, Cope KR, Ané JM, 2015. Molecular signals required for the establishment and maintenance of ectomycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 208(1): 79-87
- Gea L, Normnad L, Vian B, Gay G, 1994. Structural aspects of ectomycorrhiza of *Pinus pinaster* (Ait.) Sol. formed by an IAA-overproducer mutant of *Hebeloma cylindrosporum* Romagnési. *New Phytologist*, 128(4): 659-670
- Glazebrook J, Chen W, Estes B, Chang HS, Nawrath C, Métraux JP, Zhu T, Katagiri F, 2003. Topology of the network integrating salicylate and jasmonate signal transduction derived from global expression phenotyping. *The Plant Journal*, 34(2): 217-228
- Guerrero-Galán C, Delteil A, Garcia K, Houdinet G, Conéjéro G, Gaillard I, Sentenac H, Zimmermann SD, 2018. Plant potassium nutrition in ectomycorrhizal symbiosis: properties and roles of the three fungal TOK potassium channels in *Hebeloma cylindrosporum*. *Environmental Microbiology*, 20(5): 1873-1887
- Guescini M, Pierleoni R, Palma F, Zeppa S, Vallorani L, Potenza L, Sacconi C, Giomaro G, Stocchi V, 2003. Characterization of the *Tuber borchii* nitrate reductase gene and its role in ectomycorrhizae. *Molecular Genetics and Genomics*, 269(6): 807-816
- Guidot A, Verner MC, Debaud JC, Marmeisse R, 2005. Intraspecific variation in use of different organic nitrogen sources by the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum*. *Mycorrhiza*, 15(3): 167-177
- Hacquard S, Tisserant E, Brun A, Legué V, Martin F, Kohler A, 2013. Laser microdissection and microarray analysis of *Tuber melanosporum* ectomycorrhizas reveal functional heterogeneity between mantle and Hartig net compartments. *Environmental Microbiology*, 15(6): 1853-1869
- Hao JX, Tong FP, Zhao M, Li G, Liu ZH, Bai SL, 2021. Ectomycorrhizal fungal community structure characteristics of *Pinus massoniana* seedlings bred by root production method and ordinary breeding method. *Mycosystema*, 40: 1617-1626 (in Chinese)
- Hendricks JJ, Mitchell RJ, Kuehn KA, Pecot SD, Sims SE, 2006. Measuring external mycelia production of ectomycorrhizal fungi in the field: the soil matrix matters. *New Phytologist*, 171(1): 179-186
- Hortal S, Plett KL, Plett JM, Cresswell T, Johansen M, Pendall E, Anderson IC, 2017. Role of plant-fungal nutrient trading and host control in determining the competitive success of ectomycorrhizal fungi. *The ISME Journal*, 11(12): 2666-2676
- Jargeat P, Gay G, Debaud JC, Marmeisse R, 2000. Transcription of a nitrate reductase gene isolated from the symbiotic basidiomycete fungus *Hebeloma cylindrosporum* does not require induction by nitrate. *Molecular & General Genetics*, 263(6): 948-956
- Kamoun S, 2006. A catalogue of the effector secretome of plant pathogenic oomycetes. *Annual Review of Phytopathology*, 44: 41-60
- Kang H, Chen X, Kemppainen M, Pardo AG, Veneault-Fourrey C, Kohler A, Martin FM, 2020. The small secreted effector protein MiSSP7.6 of *Laccaria bicolor* is required for the establishment of ectomycorrhizal symbiosis. *Environmental Microbiology*, 22(4): 1435-1446
- Kiers ET, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah JA, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum CR, Kowalchuk GA, Hart MM, Bago A, Palmer TM, West SA, Vandenkoornhuys P, Jansa J, Bücking H, 2011. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333(6044): 880-882
- Kim KT, Jeon J, Choi J, Cheong K, Song H, Choi G, Kang S, Lee YH, 2016. Kingdom-wide analysis of fungal small secreted proteins (SSPs) reveals their potential role in host association. *Frontiers in Plant Science*, 7: 186
- Kohler A, Kuo A, Nagy LG, *et al.* (more than 20 authors), 2015. Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics*, 47(4): 410-415
- Labbé J, Muchero W, Czarnecki O, Wang J, Tuskan GA. (more than 20 authors), 2019. Mediation of plant-mycorrhizal interaction by a lectin receptor-like

- kinase. *Nature Plants*, 5(7): 676-680
- Lagrange H, Jay-Allmand C, Lapeyrie F, 2001. Rutin, the phenolglycoside from *Eucalyptus* root exudates, stimulates *Pisolithus* hyphal growth at picomolar concentrations. *New Phytologist*, 149(2): 349-355
- Liao HL, Chen Y, Vilgalys R, 2016. Metatranscriptomic study of common and host-specific patterns of gene expression between pines and their symbiotic ectomycorrhizal fungi in the genus *Suillus*. *PLoS Genetics*, 12(10): e1006348
- Lo Presti L, Lanver D, Schweizer G, Tanaka S, Liang L, Tollot M, Zuccaro A, Reissmann S, Kahmann R, 2015. Fungal effectors and plant susceptibility. *Annual Review of Plant Biology*, 66: 513-545
- Looney BP, Meidl P, Piatek MJ, Miettinen O, Martin FM, Matheny PB, Labbé JL, 2018. Russulaceae: a new genomic dataset to study ecosystem function and evolutionary diversification of ectomycorrhizal fungi with their tree associates. *New Phytologist*, 218(1): 54-65
- Lucic E, Fourrey C, Kohler A, Martin F, Chalot M, Brun-Jacob A, 2008. A gene repertoire for nitrogen transporters in *Laccaria bicolor*. *New Phytologist*, 180(2): 343-364
- Ma HX, Si J, Dai YC, Zhu AH, Cui BK, Fan YG, Yuan Y, He SH, 2022. Diversity of wood-inhabiting macrofungi in Hainan Province, South China. *Mycosystema*, 41(5): 695-712 (in Chinese)
- Mankel A, Krause K, Kothe E, 2002. Identification of a hydrophobin gene that is developmentally regulated in the ectomycorrhizal fungus *Tricholoma terreum*. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(3): 1408-1413
- Margulis L, Fester R, 1991. Symbiogenesis and symbiogenesis. In: Margulis L, Fester R (eds.) *Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis*. MIT Press, Massachusetts. 1-14
- Martin F, Aerts A, Ahrén D, Brun A, *et al.* (more than 20 authors), 2008. The genome of *Laccaria bicolor* provides insights into mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 452(7183): 88-92
- Martin F, Kohler A, Duplessis S, 2007. Living in harmony in the wood underground: ectomycorrhizal genomics. *Current Opinion in Plant Biology*, 10(2): 204-210
- Martin F, Kohler A, Murat C, Balestrini R, *et al.* (more than 20 authors), 2010. Périgord black truffle genome uncovers evolutionary origins and mechanisms of symbiosis. *Nature*, 464(7291): 1033-1038
- Martin F, Kohler A, Murat C, Veneault-Fourrey C, Hibbett DS, 2016. Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 14(12): 760-773
- Meents AK, Furch ACU, Almeida-Trapp M, Özyürek S, Scholz SS, Kirbis A, Lenser T, Theißen G, Grabe V, Hansson B, Mithöfer A, Oelmüller R, 2019. Beneficial and Pathogenic *Arabidopsis* root-interacting fungi differently affect auxin levels and responsive genes during early infection. *Frontiers in Microbiology*, 10: 380
- Min B, Yoon H, Park J, Oh YL, Kong WS, Kim JG, Choi IG, 2020. Unusual genome expansion and transcription suppression in ectomycorrhizal *Tricholoma matsutake* by insertions of transposable elements. *PLoS One*, 15(1): e0227923
- Miyauchi S, Kiss E, Kuo A, *et al.* (more than 20 authors), 2020. Large-scale genome sequencing of mycorrhizal fungi provides insights into the early evolution of symbiotic traits. *Nature Communications*, 11(1): 5125
- Montanini B, Moretto N, Soragni E, Percudani R, Ottonello S, 2002. A high-affinity ammonium transporter from the mycorrhizal ascomycete *Tuber borchii*. *Fungal Genetics and Biology*, 36(1): 22-34
- Montanini B, Viscomi AR, Bolchi A, Martin Y, Siverio JM, Balestrini R, Bonfante P, Ottonello S, 2006. Functional properties and differential mode of regulation of the nitrate transporter from a plant symbiotic ascomycete. *The Biochemical Journal*, 394(Pt 1): 125-134
- Murat C, Payen T, Noel B, Kuo A, *et al.* (more than 20 authors), 2018. Pezizomycetes genomes reveal the molecular basis of ectomycorrhizal truffle lifestyle. *Nature Ecology & Evolution*, 2(12): 1956-1965
- Müller T, Neuhäuser B, Ludewig U, Houdinet G, Zimmermann SD, Courty PE, Wipf D, 2020. New insights into HcPTR2A and HcPTR2B, two high-affinity peptide transporters from the ectomycorrhizal model fungus *Hebeloma cylindrosporium*. *Mycorrhiza*, 30(6): 735-747
- Nehls U, Plassard C, 2018. Nitrogen and phosphate metabolism in ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 220(4): 1047-1058
- Nilsson LO, Giesler R, Bååth E, Wallander H, 2005. Growth and biomass of mycorrhizal mycelia in coniferous forests along short natural nutrient gradients. *New Phytologist*, 165(2): 613-622
- Paparakidou C, Leake JR, Beerling DJ, Rolfe SA, 2021. Phosphate availability and ectomycorrhizal symbiosis with *Pinus sylvestris* have independent effects on the *Paxillus involutus* transcriptome. *Mycorrhiza*, 31(1): 69-83
- Pellegrin C, Daguerre Y, Ruytinx J, Guinet F, Kempainen M, Frey NFD, Puech-Pagès V, Hecker A, Pardo AG, Martin FM, Veneault-Fourrey C, 2019a. *Laccaria bicolor* MiSSP8 is a small-secreted protein decisive for the establishment of the ectomycorrhizal symbiosis. *Environmental Microbiology*, 21(10): 3765-3779

- Pellegrin C, Martin F, Veneault-Fourrey C, 2019b. Molecular signalling during the ectomycorrhizal symbiosis. In: Hoffmeister D, Gressler M (eds.) *Biology of the fungal cell. The mycota: a comprehensive treatise on fungi as experimental systems for basic and applied research*. Vol 8. Springer, Cham. 95-104
- Pellitier PT, Zak DR, 2018. Ectomycorrhizal fungi and the enzymatic liberation of nitrogen from soil organic matter: why evolutionary history matters. *New Phytologist*, 217(1): 68-73
- Peter M, Kohler A, Ohm RA, *et al.* (more than 20 authors), 2016. Ectomycorrhizal ecology is imprinted in the genome of the dominant symbiotic fungus *Cenococcum geophilum*. *Nature Communications*, 7: 12662
- Phillips RP, Brzostek E, Midgley MG, 2013. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist*, 199(1): 41-51
- Plassard C, Becquer A, Garcia K, 2019. Phosphorus transport in mycorrhiza: how far are we? *Trends in Plant Science*, 24(9): 794-801
- Plett JM, Daguerre Y, Wittulsky S, Vayssières A, Deveau A, Melton SJ, Kohler A, Morrell-Falvey JL, Brun A, Veneault-Fourrey C, Martin F, 2014a. Effector MiSSP7 of the mutualistic fungus *Laccaria bicolor* stabilizes the *Populus* JAZ6 protein and represses jasmonic acid (JA) responsive genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(22): 8299-8304
- Plett JM, Kempainen M, Kale SD, Kohler A, Legué V, Brun A, Tyler BM, Pardo AG, Martin F, 2011. A secreted effector protein of *Laccaria bicolor* is required for symbiosis development. *Current Biology*, 21(14): 1197-1203
- Plett JM, Khachane A, Ouassou M, Sundberg B, Kohler A, Martin F, 2014b. Ethylene and jasmonic acid act as negative modulators during mutualistic symbiosis between *Laccaria bicolor* and *Populus* roots. *New Phytologist*, 202(1): 270-286
- Plett JM, Plett KL, Wong-Bajracharya J, de Freitas PM, Costa MD, Kohler A, Martin F, Anderson IC, 2020a. Mycorrhizal effector PaMiSSP10b alters polyamine biosynthesis in *Eucalyptus* root cells and promotes root colonization. *New Phytologist*, 228(2): 712-727
- Plett JM, Tisserant E, Brun A, Morin E, Grigoriev IV, Kuo A, Martin F, Kohler A, 2015. The mutualist *Laccaria bicolor* expresses a core gene regulon during the colonization of diverse host plants and a variable regulon to counteract host-specific defenses. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 28(3): 261-273
- Plett KL, Raposo AE, Anderson IC, Piller SC, Plett JM, 2019. Protein arginine methyltransferase expression affects ectomycorrhizal symbiosis and the regulation of hormone signaling pathways. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 32(10): 1291-1302
- Plett KL, Singan VR, Wang M, Ng V, Grigoriev IV, Martin F, Plett JM, Anderson IC, 2020b. Inorganic nitrogen availability alters *Eucalyptus grandis* receptivity to the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus albus* but not symbiotic nitrogen transfer. *New Phytologist*, 226(1): 221-231
- Polidori E, Ceccaroli P, Saltarelli R, Guescini M, Menotta M, Agostini D, Palma F, Stocchi V, 2007. Hexose uptake in the plant symbiotic ascomycete *Tuber borchii* Vittadini: biochemical features and expression pattern of the transporter TBHXT1. *Fungal Genetics and Biology*, 44(3): 187-198
- Raudaskoski M, Kothe E, 2015. Novel findings on the role of signal exchange in arbuscular and ectomycorrhizal symbioses. *Mycorrhiza*, 25(4): 243-252
- Read DJ, 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47: 376-391
- Read DJ, Perez-Moreno J, 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157(3): 475-492
- Salzer P, Hager A. 1991. Sucrose utilization of the ectomycorrhizal fungi *Amanita muscaria* and *Hebeloma crustuliniforme* depends on the cell wall-bound invertase activity of their host *Picea abies*. *Botanica Acta*, 104: 439-445
- Sammer D, Krause K, Gube M, Wagner K, Kothe E, 2016. Hydrophobins in the life cycle of the ectomycorrhizal basidiomycete *Tricholoma vaccinum*. *PLoS One*, 11(12): e0167773
- Sannazzaro AI, Echeverría M, Albertó EO, Ruiz OA, Menéndez AB, 2007. Modulation of polyamine balance in *Lotus glaber* by salinity and arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45(1): 39-46
- Shah F, Nicolás C, Bentzer J, *et al.* (more than 20 authors), 2016. Ectomycorrhizal fungi decompose soil organic matter using oxidative mechanisms adapted from saprotrophic ancestors. *New Phytologist*, 209(4): 1705-1719
- Sillo F, Fangel JU, Henrissat B, Faccio A, Bonfante P, Martin F, Willats WG, Balestrini R, 2016. Understanding plant cell-wall remodelling during the symbiotic interaction between *Tuber melanosporum* and *Corylus avellana* using a carbohydrate microarray. *Planta*, 244(2): 347-359
- Smits MM, Bonneville S, Benning LG, Banwart SA, Leake JR, 2012. Plant-driven weathering of apatite - the role of

- an ectomycorrhizal fungus. *Geobiology*, 10: 445-456
- Steidinger BS, Crowther TW, Liang J, van Nuland ME, Werner GDA, Reich PB, Nabuurs GJ, de-Miguel S, Zhou M, Picard N, Herault B, Zhao X, Zhang C, Routh D, Peay KG, Consortium GFBI, 2019. Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. *Nature*, 569(7756): 404-408
- Stergiopoulos I, de Wit PJ, 2009. Fungal effector proteins. *Annual Review of Phytopathology*, 47: 233-263
- Tedersoo L, Smith ME, 2013. Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. *Fungal Biology Reviews*, 27(3-4): 83-99
- Tschaplinski TJ, Plett JM, Engle NL, Deveau A, Cushman KC, Martin MZ, Doktycz MJ, Tuskan GA, Brun A, Kohler A, Martin F, 2014. *Populus trichocarpa* and *Populus deltoides* exhibit different metabolomic responses to colonization by the symbiotic fungus *Laccaria bicolor*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27(6): 546-556
- Tu JJ, Wu F, Sun XG, Wang HY, Shi CS, 2021. Community structure characteristics of ectomycorrhizal fungi in different leaf type seedlings of *Pinus massoniana*. *Mycosystema*, 40: 124-134 (in Chinese)
- van der Linde S, Suz LM, Orme CDL, et al. (more than 20 authors), 2018. Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature*, 558(7709): 243-248
- Veneault-Fourrey C, Martin F, 2011. Mutualistic interactions on a knife-edge between saprotrophy and pathogenesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 14(4): 444-450
- Wang XH, 2016. Three new species of *Lactarius* sect. *deliciosi* from subalpine-alpine regions of central and southwestern China. *Cryptogamie Mycologie*, 37(4): 493-508
- Willmann A, Weiss M, Nehls U, 2007. Ectomycorrhiza-mediated repression of the high-affinity ammonium importer gene *AmAMT2* in *Amanita muscaria*. *Current Genetics*, 51(2): 71-78
- Whitham TG, Difazio SP, Schweitzer JA, Shuster SM, Allan GJ, Bailey JK, Woolbright SA, 2008. Extending genomics to natural communities and ecosystems. *Science*, 320(5875): 492-495
- Wu B, Zhang XL, Cui BK, Dai YC, 2015. Comparative genomic analysis of edible (medicinal) fungi reveals different ecological habitats. *Mycosystema*, 34: 742-760 (in Chinese)
- Wu F, Yuan HS, Zhou LW, Yuan Y, Cui BK, Dai YC, 2020. Polypore diversity in South China. *Mycosystema*, 39: 653-682 (in Chinese)
- Wu F, Zhou LW, Vlasák J, Dai YC, 2022. Global diversity and systematics of Hymenochaetaceae with poroid hymenophore. *Fungal Diversity*, 113: 1-192
- Zangaro W, Ansanelo A, Lescano L, de Almeida AR, Rondina A, Nogueira M, 2012. Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *Journal of Tropical Ecology*, 28(5): 453-462
- Zhang C, He J, Dai H, Wang G, Zhang X, Wang C, Shi J, Chen X, Wang D, Wang E, 2021. Discriminating symbiosis and immunity signals by receptor competition in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(16): e2023738118
- Zhang F, Anasontzis GE, Labourel A, Champion C, Haon M, Kempainen M, Commun C, Deveau A, Pardo A, Veneault-Fourrey C, Kohler A, Rosso MN, Henrissat B, Berrin JG, Martin F, 2018. The ectomycorrhizal basidiomycete *Laccaria bicolor* releases a secreted  $\beta$ -1,4 endoglucanase that plays a key role in symbiosis development. *New Phytologist*, 220(4): 1309-1321

#### [附中文参考文献]

- 戴玉成, 2012. 中国木本植物病原木材腐朽菌研究. *菌物学报*, 31: 493-509
- 戴玉成, 秦国夫, 徐梅卿, 2000. 中国东北地区的立木腐朽菌. *林业科学研究*, 13: 15-22
- 戴玉成, 杨祝良, 崔宝凯, 吴刚, 袁海生, 周丽伟, 何双辉, 葛再伟, 吴芳, 魏玉莲, 员媛, 司静, 2021. 中国森林大型真菌重要类群多样性和系统学研究. *菌物学报*, 40(4): 770-805
- 马海霞, 司静, 戴玉成, 朱安红, 崔宝凯, 范宇光, 员媛, 何双辉, 2022. 中国海南省木生大型真菌多样性研究. *菌物学报*, 41(50): 65-712
- 郝嘉鑫, 童方平, 赵敏, 李贵, 刘振华, 白淑兰, 2021. 马尾松根生产苗与常规苗外生菌根真菌多样性特征. *菌物学报*, 40: 1617-1626
- 涂晶晶, 吴峰, 孙学广, 王好运, 石长双, 2021. 马尾松不同叶型幼苗外生菌根真菌群落特征. *菌物学报*, 40: 124-134
- 吴冰, 章小灵, 崔宝凯, 戴玉成, 2015. 食(药)用真菌比较基因组分析揭示其生态特性. *菌物学报*, 34: 742-760
- 吴芳, 袁海生, 周丽伟, 员媛, 崔宝凯, 戴玉成, 2020. 中国华南地区多孔菌多样性研究. *菌物学报*, 39: 653-682