



生长素在微生物调控根发育过程中的作用

张 宏, 金 洁, 王剑峰

(兰州大学 生命科学学院 细胞活动与逆境适应教育部重点实验室, 兰州 730000)

摘 要:很多微生物通过分泌生长素和生长素前体与植物建立了有益的关系并改变植物根系的形态结构,此外,微生物分泌的其他代谢产物也能改变植物生长素信号通路。因此,生长素和生长素信号通路在微生物调控植物根系发育的过程中起着至关重要的作用。该文从生长素合成、生长素信号和生长素极性运输 3 个方面总结了生长素在微生物调控植物根系发育过程中的作用,主要包括微生物增加了植物内源生长素的含量、增强了生长素的信号和调控 PIN 蛋白的表达水平,进而如何调控植物生理和分子水平来适应微生物对其根系的改变,为进一步开展该方面的研究奠定了基础。

关键词:生长素;根系发育;植物-微生物互作

中图分类号:Q948.12⁺2.3 **文献标志码:**A

Role of Auxin in the Process of Microbe Control of Root Development

ZHANG Hong, JIN Jie, WANG Jianfeng

(Ministry of Education Key Laboratory of Cell Activities and Stress Adaptations, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Microorganisms have established a beneficial relationship with the plants by secreting auxin and auxin precursors and alter plants root system architecture. Moreover, other metabolites are secreted by microorganisms can also change the plant auxin signaling pathway. Thus, auxin and auxin signaling pathways play an important role during the process of microbes modulate plant root development. This review summarizes the role of auxin during the process of microorganism regulate the development of plant root system from auxin synthesis, auxin signal and auxin polar transport, including microorganism increase the content of plant endogenous auxin, enhance the signal of auxin and regulate the expression level of PIN protein. Further, we concluded how microorganism regulated plant physiological and molecular level to adapt the changes of root system, which laid the foundation for further research in this field.

Key words: auxin; root development; plant-microbe interaction

植物的根系作为植物的地下器官,主要作用是将陆生植物牢牢地固着于土壤中,正因如此,植物根系成为植物-土壤系统物质交换的介质,也是土壤微生物非常活跃的区域。有些微生物能改变植物根的发育,来增加植物对水分和营养的吸收,抵抗干旱和

病害胁迫,最终增加生物量。现已知的有益微生物包括以下 4 种:一是促进植物生长或促进植物固氮的根际细菌或根际真菌,二是形成根瘤的固氮菌,三是丛枝菌根和外生菌根真菌,四是根部的内生细菌和内生真菌。许多研究表明,一些生物和非生物

因素会影响植物-微生物关系的建立及发展。Slankis 阐述了营养、pH、温度、湿度和通气量对丛枝菌根形成的影响^[1]。有些研究还揭示了土壤微生物的组成^[2]，根部分泌的化学物质^[3]，以及植物年龄和植物特异性的微生物^[2,4]对植物-微生物关系的影响。植物与微生物通过蛋白质、代谢产物或挥发有机化合物进行信息交流。例如，植物分泌的化学物质诱导双色蜡蘑 (*Laccaria bicolor*) 分泌小的分泌蛋白 7 (MiSSP7)，其用来帮助该菌和杨树建立互利关系^[5]。植物激素生长素、乙烯和茉莉酸代表另一类的信号分子影响植物-微生物的互作关系^[6-9]。

生长素在植物生长发育过程中扮演着不同的角色。在细胞水平，生长素调控植物细胞的分裂、伸长和分化；对整体植株而言，它又有助于植物器官的形成，如根、芽、叶、花器官及果实，生长素还参与到了维管组织分化和植物向性反应中，如植物的向重力性和向光性。近年来许多重要的科研成果揭示了生长素合成、信号和极性运输在根发育过程中的作用^[10-12]，简单地概括为生长素抑制根的伸长、促进侧根的发育。侧根的发育涉及了一系列的细胞分裂，并激活中柱鞘细胞逐渐形成侧根原基，最后发育成成熟的侧根^[13]，调节生长素的合成、信号和极性运输都会影响侧根的起始、发育、形成和伸长^[14-15]。

早在 1940 年科学家第一次报道了植物激素在微生物与植物的相互作用中起着重要的作用^[16]。Slankis 历史性的实验证明了生长素在松树菌根真菌形成中起到了重要作用^[17]。现有研究表明，很多微生物能合成生长素并影响植物的发育^[9]。据估计，80% 的根际细菌可以产生生长素，促进植物的生长。尤其是促进根长、侧根及根毛数目的增加。这些形态学的变化是由于植物对于生长素的快速响应，从而导致植物细胞的伸长、分裂和分化^[18]。然而生长素和生长素信号通路的精确作用在植物-微生物的相互作用中知之甚少。本文将从生长素的合成、极性运输和信号是如何参与到微生物调控植物根发育等方面入手，阐明其作用机理。

1 生长素合成在微生物调控植物根生长发育过程中的作用

生长素的合成涉及了多条通路，主要是依赖于色氨酸途径和不依赖于色氨酸途径^[19]。生理学证据表明增加内源生长素含量和外施生长素都可以促进根的形成，这个过程是以生长素剂量依赖的方式进行的^[20]。外生菌根真菌粘滑菇 (*Hebeloma cy-*

lindrosporum) 通过增加海岸松内源生长素的含量来增加松树主根长度和侧根数目，相比野生型，过量产生 IAA 的外生菌根真菌粘滑菇与海岸松共培养时，可以形成更多的丛枝菌根^[21]。外生菌根真菌双色蜡蘑能通过增加欧洲云杉内源生长素的含量而增加云杉侧根的数目，例如，接种了双色蜡蘑 43 d 云杉较未接种的相比侧根数目增加了 5.3 倍^[22]。与此类似，双色蜡蘑与杨树共培养时也可以诱导与 IAA 结合的 GH3 相关基因的表达，例如 *PtaGH3-1*、*PtaGH3-2*、*PtaGH3-7* 和 *PtaGH3-8*^[23]，从而促进侧根数目的增多。当用非丛枝菌根真菌侵染植物时，这种变化并没有被检测到，表明 *PpGH3-16* 的下调表达与特异性的外生菌根有关^[24]。用促生细菌油菜叶瘤杆菌 (*Phyllobacterium brassicacearum* strain STM196) 侵染拟南芥幼苗，其侧根长度增加了近 50%，进一步研究发现油菜叶瘤杆菌诱导了生长素合成通路中一些酶的表达^[25]。内生真菌印度梨形孢 (*Piriiformospora indica*) 能通过增加拟南芥内源生长素的含量来增加拟南芥侧根数目和根的生物量，Sirrenberg 等研究表明植物与印度梨形孢相互作用后表型与外施 IAA 的表型相似，真菌产生低浓度的 IAA，证明了内源生长素对于真菌促进拟南芥根系发育具有重要的作用^[26]。另外，有趣的是拟南芥过量产生 IAA 突变体 *sur1* 的表型能被印度梨形孢缓解，表明微生物通过对 IAA 的结合降低其浓度来缓解 *sur1* 的表型^[27]，当减少了 *piTam1* (将色氨酸转变为 IAA 的一个关键基因) 表达的印度梨形孢突变体定殖于大麦时，并没有促进植物的生长^[28]，表明微生物的 IAA 对于建立共生关系是至关重要的。外生菌根真菌波氏块菌 (*Tuber borchii*) 和黑孢块菌 (*Tuber melanosporum*) 通过促进百瑞木内源生长素和乙烯的积累来增加百瑞木侧根的数目，抑制百瑞木主根的生长^[29]。枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis* GB03) 释放的挥发性有机物促进了生长素合成通路中相关酶的表达，这个现象支持了挥发物调控生长素稳态的作用机理^[30]。

上述介绍的微生物类群都通过影响植物激素生长素的合成进而影响植物根的发育。与此同时，有些研究还检测了与有益微生物相互作用的植物生长素水平的变化，例如生长素的合成、结合和降解。用滤膜过滤收集豆包菌 (*Pisolithus tinctorius*) 和卷缘网褶菌 (*Paxillus involutus*) 的代谢物，并处理欧洲赤松发现其内源的 IAA 浓度降低^[31]，根际细菌油菜叶瘤杆菌与拟南芥共培养时，拟南芥内源

IAA 浓度也降低^[32]。反之,植物内源生长素的含量也会影响丛枝菌根的活性,例如过量产生生长素突变体增加了丛枝菌根的活性^[33-34]。当用根内球囊霉侵染旱金莲时,内生的 IAA、吲哚-3-丁酸 (IBA) 和苯乙酸 (PAA) 的含量明显地发生了变化^[35]。在玉米中,根内球囊霉 (*Glomus intraradices*) 可以引起内源自由 IBA^[36] 和结合态 IBA 含量的增加^[37]。这些结果表明,微生物直接或间接地通过影响生长素的合成、降解或结合来调节植物生长素的稳态。最新研究表明,从玉米根部分离到的一株促生菌甲基营养型芽孢杆菌 (*Bacillus methylotrophicus* M4-96) 通过分泌挥发性的气体,增加拟南芥主根的长度、侧根数目、芽和根的鲜重,并增加了拟南芥 IAA 的含量^[38]。另外,解淀粉芽孢杆菌 (*Bacillus amyloliquefaciens* SAY09) 通过增加拟南芥生长素的含量缓解了镉的毒害,且增加了拟南芥的干重^[39]。多粘芽孢杆菌 (*Paenibacillus polymyxa* E681) 与拟南芥共培养后,利用代谢组学分析,发现该菌增加了色氨酸,吲哚-3-乙腈 (IAN),吲哚-3-乙酸 (IAA) 的含量^[40]。

2 生长素信号在微生物调控植物根生长发育中的作用

生长素信号通路涉及了 F-box 受体转运抑制子响应 1 (TIR1)、抑制子 AUX/IAA 和生长素响应转录因子^[10,41]。生长素结合到 E3 连接酶受体后,促使 AUX/IAA 蛋白泛素化,进而被 26S 蛋白酶体降解,从而解除了对 ARF 蛋白的抑制作用,ARF 作为转录因子激活生长素相关基因的表达。研究表明,生长素信号通路中的很多元件都涉及到了根的发育^[42]。

利用生长素响应报告基因 *DR5::GUS* 为研究对象,提供了一个检测生长素水平或信号在植物-微生物互作中响应的方法。枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis* GB03) 和芽孢杆菌 (*Bacillus* sp. LZR216) 增加了拟南芥根尖 *DR5::GUS* 的表达^[30,43]。相似地,油菜叶瘤杆菌诱导拟南芥主根和侧根根尖 *DR5::GUS* 的表达^[32]。杨树和拟南芥与双色蜡蘑共培养时,增加了生长素响应基因在侧根根尖的表达^[23]。木霉菌 (*Trichoderma virens*) 侵染拟南芥后诱导了其根尖 *DR5::GUS* 的表达^[25]。荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens* WCS417) 增强了植物 *DR5::vYFP_{NLS}* 在拟南芥根中的表达强度^[44]。与此类似,促生菌甲基营养型芽孢杆菌也可以增加

拟南芥中 *DR5::GUS* 的表达量^[38]。

利用遗传学和药理学的方法,证明了生长素信号在植物-微生物互作并改变植物根系结构中起到了重要作用。拟南芥生长素信号缺陷突变体 *axr1-3* 与木霉菌和油菜叶瘤杆菌共培养时,促生作用明显减弱^[25,32]。同样的,拟南芥生长素受体三突 *tir1afb2afb3* 和生长素信号单突 *axr1-12* 在响应荧光假单胞菌时,侧根形成严重受损,侧根数目减少了大约 60%^[44]。这些结果表明,生长素信号途径对于植物响应微生物是必须的。油菜叶瘤杆菌侵染拟南芥后,根部的 *TIR1* 和 *IAA17/AXR3* 基因转录水平分别下调了 2 倍和 1.5 倍^[32]。铜绿假单胞菌 (*Pseudomonas aeruginosa*) 产生的类似生长素小分子的二酮哌嗪类物质通过影响受体 F-box 蛋白,进而调控 *ARF7* 和 *ARF19* 的生长素信号调控根的发育^[45]。双色蜡蘑与杨树共培养时,导致杨树根部 *PtIAA28.1* 基因下调表达^[23],双色蜡蘑也可以调控欧洲赤松根部 *IAA88* 基因的动态变化^[46]。印度梨形孢缓解了过量产生 IAA 的拟南芥突变体 *sur1* 矮小的表型,并降低了 *IAA6* 基因的表达^[27]。最新研究表明,伯克氏菌 (*Burkholderia phytofirmans* PsJN) 能促进野生型拟南芥的生长,但是不能促进生长素信号突变体 *axr1-5* 的生长^[47]。综上所述,生长素信号在植物-微生物的互作中起着非常重要的作用。

3 生长素极性运输在微生物调控植物根生长发育中的作用

生长素的内流蛋白,例如 *AUX1* 和类生长素 (LAX),及生长素的外流蛋白 *PIN* 和 *ATP* 结合盒/多药物抗性/P-糖蛋白 (ABCB/MDR/PGP) 都可以调节根的发育^[48-49],近期研究揭示了在根瘤形成过程中生长素的极性运输和合成机制^[9,50]。枯草芽孢杆菌侵染拟南芥时,生长素极性运输抑制剂 N-1-氨甲酰苯甲酸萘酯 (N-1-naphthylphthalamic acid, NPA) 阻断了拟南芥芽尖生长素合成的积累,并抑制了根部生长素的水平,从而消除了枯草芽孢杆菌对拟南芥侧根发育的影响,并且该菌释放的挥发物质下调了生长素外流基因的转录水平^[30],暗示生长素极性运输在微生物调控植物根系发育过程中起到了重要的作用。双色蜡蘑与杨树共培养时,增加了杨树生长素内流基因 *PtaAUX6* 和外流运输基因 *PtaPIN2*、*PtaPIN4*、*PtaPIN9* 和 *PtaPIN12* 的表达;双色蜡蘑与拟南芥共培养时,明显地增加了

生长素极性运输突变体 *aux1* 和 *pin3* 侧根的数目,但是双色蜡蘑却不能明显地增加 *pin2* 和 *pin2,3,4,7* 突变体侧根数目^[23]。用荧光假单胞菌处理拟南芥之后,侧根数目增多;添加 1 μmol/L NPA 后,严重影响了该菌对于侧根的促生作用;添加 5 μmol/L NPA 后,无论 WCS417 是否存在,拟南芥都不再产生侧根。这些结果暗示了生长素极性运输抑制剂 NPA 可以抑制该菌对拟南芥侧根的促生作用^[44]。油菜叶瘤杆菌可以增加拟南芥侧根的长度,但是在拟南芥生长素极性运输突变体 *aux1-100* 中此现象消失^[32]。木霉菌侵染生长素极性运输突变体 *aux1-7*、*doc1* 和 *pin2* 后,减弱了该菌对突变体的促生作用^[25]。番茄生长素运输突变体 *polycotyledon (pct)* 减少了根内球囊霉在其整株幼苗中的定殖^[51]。芽孢杆菌 (*Bacillus* sp. LZR216) 与拟南芥共培养后,降低了拟南芥 PIN1/PIN2/PIN3/AUX1 蛋白的含量,外源添加 NPA 能消除 LZR216 对主根的抑制以及对侧根数目的增加,并缓解 LZR216 对 PIN1/PIN2/PIN3/AUX1 蛋白水平的下调^[43]。相似地,外源添加 8 μmol/L NPA 也可以消除甲基营养型芽孢杆菌对拟南芥主根伸长以及侧根数目增加的促生作用^[38]。伯克氏菌不能促进生长素极性运输突变体 *pin2* 主根的生长,并且在外源添加 NPA 后,消除了该菌对根系结构的影响^[47]。上述结果表明生长素的极性运输参与了植物-微生物

物的互作,并发挥了重要作用。

4 结 语

目前,一些研究文章和综述都提供了多种有利的证据支持生长素的合成、生长素信号和生长素极性运输在微生物调控植物根系发育过程中起着重要的作用。近年来,过多的研究都集中在生理水平阐述微生物调控根系的发育,仅有少量研究从分子水平揭示其调控机理。在本文中,研究者大多利用生长素通路中的相关突变体证明生长素合成、信号和极性运输参与了微生物调控根系发育的过程。因此,并不能确定生长素在微生物调控根系发育过程中起着直接作用还是间接作用。为了全面了解生长素通路在微生物调控根系发育过程中的作用,应该建立更加完善的分离微生物代谢产物的方法,能准确全面地分离出微生物的代谢物,进一步确定其代谢物是否影响了植物生长素的合成、信号和极性运输,进而调控植物根系的变化。微生物和植物共培养时,微生物既能分泌气体,也能分泌化学物质,导致微生物改变了植物根系的发育,为了弄清楚具体分泌成分的作用机理,在以后的研究中应致力于建立更科学、更全面的微生物-植物共培养方法,设计更有效的微生物代谢成分提取分析策略,有利于进一步揭示微生物调控植物根系发育的机理。

参考文献:

[1] SLANKIS V. Soil factors influencing formation of mycorrhizae [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1974, **12** (1): 437-457.

[2] JOHNSON D, MARTIN F, CAIMEY J W, *et al.* The importance of individuals: intraspecific diversity of mycorrhizal plants and fungi in ecosystems[J]. *New Phytologist*, 2012, **194**(3): 614-628.

[3] BADRI D V, VIVANCO J M. Regulation and function of root exudates[J]. *Plant Cell & Environment*, 2009, **32** (6): 666-681.

[4] MORGAN J, BENDING G, WHITE P. Biological costs and benefits to plant-microbe interactions in the rhizosphere[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, **56** (417): 1 729-1 739.

[5] PLETT J M, KEMPPAINEN M, KALE S D, *et al.* A secreted effector protein of *Laccaria bicolor* is required for symbiosis development[J]. *Current Biology*, 2011, **21**(14): 1 197-1 203.

[6] SUN J, CARDOZA V, MITCHELL D M, *et al.* Crosstalk between jasmonic acid, ethylene and nod factor signaling allows integration of diverse inputs for regulation of nodulation [J]. *The Plant Journal*, 2006, **46**(6): 961-970.

[7] GLICK B R, TODOROVIC B, CZAMY J, *et al.* Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2007, **26**(5-6): 227-242.

[8] CAMEHL I, SHERAMETI I, VENUS Y, *et al.* Ethylene signalling and ethylene-targeted transcription factors are required to balance beneficial and nonbeneficial traits in the symbiosis between the endophytic fungus *Piriformospora indica* and *Arabidopsis thaliana* [J]. *New Phytologist*, 2010, **185** (4): 1 062-1 073.

[9] SPAEPEN S, VANDERLEYDEN J. Auxin and plant-microbe interactions[J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2011, **3**(4): 1-13.

[10] PERET B, DE RYBEL B, CASIMIRO I, *et al.* *Arabidopsis*

- lateral root development; an emerging story[J]. *Trends in Plant Science*, 2009, **14**(7): 399-408.
- [11] OVERVOORDE P, FUKAKI H, BEECKMANT. Auxin control of root development[J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2010, **2**(6): 121-136.
- [12] ZHAO Y. Auxin biosynthesis and its role in plant development[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, **61**(1): 49-64.
- [13] MALAMY J E, BENFEY P N. Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Development*, 1997, **124**(1): 33-44.
- [14] DUBROVSKY J G, SAUER M, NAPSUCIALY-MENDIVIL S, *et al.* Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, **105**(25): 8 790-8 794.
- [15] DE SMET I. Lateral root initiation: one step at a time[J]. *New Phytologist*, 2012, **193**(4): 867-873.
- [16] MACDOUGAL D T, DUFRENOY J. Mycorrhizal symbiosis in *Aplectrum*, *Corallorhiza* and *Pinus*[J]. *Plant Physiology*, 1944, **19**(3): 440-465.
- [17] SLANKIS V. Hormonal Relationships in Mycorrhizal Development[M]. //MARKS G C, KOZLOWSKI T T. *Ectomycorrhizae-Their Ecology and Physiology*, New York: Academic Press, 1973, 231-298.
- [18] DOBBELAERE S, VANDERLEYDEN J, OKON Y. Plant growth-promoting effects of *Diazotrophs* in the rhizosphere[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, **22**(2): 107-149.
- [19] WOODWARD A W, BARTEL B. Auxin; regulation, action, and interaction[J]. *Annals of Botany*, 2005, **95**(5): 707-735.
- [20] MALAMY J. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture[J]. *Plant Cell & Environment*, 2005, **28**(1): 67-77.
- [21] TRANVAN H, HABRICOT Y, JEANNETTE E, *et al.* Dynamics of symbiotic establishment between an IAA-overproducing mutant of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* and *Pinus pinaster* [J]. *Tree Physiology*, 2000, **20**(2): 123-129.
- [22] KARABAGHLI-DEGRON C, SOTTA B, BONNET M, *et al.* The auxin transport inhibitor 2, 3, 5-triiodobenzoic acid (TIBA) inhibits the stimulation of in vitro lateral root formation and the colonization of the tap-root cortex of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* [J]. *New Phytologist*, 1998, **140**(4): 723-733.
- [23] FELTEN J, KOHLER A, MORIN E, *et al.* The ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* stimulates lateral root formation in poplar and *Arabidopsis* through auxin transport and signaling[J]. *Plant Physiology*, 2009, **151**(4): 1 991-2 005.
- [24] REDDY S, HITCHIN S, MELAYAH D, *et al.* The auxin-inducible GH3 homologue Pp-GH3. 16 is downregulated in *Pinus pinaster* root systems on ectomycorrhizal symbiosis establishment[J]. *New Phytologist*, 2006, **170**(2): 391-400.
- [25] CONTRERAS-COMEJO H A, MACIAS-RODRIGUEZ L, CORTES-PENAGOS C, *et al.* *Trichoderma virens*, a plant beneficial fungus, enhances biomass production and promotes lateral root growth through an auxin-dependent mechanism in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2009, **149**(3): 1 579-1 592.
- [26] SIRRENBORG A, GOBEL C, GROND S, *et al.* *Piriiformospora indica* affects plant growth by auxin production[J]. *Physiologia Plantarum*, 2007, **131**(4): 581-589.
- [27] VADASSERY J, RITTER C, VENUS Y, *et al.* The role of auxins and cytokinins in the mutualistic interaction between *Arabidopsis* and *Piriiformospora indica* [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2008, **21**(10): 1 371-1 383.
- [28] HILBERT M, VOLL L M, DING Y, *et al.* Indole derivative production by the root endophyte *Piriiformospora indica* is not required for growth promotion but for biotrophic colonization of barley roots [J]. *New Phytologist*, 2012, **196**(2): 520-534.
- [29] SPLIVALLO R, FISCHER U, GOBEL C, *et al.* Truffles regulate plant root morphogenesis via the production of auxin and ethylene[J]. *Plant Physiology*, 2009, **150**(4): 2 018-2 029.
- [30] ZHANG H, KIM M S, KRISHNAMACHARI V, *et al.* Rhizobacterial volatile emissions regulate auxin homeostasis and cell expansion in *Arabidopsis*[J]. *Planta*, 2007, **226**(4): 839-851.
- [31] NIEMI K, VUORINEN T, EMSTEN A. Ectomycorrhizal fungi and exogenous auxins influence root and mycorrhiza formation of Scots pine hypocotyl cuttings *in vitro* [J]. *Tree Physiology*, 2002, **22**(17): 1 231-1 239.
- [32] CONTESTO C, MILESI S, MANTELIN S, *et al.* The auxin-signaling pathway is required for the lateral root response of *Arabidopsis* to the rhizobacterium *Phyllobacterium brassicacearum*[J]. *Planta*, 2010, **232**(6): 1 455-1 470.
- [33] GAY G, NORMAND L, MARMEISSE R, *et al.* Auxin overproducer mutants of *Hebeloma cylindrosporum* romagnesi have increased mycorrhizal activity[J]. *New Phytologist*, 1994, **128**(4): 645-657.
- [34] HERRMANN S, OELMULLER R, BUSCOT F. Manipulation of the onset of ectomycorrhiza formation by indole-3-acetic acid, activated charcoal or relative humidity in the association between oak microcuttings and *Piloderma croceum*: influence on plant development and photosynthesis[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, **161**(5): 509-517.

- [35] JENTSCH K, THIEL D, REHN F, *et al.* Arbuscular mycorrhiza enhances auxin levels and alters auxin biosynthesis in *Tropaeolum majus* during early stages of colonization[J]. *Physiologia Plantarum*, 2007, **129**(2): 320-333.
- [36] KALDORF M, LUDWIG-MULLER J. AM fungi might affect the root morphology of maize by increasing indole-3-butyric acid biosynthesis[J]. *Physiologia Plantarum*, 2000, **109**(1): 58-67.
- [37] FITZE D, WIEPNING A, KALDORF M, *et al.* Auxins in the development of an arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, **162**(11): 1 210-1 219.
- [38] PEREZ-FLORES P, VALENCIA-CANTERO E, ALTA-MIRANO-HERNANDEZ J, *et al.* *Bacillus methylophilicus* M4-96 isolated from maize (*Zea mays*) rhizoplane increases growth and auxin content in *Arabidopsis thaliana* via emission of volatiles [J]. *Protoplasma*, 2017, **254**(6): 2 201-2 213.
- [39] ZHOU C, ZHU L, MA Z, *et al.* *Bacillus amyloliquefaciens* SAY09 increases cadmium resistance in plants by activation of auxin-mediated signaling pathways [J]. *Genes*, 2017, **8**(7): 173.
- [40] KWON Y S, LEE D Y, RAKWAL R, *et al.* Proteomic analyses of the interaction between the plant-growth promoting rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* E681 and *Arabidopsis thaliana*[J]. *Proteomics*, 2016, **16**(1): 122-135.
- [41] KALLURI U C, DIFAZIO S P, BRUNNER A M, *et al.* Genome-wide analysis of Aux/IAA and ARF gene families in *Populus trichocarpa*[J]. *BMC Plant Biology*, 2007, **7**(59): 1-14.
- [42] CASIMIRO I, BEECKMAM T, GRAHAM N, *et al.* Dissecting *Arabidopsis* lateral root development[J]. *Trends in Plant Science*, 2003, **8**(4): 165-171.
- [43] WANG J, ZHANG Y, LI Y, *et al.* Endophytic microbes *Bacillus* sp. LZR216-regulated root development is dependent on polar auxin transport in *Arabidopsis* seedlings[J]. *Plant Cell Reports*, 2015, **34**(6): 1 075-1 087.
- [44] ZAMIOUDIS C, MASTRANESTI P, DHONUKSHE P, *et al.* Unraveling root developmental programs initiated by beneficial *Pseudomonas* spp. bacteria [J]. *Plant Physiology*, 2013, **162**(1): 304-318.
- [45] ORTIZ-CASTRO R, DIAZ-PEREZ C, MARTINEZ-TRUJILLO M, *et al.* Transkingdom signaling based on bacterial cyclodipeptides with auxin activity in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, **108**(17): 7 253-7 258.
- [46] HELLER G, LUNDEN K, FINLAY R D, *et al.* Expression analysis of Clavata1-like and Nodulin21-like genes from *Pinus sylvestris* during ectomycorrhiza formation[J]. *Mycorrhiza*, 2012, **22**(4): 271-277.
- [47] POUPIN M J, GREVE M, CARMONA V, *et al.* A complex molecular interplay of auxin and ethylene signaling pathways is involved in *Arabidopsis* growth promotion by *Burkholderia phytofirmans* PsJN[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**(492): 1-16.
- [48] TEALE W D, PAPONOV I A, PALME K. Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development[J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2006, **7**(11): 847-859.
- [49] KALLURI U C, BASU M M, JAWDY S, *et al.* Auxin signaling and response mechanisms and roles in plant growth and development[M]. *Genetics Genomics and Breeding of Poplar*, 2011, 231-254.
- [50] GRUNEWALD W, VAN NOORDEN G, VAN ISTERDAEL G, *et al.* Manipulation of auxin transport in plant roots during Rhizobium symbiosis and nematode parasitism[J]. *The Plant Cell*, 2009, **21**(9): 2 553-2 562.
- [51] HANLON M T, COENEN C. Genetic evidence for auxin involvement in arbuscular mycorrhiza initiation[J]. *New Phytologist*, 2011, **189**(3): 701-709.

(编辑:裴阿卫)