

印度梨形孢(*Piriformospora indica*)增强植物抗逆境胁迫能力的研究进展

李亮*, 郭楠楠, 郝瑞颖, 常乐乐

河北工业大学化工学院, 天津 300130

李亮, 郭楠楠, 郝瑞颖, 常乐乐. 印度梨形孢(*Piriformospora indica*)增强植物抗逆境胁迫能力的研究进展[J]. 微生物学通报, 2022, 49(7): 2862-2874

Li Liang, Guo Nannan, Hao Ruiying, Chang Lele. Research progress of *Piriformospora indica* in enhancing stress resistance of plant[J]. Microbiology China, 2022, 49(7): 2862-2874

摘要: 印度梨形孢是一种可在多种植物根部定殖的内生真菌, 能与多种植物形成共生体, 提高植物对外界营养的吸收能力, 促进次生代谢产物的积累, 提高植物对生物及非生物胁迫的抵抗能力, 同时可增加植物的生物产量, 对宿主植物产生许多有益影响。因此, 印度梨形孢作为优良的生物防治和土壤改良因子, 在农业生产方面显示出巨大的应用前景。本文结合本课题组近年研究结果及近 10 年间相关科学工作者的研究, 系统总结了印度梨形孢在增强植物抗生物胁迫与非生物胁迫方面的研究进展, 旨在为更好地发挥其潜在价值提供参考。

关键词: 印度梨形孢; 非生物胁迫; 生物胁迫; 研究进展

Research progress of *Piriformospora indica* in enhancing stress resistance of plant

LI Liang*, GUO Nannan, HAO Ruiying, CHANG Lele

School of Chemical Engineering and Technology, Hebei University of Technology, Tianjin 300130, China

Abstract: *Piriformospora indica*, an endophytic fungus, colonizes the roots of various plant species to promote their growth, nutrient absorption, accumulation of secondary metabolites, and tolerance to biotic and abiotic stresses and increase their biomass. Therefore, *P. indica* has great potential for biocontrol and soil improvement and thus can be applied in agricultural production. In this paper, we

基金项目: 河北省自然科学基金(C2021202005); 国家自然科学基金(31801948); 河北省省级科技计划项目(19226505D)

Supported by: Natural Science Foundation of Hebei Province (C2021202005); National Natural Science Foundation of China (31801948); Science and Technology Program of Hebei Province (19226505D)

*Corresponding author: E-mail: liangli@hebut.edu.cn

Received: 2021-11-09; Accepted: 2022-01-06; Published online: 2022-02-11

summarized the research progress of *P. indica* in improving the resistance of plants to biotic and abiotic stresses in recent 10 years, hoping to enhance the understanding *P. indica*-plant interaction and bring into full play its functions.

Keywords: *Piriformospora indica*; abiotic stress; biotic stress; research progress

印度梨形孢(*Piriformospora indica*, *P. indica*)于1998年由印度科学家 Verma 等^[1]从印度西北部地区塔尔沙漠的灌木根际分离 *Glomus mosseae* 孢子时所得, 由于其厚垣孢子呈梨形(图 1), 因此被称为梨形孢^[2], 属担子菌门(*Basidiomycota*)层菌纲(*Hymenomycetes*)蜡壳耳目(*Sebacinales*)梨形孢属(*Piriformospora*)^[3]。该真菌的寄主范围极其广泛, 目前已知能在 200 多种植物定殖, 包括大麦、小麦、水稻、玉米等单子叶植物和拟南芥、烟草等双子叶植物^[4], 还能在丛枝菌根真菌不能定殖的十字花科植物上定殖^[5]。*P. indica* 能促进植物对养分的吸收, 显著提高大麦、拟南芥、菜豆、龙葵、烟草等多种植物根、茎的生物产量。Yadav 等^[6]发现,

P. indica 体内包含一种磷转运蛋白, 可促进植物根部对磷元素的吸收, 为植物提供必需的养分。*P. indica* 与拟南芥的互作研究显示, 该菌可提高硝酸还原酶活性, 并能固定土壤中的氮元素^[7]。*P. indica* 与丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)十分类似, 但相较于 AMF 只能在活体植物根部寄生, *P. indica* 可以在多种人工合成和半合成培养基上进行营养、生长、繁殖得到纯培养物, 这一性状为科学研究提供了极大的便利, 使其更具商业开发和产业化应用前景。研究发现, *P. indica* 的成功定殖会引发宿主对其做出一系列生物学效应的改变, 包括激素、基因表达及信号通路的改变, 从而提高植物对逆境胁迫的耐受性, 诱导植物

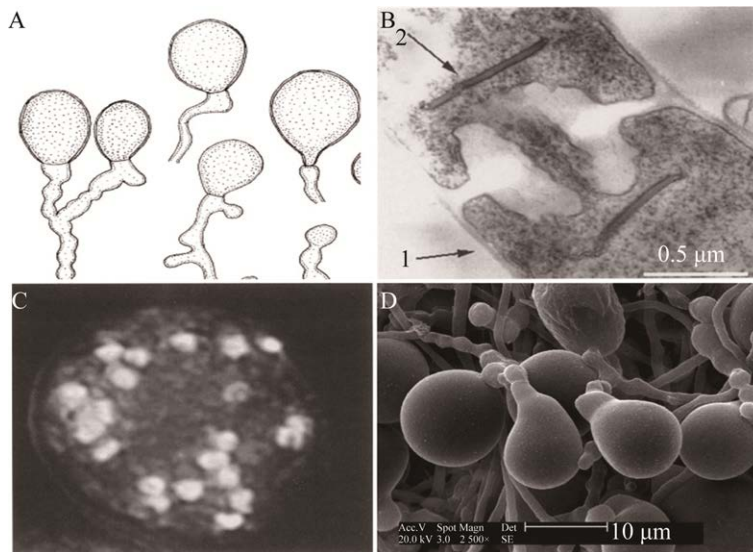


图 1 *Piriformospora indica* 扫描电镜图^[2] A: *P. indica* 的厚垣孢子; B: 菌丝体; C: 厚垣孢子中细胞核; D: 厚垣孢子扫描电镜图

Figure 1 Scanning electron microscope of *Piriformospora indica*^[2]. A: Chlamydospores of *P. indica*; B: Mycelium of *P. indica*; C: Nuclei in a chlamydospore; D: Scanning electron microscope of chlamydospores of *P. indica*.

产生系统抗性。目前,国内外对 *P. indica* 的研究已成为热门领域,在内生真菌 *P. indica* 的作用机制、与植物互作,特别是提高植物对生物/非生物胁迫的抗性方面也取得显著成果。因此,有必要对现有成果进行梳理和总结,方便今后研究工作的开展。

1 印度梨形孢介导的植物对非生物胁迫的抗性

P. indica 在植物根部的定殖可增加植物对非生物胁迫的耐受性,越来越多的证据表明,内生真菌通过改变宿主体内的酶活性、激素含量以及增加相应抗性基因的表达来增强宿主植物对非生物胁迫的耐受性。本文将从盐害胁迫、渍害胁迫、干旱胁迫以及重金属胁迫方面加以总结。

1.1 增强植物对盐害胁迫的耐受性

盐分是影响植物生长发育和生产力的非生物胁迫之一。盐胁迫导致叶片气孔关闭、光合作用下降,并通过影响养分的可获得性、运输和分配来破坏养分平衡^[8],使植物生长发育迟缓、产量下降。在对墨西哥鼠尾草^[9]、大麦^[10]和玉米^[11]的抗盐性研究中发现,*P. indica* 可以通过提高抗氧化酶活性、抗坏血酸含量及脯氨酸(proline, Pro)含量以缓解叶片的氧化损伤,增强植物对逆境的抗性。有实验表明,盐胁迫下接种 *P. indica* 可以显著增加番茄植株叶片中 CO₂ 同化率、叶片水势和蒸腾速率^[12];进一步地,*P. indica* 通过增加激素、光合色素的含量以及提高对氮、磷、钙等营养物质的吸收以保护植物免受盐分的伤害^[13-19]。在分子机制方面,有研究表明,植物在受到胁迫时会诱导 DNA 甲基化水平改变,从而提高对胁迫的抗性^[20-22],在对水稻^[23]的研究中发现,接种了 *P. indica* 的幼苗叶片中,与耐盐相关的基因 *OsNAC1*、

OsNAC6、*OsBZIP23* 和 *OsDREB2A* 的表达量上调;在我们课题组开展的 *P. indica* 和紫花苜蓿的互作中发现:*P. indica* 的定殖诱导了防御相关基因 *PR1*、*PR10* 的表达,同时发现过量表达转录因子 MtAlfin1-like 及 C2H2-型锌指蛋白 MtZfp-c2h2 可以提高紫花苜蓿对盐胁迫的耐受性并能增加 *P. indica* 在紫花苜蓿根部的定殖^[15],这也提示我们,该真菌应用于作物,对于增强作物对不良环境耐受性,提高作物产量方面,具有一定的开发应用前景。

1.2 提高植物对干旱胁迫的耐受性

植物通过与 *P. indica* 的共生,提高了其对干旱胁迫的耐受能力。*P. indica* 可以通过延缓叶片卷曲、提高叶温并增加叶温差来提高水稻的抗旱性^[24]。*P. indica* 在大白菜根系上的定殖作用使植物叶片抗氧化酶活性增强,抑制光合速率下降和叶绿素、类囊体蛋白的降解,提高了大白菜的耐旱性^[25]。Pro 作为一种重要的渗透调节物质,在植物抗胁迫中起到重要作用,接种 *P. indica* 可以增加 Pro 的含量并抑制植物体内相对电导率和丙二醛(malondialdehyde, MDA)的升高^[26-28]。因此 *P. indica* 介导的植物对干旱有害影响的保护可能是通过提高作物整体抗氧化能力、维持细胞生物膜完整性和细胞内渗透压以及降低膜脂的过氧化水平来增强植物对干旱胁迫的耐受性的。此外,干旱胁迫抑制了根系对土壤中水分的吸收和利用,因此具有较大根系、较多根的植物有更强的抗旱作用,接种 *P. indica* 的小麦^[29]具有丰富的根系、较高的根系总表面积和更高的根鲜重值,降低了植物对环境胁迫的敏感性。同样,在对棉花^[30]、油菜^[31]和玉米^[32]的研究中发现,接种 *P. indica* 可以维持植株正常生长并且通过调节根系形态、增大植株根体积和维持正常生理代谢来诱导提高植物的抗旱性。在分子作用机制方面,

通过 GO 和 KEGG 的分析发现, *P. indica* 通过促进脱落酸(abscisic acid, ABA)、生长素(auxin, IAA)、水杨酸(salicylic acid, SA)和细胞分裂素(cytokinin, CTK)^[33]等激素基因的表达来提高植物的抗旱能力^[24-25]。

1.3 提高植物对渍害胁迫的耐受性

杨亚珍等^[34]评估了渍害威胁下 *P. indica* 对小白菜、油菜和棉花的产量、品质等特性的影响。将 *P. indica* 作为生物菌肥施加于水渍小白菜中, 有利于增加还原型 VC、蛋白质及可溶性糖含量, 同时降低了硝酸盐的含量, 使植物体维持较高的代谢水平。在对不同生育期的油菜追施 *P. indica* 后发现 *P. indica* 对产量的恢复和抗渍性具有显著影响, 以渍后结荚期追施 *P. indica* 的效果为最佳, 与活性氧(reactive oxygen species, ROS)清除有关的受渍油菜的酶活也显著提高^[31]。棉花^[35]受渍后追施 40 mL/株 *P. indica* 菌液可明显促进植株生长, 从而增加棉花产值。因此接种 *P. indica* 的植物机体是通过提高超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)活性, 降低 MDA 含量, 从而消除 ROS 的积累, 延缓植物衰老, 减轻渍害对植物体的伤害。Tsai 等^[35]探究了 *P. indica* 促进水稻对渍害耐受性的生理机制是气孔关闭和低氧化应激。Ghabooli 等^[36]通过蛋白质组学分析揭示了 *P. indica* 诱导大麦耐水胁迫的分子机制, *P. indica* 增加了参与光合作用、抗氧化防御系统和能量传递的蛋白质水平。以上结果均证实了接种 *P. indica* 可提高植物对渍害胁迫的耐受性, 但限于国内外对渍害研究的报道比较少, 未见有研究对 *P. indica* 的抗渍机理进行深入报道。

1.4 提高植物对重金属胁迫的耐受性

土壤中的重金属不仅污染环境, 也减缓植

物根、茎的生长, 严重危害了植物的生长发育, 内生真菌 *P. indica* 与植物共生是改良植物性状和修复重金属污染土壤的有效途径。*P. indica* 能增强烟草中螯合肽合成相关基因 *Hmt1*、*Hmt2*、*CAD1*、*PCS*、*IGsh2*、*TaPCSI* 的表达以提高烟草根部对重金属的螯合能力; 并且能增强烟草叶片中金属硫蛋白基因 *MT2*、病程相关蛋白基因 *PR2* 和 *Chitinase* 的表达以及增加抗氧化酶、色素和 Pro 的含量从而增强烟草对镉、铬、铅的抵抗力^[37]。Dabral 等^[38]证明水稻可利用 *P. indica* 的菌丝体将重金属固定在根表皮层, 减少植物对重金属的吸收从而降低水稻中重金属的含量。另有研究显示 *P. indica* 定殖可缓解向日葵镉毒害^[39], 提高狭叶决明子对铜胁迫耐受性^[40]。*P. indica* 定殖后的菌根复合体还可作为植物稳定剂修复重金属污染土壤, 我们前期的研究结果^[41-42]显示在镉污染的土壤中, 接种 *P. indica* 后, 紫花苜蓿与该真菌形成的菌根复合体可显著提高土壤中的脲酶、蔗糖酶与 FDA 水解酶的活性, 极大地改善了土壤的活力; 同时 *P. indica* 联合植物根系可以进一步降解土壤中的多环芳烃, 显著提高了植物对重金属及多环芳烃混合污染的耐受性。

2 印度梨形孢诱导植物产生抗生物胁迫抗性

植物接种 *P. indica* 后可显著改善病原菌对寄主的危害程度, 已有研究证明, *P. indica* 可显著增加农作物、经济作物及观赏植物对病原体的抵御能力。在其抗生物胁迫的机理方面, 多种研究表明共生真菌 *P. indica* 通过提高植物的抗氧化能力、诱导相关抗病基因的表达, 从而抵御外界病原体的侵袭。

2.1 印度梨形孢提高植物对病原菌的抵抗力

Rabiey 等^[43-44]发现 *P. indica* 在离体条件下

对镰刀菌无直接拮抗作用,但接种 *P. indica* 的小麦几乎未发现冠腐病及赤霉病的迹象,这说明 *P. indica* 可以提高植物对病原菌的抗性,且发现这一现象与较高的抗坏血酸和谷胱甘肽水平以及较好的抗氧化酶活性有关。Narayan 等^[45]证实 *P. indica* 增强抗氧化酶防御系统,破坏植物细胞中 ROS,使鹰嘴豆植株克服病害负荷,对灰霉菌产生抗性。研究人员^[46-48]评估了在 *P. indica* 介导下烟草对病原菌长柄链格孢 (*Alternaria longipes*)、胶孢炭疽菌 (*Colletotrichum gloeosporioides*)、终极腐霉 (*Pythium ultimum*)、茄丝核菌 (*Rhizoctonia solani*)、烟草疫霉菌 (*Phytophthora parasitica*)、茄科劳尔式菌 (*Ralstonia solanacearum*) 的抗性,结果表明 *P. indica* 定殖的烟草接种病原菌后,病斑减小,对宿主的危害程度降低,进一步发现,在应对病原体的侵害时,植物体内与胁迫相关的酶活性水平相对较高。Dehghanpour-Farashah 等^[49]在小麦冠腐病的病理研究中表明,对定殖了 *P. indica* 的受感染植物使用亚精胺和硝普酸钠,其提供的多胺和一氧化氮的协同作用有效地提高了宿主的基础免疫,并通过升高过氧化氢水平,提高 POD 和 CAT 活性,引起胼胝质沉积,相对水含量和膜稳定性指数(membrane stability index, MSI)的变化,促进 *P. indica* 诱导植物产生抗病性。表 1 总结了近年来关于 *P. indica* 促进植物营养吸收以及协同植物抵抗生物胁迫的研究。

2.2 印度梨形孢提高植物抗病性的机制研究

鉴于目前的研究成果, *P. indica* 介导植物抗病性机制主要包括以下 3 个方面: (1) *P. indica* 通过维持生物膜系统完整性、维持膜脂过氧化在较低水平并稳定细胞内渗透压以及调节防御酶活性从而实现了对病原菌的抵抗。在研

究 *P. indica* 介导烟草抗赤星病菌 *Alternaria longipes* 的工作中发现, *P. indica* 的定殖能降低病原菌所引起的过氧化,并维持生物膜系统完整性、稳定细胞内渗透压以及调节防御酶活性^[47]。研究表明, *P. indica* 能保护大麦根系免受镰刀菌引起的抗氧化能力丧失,预接种 *P. indica* 可有效防止 *Fusarium culmorum* 病原菌引起的抗坏血酸/氧化抗坏血酸比值和谷胱甘肽含量下降,其中, *P. indica* 定殖后植物关键抗氧化酶活性提高约 35%^[51]。此外, *P. indica* 还可以通过降低 H₂O₂ 含量和提高抗氧化酶活性来增强水稻对纹枯病的抗性^[58]。以上研究的结果说明, *P. indica* 定殖可以刺激植物体内的抗氧化酶,破坏植物细胞内的 ROS,从而触发防御反应,提高植物对病原菌的抗性。

(2) *P. indica* 通过诱导抗性基因的表达提高植物对病原菌的抵抗。孙超^[59]对 *P. indica* 预先定殖的小白菜接种黑斑病病原菌 *Alternaria brassicae*, 叶片及根中测得的抗病蛋白(disease resistance protein, DRP)基因表达量均急剧上调。另有研究发现在 *P. indica* 诱导的系统性抗性的过程中,病程相关蛋白与 SA 诱导的植物防御反应有着密切的联系^[60];在研究根结线虫对黄瓜的影响时发现,接种 *P. indica* 后黄瓜内部的防御基因(*PR1* 和 *PR3*)的表达量上调^[61]。*P. indica* 通过调节水稻^[54]、洋葱^[55]、大麦^[50]防御相关基因的表达,诱导植物系统反应以分别增强对白叶枯病、匍柄霉叶枯病及白粉病的抗性。我们研究 *P. indica* 对小麦纹枯病及根腐病的抗性过程中发现, *P. indica* 能诱导小麦 WRKY 以及 mitogen-activated protein kinase (MAPK)抗性基因的表达(待发表)。*P. indica* 除了可以诱导抗病相关蛋白基因表达外,还通过其他的信号转导通路来增强植物的抗病性。

表 1 *Piriformospora indica* 促进植物营养吸收以及增强非生物胁迫和生物胁迫的研究Table 1 Studies on the promotion of plant nutrient absorption and the enhancement of abiotic stress and biotic stress by *Piriformospora indica*

植物	对养分获取的反应	对非生物胁迫的反应	对抗病性的反应
Plant	Nutrient absorption	Response to abiotic stress	Response to disease resistance
普通大麦 ^[2,24,50] Barley ^[2,24,50]	—	抗坏血酸↑; 谷胱甘肽活性↑ Ascorbic acid↑; Glutathione activity↑	根腐病的发病率↓; 白粉病的发病率↓ Incidence of root rot↓; Incidence of barley powdery mildew↓
烟草 ^[46-48] Tobacco ^[46-48]	N↑; P↑; Zn↑	叶绿素↑; IAA↑; Pro 含量↑; CAT 活性↑; SOD 活性↑; 抗坏血酸↑; 谷胱甘肽↑; Na+/K+比率↓; ABA↓ Chlorophyll↑; IAA↑; Pro content↑; CAT activity↑; SOD activity↑; Ascorbic acid↑; Glutathione activity↑; Na+/K+ ratio↓; ABA↓	青枯病发病率↓; 黑胫病发病率↓; 烟草细菌性枯萎病发病率↓; 烟草黑胫病发病率↓ Incidence of tobacco bacterial wilt↓; Incidence of tobacco black shank↓
大白菜 ^[25] Cabbage ^[25]	P↑	抗氧化酶活性↑; 叶绿素和类囊体蛋白降解↓ Antioxidant enzyme activity↑; Chlorophyll and thylakoid protein degradation↓	黑斑病的发病率↓ Incidence of blackspot↓
甘蓝型油菜 ^[31] <i>Brassica napus</i> L. ^[31]	N↑; P↑; S↑; Zn↑; Mn↑	CAT 活性↑; MDA 含量↓; 质膜透性↑; Pro 含量↑ CAT activity↑; MDA content↓; Membrane permeability↑; Pro content↑	根腐病的发病率↓ Incidence of root rot↓
樱桃番茄 ^[51] Tomato ^[51]	—	CAT 活性↑; 多酚氧化酶活性↑; MDA 含量↓ CAT activity↑; Polyphenol oxidase activity↑; MDA content↓	灰霉病和黑斑病的发病率↓; 果实的自然腐烂率↓ Incidence of tomato gray mould and blackspot↓; Natural decay ratio of fruit↓
小白菜 ^[52] Cabbage ^[52]	—	蛋白质含量↑; 维生素↑; 叶绿素↑; 可溶性糖含量↑; CAT 活性↑; POD 活性↑ Protein content↑; Vitamin↑; Chlorophyll↑; Soluble sugar content↑; CAT activity↑; POD activity↑	黑斑病的发病率↓ Incidence of blackspot↓
玉米 ^[22,32-33] Maize ^[22,32-33]	P↑	ABA↑; IAA↑; CTK↑; SA↑; CAT 活性↑; 谷胱甘肽还原酶活性↑; 谷胱甘肽-S-转移酶活性↑; SOD 活性↑; ROS↓ ABA↑; IAA↑; CTK↑; SA↑; CAT activity↑; Glutathione reductase activity↑; Glutathione S-transferase activity↑; SOD activity↑; ROS↓	根腐病的发病率↓; 苗枯病的发病率↓ Incidence of root rot↓; Incidence of seedling blight disease↓
洋葱 ^[53] Onion ^[53]	—	CAT 活性↑; 苯丙氨酸解氨酶活性↑; SOD 活性↑; MDA 含量↓ CAT activity↑; Phenylalanine ammonia-lyase activity↑; SOD activity↑; MDA content↓	匍柄霉叶枯病的发病率↓ Incidence of <i>Stemphylium</i> leaf blight disease↓
水稻 ^[23,54-55] Rice ^[23,54-55]	—	MDA 含量↓; 叶绿素↑; 可溶性糖↑; 可溶性蛋白↑; 抗氧化酶活性↑; Pro↑; 细胞膜 H ⁺ -ATPase 活性↑ MDA content↓; Chlorophyll↑; Soluble sugar↑; Soluble protein↑; Antioxidant enzyme activity↑; Pro↑; Cytomembrane H ⁺ -ATPase activity↑	白叶枯病的发病率↓ Incidence of bacterial blight↓
天宝香蕉 ^[56-57] “Tianbao” banana ^[56-57]	—	SOD 活性↑; CAT 活性↑; POD 活性↑; 苯丙氨酸解氨酶活性↑; IAA↑; Pro↑ SOD activity↑; CAT activity↑; POD activity↑; Phenylalanine ammonia-lyase activity↑; IAA↑; Pro↑	香蕉枯萎病的发病率↓ Incidence of Panama disease↓

注: ↑、↓: 在 *P. indica* 侵染后参数的显著增加和显著减少符号; —: 没有分析参数的变化Note: ↑ and ↓: A significant increase and a significant decrease after *P. indica* infection; —: Does not analyze the changes.

(3) *P. indica* 通过重排基因表达谱影响激素代谢途径从而提高植物对病原菌的抵抗。生物胁迫防御激素被认为是复杂的协同和拮抗相互作用网络的一部分。*P. indica* 的定殖会影响植物激素乙烯(ethylene, ET)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、赤霉素(gibberellin, GA)、SA 和 ABA 的产生和信号转导^[62-66]。这些激素水平的变化可能调节生物应答,如诱导植物系统的防御反应或者微生物相关分子模式(microbe-associated molecular pattern, MAMP)触发的宿主免疫^[67-68]。Panda 等^[69]基于扩增片段长度多态性的转录谱分析了预先定殖 *P. indica* 的番茄被番茄早疫病病菌感染后的差异基因的表达,结果表明, *P. indica* 诱导转录组重塑的方式是通过改变茉莉酸/乙烯(JA/ET)相关基因的表达,快速有效地激活介导的针对病原体感染的基础防御机制。*P. indica* 在棉花中定殖通过影响 α 亚麻酸代谢途

径来影响 JA 的生物合成来抵抗黄萎病的发生^[70]。Lin 等^[71]发现 *P. indica* 定殖的红掌的 JA 水平和 JA 反应基因的 mRNA 水平活性均较高。类似地,接种 *P. indica* 的文心兰叶片,JA、SA 及 ET 的合成均增加了 1.5–2.0 倍,并伴有 *NBS-LRR* 抗性基因的较高水平表达以及抑制了其靶 miRNA 表达水平,从而抑制其感染菊欧文氏菌^[72]。我们的研究发现, *P. indica* 能提高大麦产量并诱导大麦赤霉素合成途径关键基因的上调表达,沉默赤霉素合成途径关键基因会降低 *P. indica* 在大麦根部的定殖,暗示该真菌与赤霉素合成途径存在密切的作用关系,或者说,该真菌的定殖是依赖于赤霉素合成途径的^[73]。

P. indica 介导植物对病原菌的抗性总结为图 2。综合以上,可初步得出结论, *P. indica* 能够激活防御信号的多个组成部分,从而为多种病原体提供持久的防御。

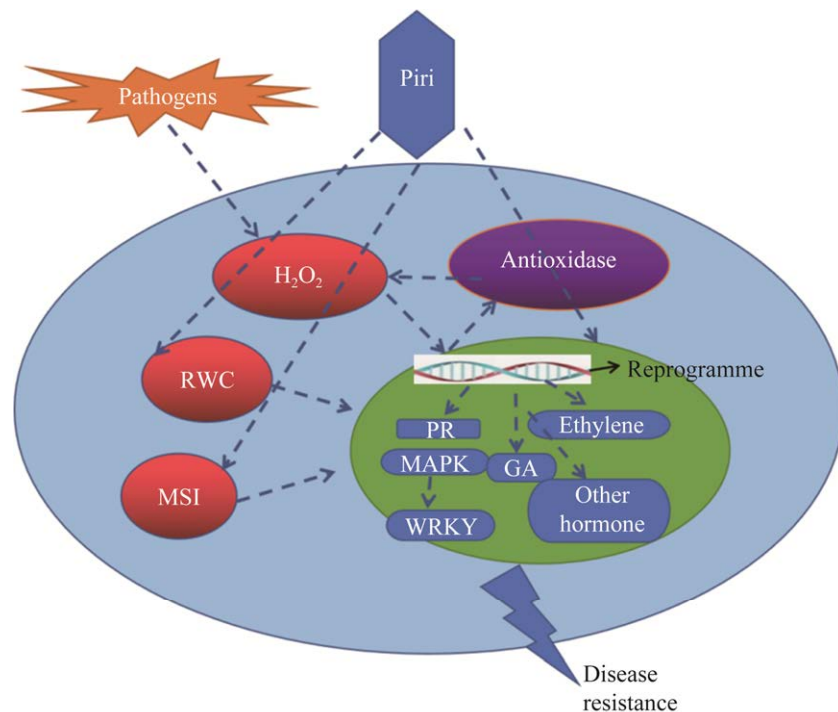


图 2 *Piriformospora indica* 介导植物抗病性机制

Figure 2 The mechanism of plant disease resistance mediated by *Piriformospora indica*.

3 小结与展望

通过对近10年来国内外对 *P. indica* 研究的梳理, 我们不难发现: *P. indica* 作为一种生物防治因子和土壤改良因子, 在增加植物产量和提高对不良环境的抵抗力方面均显示出较好的开发应用前景。但还有一系列的科学问题有待于深入阐明, 今后可从以下方面进行深入研究:

(1) *P. indica* 促生、抗病的效应子挖掘: 从该真菌层面挖掘其诱导植物产生促生、抗逆的关键作用因子。目前除了已知 *P. indica* 体内包含一种磷转运蛋白, 可促进植物根部对磷元素的吸收之外, 对于该真菌的促生、抗逆效应子还知之甚少。而基于组学研究的工作还有很大的挖掘空间, 该真菌的测序工作已经完成, 可以为后面的基因功能挖掘提供很好的信息资源。

(2) 不同植物对 *P. indica* 定殖的应答策略: 目前已知植物激素 ET、JA、GA、SA 和 ABA 的产生和信号转导均受到 *P. indica* 定殖的影响。这些激素水平的变化可能介导生物胁迫反应, 也可能调节生物应答, 如诱导系统的植物防御反应、MAMP 触发的宿主免疫以及互利共生体的自我调节。关于植物的响应机制, 尽管有从激素和营养吸收等方面进行的报道, 但是目前尚未形成统一明确的结论。

(3) *P. indica* 在植物根部定殖模式: 对 *P. indica*-大麦共生体系的生理与分子机制研究发现^[74]: 菌株定殖根系后能减少根部细胞 *HvBI-1* 基因的表达, *HvBI-1* 基因的过表达反能限制菌丝的定殖强度, *HvBI-1* 基因在真核生物中很保守, 能抑制细胞程序性死亡, 这表明 *P. indica* 在宿主体内的生长和繁殖需要植物组织细胞一定程度的死亡, 然而这种依赖于细胞死亡的定殖方式又不会像腐生真菌一样导致植物坏死,

最终两者达到平衡状态。但在定殖过程中, 真菌在识别新的环境(如在宿主胞外空间存在的碳水化合物等)中所发生的一系列生物学行为和反应机制, 到目前为止涉及很少。以上科学问题还需要科研工作者不断的致力研究。

在我国, 提高粮食产量是发展中国特色农业现代化道路的首要目标, 目前采取的大量保护农作物免受疾病和害虫威胁的化学防治法, 表现出了日益严峻的污染环境、破坏生态平衡等问题。提高作物产量的方案应在保证对于生产者可靠的同时, 对于消费者和环境也要更加安全。随着生态环境的恶化, 农业可持续发展是当今社会的热点话题, 中国农业迫切需要提高农业资源利用率与经济效益, 发展绿色农业已经是必然选择。在当前的形势下, 内生真菌以其可改善作物品质, 增加生物量, 提高植物对病原菌的局部和系统抗性等优点为绿色农业打开了新思路。然而 *P. indica* 可在众多宿主体内定殖, 功能多样, 在诱导寄主系统抗性方面, 不仅效果显著、持续时间长, 在促进植物产量提高, 有效抵抗不利环境以及保持环境友好性方面, 显示出巨大潜力。

REFERENCES

- [1] Verma S, Varma A, Rexer KH, Hassel A, Kost G, Sarbhoy A, Bisen P, Bütchorn B, Franken P. *Piriformospora indica*, gen. et sp. nov., a new root-colonizing fungus[J]. Mycologia, 1998, 90(5): 896-903
- [2] Varma A, Bakshi M, Lou BG, Hartmann A, Oelmueller R. *Piriformospora indica*: a novel plant growth-promoting mycorrhizal fungus[J]. Agricultural Research, 2012, 1(2): 117-131
- [3] 韩飞, 李俊凯. 内生真菌印度梨形孢提高植物抗逆性的研究进展[J]. 热带生物学报, 2019, 10(3): 298-302
Han F, Li JK. Research advances in endophytic fungus *Piriformospora indica* to improve plant stress resistance[J]. Journal of Tropical Biology, 2019, 10(3): 298-302 (in Chinese)

- [4] Qiang XY, Weiss M, Kogel KH, Schäfer P. *Piriformospora indica*-a mutualistic basidiomycete with an exceptionally large plant host range[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2012, 13(5): 508-518
- [5] Johnson JM, Sherameti I, Nongbri PL, Oelmüller R. Standardized conditions to study beneficial and nonbeneficial traits in the *Piriformospora indica/Arabidopsis thaliana* interaction[J]. *Piriformospora Indica*, 2013, 8: 139-147
- [6] Yadav V, Kumar M, Deep DK, Kumar H, Sharma R, Tripathi T, Tuteja N, Saxena AK, Johri AK. A phosphate transporter from the root endophytic fungus *Piriformospora indica* plays a role in phosphate transport to the host plant[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2010, 285(34): 26532-26544
- [7] Sherameti I, Shahollari B, Venus Y, Altschmied L, Varma A, Oelmüller R. The endophytic fungus *Piriformospora indica* stimulates the expression of nitrate reductase and the starch-degrading enzyme glucan-water dikinase in tobacco and *Arabidopsis* roots through a homeodomain transcription factor that binds to a conserved motif in their promoters[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2005, 280(28): 26241-26247
- [8] 齐琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展[J]. *分子植物育种*, 2020, 18(8): 2741-2746
Qi Q, Ma SR, Xu WD. Advances in the effects of salt stress on plant growth and physiological mechanisms of salt tolerance[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(8): 2741-2746 (in Chinese)
- [9] 汪云叶, 童虹宇, 周小雪, 樊蓉, 汤绍虎. 印度梨形孢对墨西哥鼠尾草抗盐性的影响[J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2018, 40(3): 54-59
Wang YY, Tong HY, Zhou XX, Fan R, Tang SH. Effect of *Piriformospora indica* on salt resistance of *Salvia leucantha* seedlings[J]. *Journal of Southwest University: Natural Science Edition*, 2018, 40(3): 54-59 (in Chinese)
- [10] Baltruschat H, Fodor J, Harrach BD, Niemczyk E, Barna B, Gullner G, Janeczko A, Kogel KH, Schäfer P, Schwarczinger I, et al. Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants[J]. *The New Phytologist*, 2008, 180(2): 501-510
- [11] Yun P, Xu L, Wang SS, Shabala L, Shabala S, Zhang WY. *Piriformospora indica* improves salinity stress tolerance in *Zea mays* L. plants by regulating Na^+ and K^+ loading in root and allocating K^+ in shoot[J]. *Plant Growth Regulation*, 2018, 86(2): 323-331
- [12] Al-Absi K, Al-Ameiri N. Physiological responses of tomato to inoculation with *Piriformospora indica* under osmotic stress and chloride toxicity[J]. *International Journal of Agriculture and Forestry*, 2015, 5(4): 226-239
- [13] 邓晶. 印度梨形孢促进生长及诱导提高棉花苗期耐盐、抗旱性研究[D]. 荆州: 长江大学硕士学位论文, 2018
Deng J. Promoting growth and inducing salt and drought tolerance on cotton seedling stage by *Piriformospora indica*[D]. Jingzhou: Master's Thesis of Yangtze University, 2018 (in Chinese)
- [14] Abdelaziz ME, Abdelsattar M, Abdeldaym EA, Atia MAM, Mahmoud AWM, Saad MM, Hirt H. *Piriformospora indica* alters Na^+/K^+ homeostasis, antioxidant enzymes and *LeNHX1* expression of greenhouse tomato grown under salt stress[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 256: 108532
- [15] Li L, Li L, Wang XY, Zhu PY, Wu HQ, Qi ST. Plant growth-promoting endophyte *Piriformospora indica* alleviates salinity stress in *Medicago truncatula*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 119: 211-223
- [16] Xu L, Wu C, Oelmüller R, Zhang WY. Role of phytohormones in *Piriformospora indica*-induced growth promotion and stress tolerance in plants: more questions than answers[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1646
- [17] Abdelaziz ME, Kim D, Ali S, Fedoroff NV, Al-Babili S. The endophytic fungus *Piriformospora indica* enhances *Arabidopsis thaliana* growth and modulates Na^+/K^+ homeostasis under salt stress conditions[J]. *Plant Science*, 2017, 263: 107-115
- [18] Ghorbani A, Omran VOG, Razavi SM, Pirdashti H, Ranjbar M. *Piriformospora indica* confers salinity tolerance on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) through amelioration of nutrient accumulation, K^+/Na^+ homeostasis and water status[J]. *Plant Cell Reports*, 2019, 38(9): 1151-1163
- [19] Jogawat A, Saha S, Bakshi M, Dayaman V, Kumar M, Dua M, Varma A, Oelmüller R, Tuteja N, Johri AK. *Piriformospora indica* rescues growth diminution of rice seedlings during high salt stress[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2013, 8(10): e26891
- [20] Boyko A, Kovalchuk I. Genetic and epigenetic effects of plant-pathogen interactions: an evolutionary perspective[J]. *Molecular Plant*, 2011, 4(6): 1014-1023
- [21] 王小利, 王茜, 舒健虹, 蔡一鸣, 刘彬, 吴佳海. 氮胁迫下高羊茅基因组 DNA 甲基化的 MSAP 分析[J]. *基因组学与应用生物学*, 2015, 34(11): 2362-2371

- Wang XL, Wang X, Shu JH, Cai YM, Liu B, Wu JH. Analysis of nitrogen stress on DNA methylation by MSAP in tall fescue[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2015, 34(11): 2362-2371 (in Chinese)
- [22] 贲平, 任茂, 龚强, 徐延浩, Ralf Oelmüller, 张文英. 印度梨形孢对玉米苗期盐胁迫下 DNA 甲基化影响显著[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(18): 6033-6040
- Yun P, Ren M, Gong Q, Xu YH, Oelmüller R, Zhang WY. Great influence of *Piriformospora indica* upon DNA methylation of maize seedling under NaCl stress[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(18): 6033-6040 (in Chinese)
- [23] 刘雪琳, 朱志炎, 何勇, 叶开温, 田志宏. 内生真菌印度梨形孢对水稻苗期耐盐性的影响[J]. *南方农业学报*, 2019, 50(4): 719-725
- Liu XL, Zhu ZY, He Y, Ye KW, Tian ZH. Effects of endophytic fungus *Piriformospora indica* on salt stress tolerance of rice seedling[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2019, 50(4): 719-725 (in Chinese)
- [24] 韦巧, 武美燕, 张文英, 徐乐, 陈建芳, 潘锐, 田小海. 内生真菌印度梨形孢对旱稻苗期生长及抗旱性的影响[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(9): 2642-2648
- Wei Q, Wu MY, Zhang WY, Xu L, Chen JF, Pan R, Tian XH. Effect of the endophytic fungus *Piriformospora indica* on the growth and drought tolerance of rice seedling under drought stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(9): 2642-2648 (in Chinese)
- [25] Sun C, Johnson JM, Cai DG, Sherameti I, Oelmüller R, Lou BG. *Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(12): 1009-1017
- [26] 杨芮. 印度梨形孢诱导红掌抗干旱和低温胁迫响应[D]. 福州: 福建农林大学硕士学位论文, 2018
- Yang R. In response to drought and low temperature stress induced by *Piriformospora indica*[D]. Fuzhou: Master's Thesis of Fujian Agriculture and Forestry University, 2018 (in Chinese)
- [27] 惠非琼, 刘剑, 高其康, 楼兵干. 印度梨形孢对烟草抗旱性的影响[J]. *烟草科技*, 2017, 50(12): 1-7
- Hui FQ, Liu J, Gao QK, Lou BG. Effects of *Piriformospora indica* on drought resistance of *Nicotiana tabacum*[J]. *Tobacco Science & Technology*, 2017, 50(12): 1-7 (in Chinese)
- [28] Saddique MAB, Ali Z, Khan AS, Rana IA, Shamsi IH. Inoculation with the endophyte *Piriformospora indica* significantly affects mechanisms involved in osmotic stress in rice[J]. *Rice: New York*, 2018, 11(1): 34
- [29] Hosseini F, Mosaddeghi MR, Dexter AR. Effect of the fungus *Piriformospora indica* on physiological characteristics and root morphology of wheat under combined drought and mechanical stresses[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 118: 107-120
- [30] 杨亚珍, 骆作琴, 董社琴, 张建民, 朱建强. 印度梨形孢菌液对棉花的抗渍增产效应[J]. *河南农业科学*, 2015, 44(5): 46-49
- Yang YZ, Luo ZQ, Dong SQ, Zhang JM, Zhu JQ. Effects of *Piriformospora indica* on yield and resistance to waterlogging of cotton[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2015, 44(5): 46-49 (in Chinese)
- [31] 杨亚珍, 董社琴, 王运生, 洛作琴, 朱建强. 不同生育期追施印度梨形孢菌对油菜渍害预防效果的影响[J]. *湖北农业科学*, 2015, 54(4): 790-794
- Yang YZ, Dong SQ, Wang YS, Luo ZQ, Zhu JQ. Effects of adding *Piriformospora indica* to soli at different growth stages of oilseed on the prevention of waterlogged disaster[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2015, 54(4): 790-794 (in Chinese)
- [32] Hosseini F, Mosaddeghi MR, Dexter AR, Sepehri M. Maize water status and physiological traits as affected by root endophytic fungus *Piriformospora indica* under combined drought and mechanical stresses[J]. *Planta*, 2018, 247(5): 1229-1245
- [33] Zhang WY, Wang J, Xu L, Wang AA, Huang L, Du HW, Qiu LJ, Oelmüller R. Drought stress responses in maize are diminished by *Piriformospora indica*[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2018, 13(1): e1414121
- [34] 杨亚珍, 查凡, 张建民, 朱建强, 董社琴. 印度梨形孢菌肥对渍害小白菜产量、品质及生理特性的影响[J]. *湖北农业科学*, 2014, 53(15): 3516-3519
- Yang YZ, Zha F, Zhang JM, Zhu JQ, Dong SQ. Effect of *Piriformospora indica* on yield, quality and physiological changes of waterlogging brassica chinensis[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2014, 53(15): 3516-3519 (in Chinese)
- [35] Tsai HJ, Shao KH, Chan MT, Cheng CP, Yeh KW, Oelmüller R, Wang SJ. *Piriformospora indica* symbiosis improves water stress tolerance of rice through regulating stomata behavior and ROS scavenging systems[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2020, 15(2): 1722447
- [36] Ghabooli M, Khatabi B, Ahmadi FS, Sepehri M, Mirzaei M, Amirkhani A, Jorrín-Novo JV, Salekdeh GH. Proteomics study reveals the molecular mechanisms underlying water stress tolerance induced by

- Piriformospora indica* in barley[J]. Journal of Proteomics, 2013, 94: 289-301
- [37] 郭辰彤. 印度梨形孢降低烟叶重金属含量机理的初步研究[D]. 杭州: 浙江大学硕士学位论文, 2017
Guo CT. Preliminary study on mechanisms of reducing heavy metal contents in *Nicotiana tabacum* leaves conferred by *Piriformospora indica*[D]. Hangzhou: Master's Thesis of Zhejiang University, 2017 (in Chinese)
- [38] Dabral S, Yashaswee, Varma A, Choudhary DK, Bahuguna RN, Nath M. Biopriming with *Piriformospora indica* ameliorates cadmium stress in rice by lowering oxidative stress and cell death in root cells[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 186: 109741
- [39] Shahabivand S, Parvaneh A, Aliloo AA. Root endophytic fungus *Piriformospora indica* affected growth, cadmium partitioning and chlorophyll fluorescence of sunflower under cadmium toxicity[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2017, 145: 496-502
- [40] Nanda R, Agrawal V. *Piriformospora indica*, an excellent system for heavy metal sequestration and amelioration of oxidative stress and DNA damage in *Cassia angustifolia* Vahl under copper stress[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2018, 156: 409-419
- [41] Li L, Zhu PY, Wang XY, Zhang ZH. Phytoremediation effect of *Medicago sativa* colonized by *Piriformospora indica* in the phenanthrene and cadmium co-contaminated soil[J]. BMC Biotechnology, 2020, 20(1): 20
- [42] 主朋月, 韩冰, 王晓阳, 张振华, 常乐乐, 李亮. 印度梨形孢联合紫花苜蓿修复土壤镉污染研究[J]. 环境科学与技术, 2019, 42(6): 21-27
Zhu PY, Han B, Wang XY, Zhang ZH, Chang LL, Li L. Study on the remediation of cadmium pollution in soil by combination of *Medicago sativa* and *Piriformospora indica*[J]. Environmental Science & Technology, 2019, 42(6): 21-27 (in Chinese)
- [43] Rabiey M, Ullah I, Shaw MW. The endophytic fungus *Piriformospora indica* protects wheat from fusarium crown rot disease in simulated UK autumn conditions[J]. Plant Pathology, 2015, 64(5): 1029-1040
- [44] Rabiey M, Shaw MW. *Piriformospora indica* reduces fusarium head blight disease severity and mycotoxin DON contamination in wheat under UK weather conditions[J]. Plant Pathology, 2016, 65(6): 940-952
- [45] Narayan OP, Verma N, Singh AK, Oelmüller R, Kumar M, Prasad D, Kapoor R, Dua M, Johri AK. Antioxidant enzymes in chickpea colonized by *Piriformospora indica* participate in defense against the pathogen *Botrytis cinerea*[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 13553
- [46] 惠非琼, 马杰, 刘剑, 聂长春, 高其康, 楼兵干. 印度梨形孢诱导烟草的抗病性分析[J]. 烟草科技, 2014, 47(11): 74-79
Hui FQ, Ma J, Liu J, Nie CC, Gao QK, Lou BG. Disease resistance analysis of *Nicotiana tabacum* induced by *Piriformospora indica*[J]. Tobacco Science & Technology, 2014, 47(11): 74-79 (in Chinese)
- [47] 彭兵, 刘剑, 惠非琼, 王玉平, 高其康, 楼兵干. 印度梨形孢诱导烟草对黑胫病的抗性及其机理的初步研究[J]. 农业生物技术学报, 2015, 23(4): 432-440
Peng B, Liu J, Hui FQ, Wang YP, Gao QK, Lou BG. *Piriformospora indica* inducing tobacco resistance to black shank and its preliminary mechanism[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2015, 23(4): 432-440 (in Chinese)
- [48] 曹以衬. 印度梨形孢诱导烟草对青枯病的抗病性研究[D]. 杭州: 浙江大学硕士学位论文, 2016
Cao YC. Study on resistance of tobacco bacterial wilt induced by *Piriformospora indica*[D]. Hangzhou: Master's Thesis of Zhejiang University, 2016 (in Chinese)
- [49] Dehghanpour-Farashah S, Taheri P, Falahati-Rastegar M. Effect of polyamines and nitric oxide in *Piriformospora indica*-induced resistance and basal immunity of wheat against *Fusarium pseudograminearum*[J]. Biological Control, 2019, 136: 104006
- [50] Molitor A, Zajic D, Voll LM, Pons-K Hnemann J, Samans B, Kogel KH, Waller F. Barley leaf transcriptome and metabolite analysis reveals new aspects of compatibility and *Piriformospora indica*-mediated systemic induced resistance to powdery mildew[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2011, 24(12): 1427-1439
- [51] Harrach BD, Baltruschat H, Barna B, Fodor J, Kogel KH. The mutualistic fungus *Piriformospora indica* protects barley roots from a loss of antioxidant capacity caused by the necrotrophic pathogen *Fusarium culmorum*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions: MPMI, 2013, 26(5): 599-605
- [52] 毛琳琳, 朱志炎, 何勇, 田志宏. 印度梨形孢 (*Piriformospora indica*)与植物互作研究综述[J]. 安徽农学通报, 2016, 22(11): 47-50, 99
Mao LL, Zhu ZY, He Y, Tian ZH. Research overview on *Piriformospora indica* and its interaction effect with plants[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2016,

- 22(11): 47-50, 99 (in Chinese)
- [53] Roylawar P, Khandagale K, Randive P, Shinde B, Murumkar C, Ade A, Singh M, Gawande S, Morelli M. *Piriformospora indica* primes onion response against *Stemphylium* leaf blight disease[J]. Pathogens, 2021, 10(9): 1085
- [54] 吴金丹. 印度梨形孢诱导水稻促生、抗逆、抗病作用及其机理的初步研究[D]. 杭州: 浙江大学硕士学位论文, 2014
- Wu JD. Growth promotion, stress tolerance and disease resistance in rice conferred by *Piriformospora indica* and the preliminary study of mechanisms[D]. Hangzhou: Master's Thesis of Zhejiang University, 2014 (in Chinese)
- [55] 许飞云, 张英娇, 王小云, 孙乐云, 许卫锋. 中度干旱胁迫下内生真菌印度梨形孢对旱稻根系细胞膜 H^+ -ATPase 的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(4): 675-683
- Xu FY, Zhang YJ, Wang XY, Sun LY, Xu WF. Effects of endophytic fungus *Piriformospora indica* on root H^+ -ATPase of upland rice under moderate drought[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2021, 27(4): 675-683 (in Chinese)
- [56] Raphael Anue Mensah. 印度梨形孢对天宝蕉幼苗生长及致病相关类群基因表达的影响[D]. 福州: 福建农林大学硕士学位论文, 2019
- Raphael AM. Effect of *Piriformospora indica* on seedling growth and expression of pathogenesis related-like genes in Tianbaojiao banana[D]. Fuzhou: Master's Thesis of Fujian Agriculture and Forestry University, 2019 (in Chinese)
- [57] Bodjrenou Mahoudjro David. 印度梨形孢对天宝香蕉耐受高温胁迫生理生化与分子机制分析[D]. 福州: 福建农林大学硕士学位论文, 2020
- Bodjrenou MD. Analysis of the mechanisms underlying the effects of endophytic fungus *Piriformospora indica* on high temperature resistance in "Tianbao" banana[D]. Fuzhou: Master's Thesis of Fujian Agriculture and Forestry University, 2020 (in Chinese)
- [58] Nassimi Z, Taheri P. Endophytic fungus *Piriformospora indica* induced systemic resistance against rice sheath blight via affecting hydrogen peroxide and antioxidants[J]. Biocontrol Science and Technology, 2017, 27(2): 252-267
- [59] 孙超. 印度梨形孢诱导小白菜抗病、促生、抗逆的作用及其机理的初步研究[D]. 杭州: 浙江大学硕士学位论文, 2010
- Sun C. Disease resistance, growth promotion and stress tolerance in Chinese cabbage conferred by *Piriformospora indica* and the preliminary study of mechanisms[D]. Hangzhou: Master's Thesis of Zhejiang University, 2010 (in Chinese)
- [60] Van Loon LC. Occurrence and Properties of Plant Pathogenesis-Related Proteins[M]. 1st edition. New York: CRC Press, 1999, 29: 1-19
- [61] Atia MAM, Abdeldaym EA, Abdelsattar M, Ibrahim DSS, Saleh I, Elwahab MA, Osman GH, Arif IA, Abdelaziz ME. *Piriformospora indica* promotes cucumber tolerance against root-knot nematode by modulating photosynthesis and innate responsive genes[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2020, 27(1): 279-287
- [62] Schäfer P, Piffi S, Voll LM, Zajic D, Chandler PM, Waller F, Scholz U, Pons-Kühnemann J, Sonnewald S, Sonnewald U, et al. Manipulation of plant innate immunity and gibberellin as factor of compatibility in the mutualistic association of barley roots with *Piriformospora indica*[J]. The Plant Journal, 2009, 59(3): 461-474
- [63] Khatabi B, Molitor A, Lindermayr C, Piffi S, Durner J, von Wettstein D, Kogel KH, Schäfer P. Ethylene supports colonization of plant roots by the mutualistic fungus *Piriformospora indica*[J]. PLoS One, 2012, 7(4): e35502
- [64] Peskan-Berghöfer T, Vilches-Barro A, Müller TM, Glawischnig E, Reichelt M, Gershenzon J, Rausch T. Sustained exposure to abscisic acid enhances the colonization potential of the mutualist fungus *Piriformospora indica* on *Arabidopsis thaliana* roots[J]. The New Phytologist, 2015, 208(3): 873-886
- [65] Waller F, Achatz B, Baltruschat H, Fodor J, Becker K, Fischer M, Heier T, Hückelhoven R, Neumann C, Von Wettstein D, et al. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield[J]. PNAS, 2005, 102(38): 13386-13391
- [66] Gill SS, Gill R, Trivedi DK, Anjum NA, Sharma KK, Ansari MW, Ansari AA, Johri AK, Prasad R, Pereira E, et al. *Piriformospora indica*: potential and significance in plant stress tolerance[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 332
- [67] Waller F, Mukherjee K, Deshmukh SD, Achatz B, Sharma M, Schäfer P, Kogel KH. Systemic and local modulation of plant responses by *Piriformospora indica* and related *Sebacinales* species[J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(1): 60-70
- [68] Jacobs S, Zechmann B, Molitor A, Trujillo M, Petutschnig E, Lipka V, Kogel KH, Schäfer P.

- Broad-spectrum suppression of innate immunity is required for colonization of *Arabidopsis* roots by the fungus *Piriformospora indica*[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(2): 726-740
- [69] Panda S, Busatto N, Hussain K, Kamble A. *Piriformospora indica*-primed transcriptional reprogramming induces defense response against early blight in tomato[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 255: 209-219
- [70] 胡毅. 基于 iTRAQ 技术对印度梨形孢增强植物黄萎病抗性机制的研究[D]. 太谷: 山西农业大学硕士学位论文, 2019
- Hu Y. Study on the mechanism of *Piriformospora indica* enhanced plant resistance to *Verticillium* wilt based on iTRAQ technology[D]. Taigu: Master's Thesis of Shanxi Agricultural University, 2019 (in Chinese)
- [71] Lin HF, Xiong J, Zhou HM, Chen CM, Lin FZ, Xu XM, Oelmüller R, Xu WF, Yeh KW. Growth promotion and disease resistance induced in *Anthurium* colonized by the beneficial root endophyte *Piriformospora indica*[J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 40
- [72] Ye W, Jiang JL, Lin YL, Yeh KW, Lai ZX, Xu XM, Oelmüller R. Colonisation of *Oncidium* orchid roots by the endophyte *Piriformospora indica* restricts *Erwinia chrysanthemi* infection, stimulates accumulation of *NBS-LRR* resistance gene transcripts and represses their targeting micro-RNAs in leaves[J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 601
- [73] Li L, Chen X, Ma CY, Wu HQ, Qi ST. *Piriformospora indica* requires kaurene synthase activity for successful plant colonization[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 102: 151-160
- [74] Deshmukh S, Hüchelhoven R, Schäfer P, Imani J, Sharma M, Weiss M, Waller F, Kogel KH. The root endophytic fungus *Piriformospora indica* requires host cell death for proliferation during mutualistic symbiosis with barley[J]. *PNAS*, 2006, 103(49): 18450-18457