

马俊,李珊,田林双,等. 印度梨形孢与植物的共生机制及应用研究进展[J]. 江苏农业科学,2024,52(23):15-22.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.23.002

印度梨形孢与植物的共生机制及应用研究进展

马俊¹,李珊¹,田林双¹,王林闯²,贺超兴³

(1. 江苏财经职业技术学院粮食与食品药品学院,江苏淮安 223003; 2. 江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所,江苏淮安 223001;
3. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所,北京 100081)

摘要:印度梨形孢(*Serendipita indica*)是一种可纯培养的真菌根真菌,研究其与植物的共生机制及在退化土壤环境下的积极作用,对农业土壤修复和植物抗逆栽培具有重要意义。本文深入剖析了印度梨形孢与宿主植物的共生体系,包括识别机制、植物防御反应、真菌侵入过程及共生关系建立等环节。进一步分析表明该真菌通过调节根系形态、调控矿质元素转运蛋白表达、活化土壤养分及改善根系微环境等,促进植物的土壤矿质元素吸收,优化了植物营养状况。这一共生关系增强了植物的生长能力,也诱导了在盐碱、重金属和干旱的逆境环境下植物的系统抗性。综合国内外研究,本文展望了印度梨形孢在优良品种选育及应用前景方面的潜力。

关键词:印度梨形孢;矿质营养;共生机制;微生物;土壤修复;抗逆性

中图分类号:S182;S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)23-0015-07

随着全球气候变化和人口数量增长,人们面临着粮食需求增加和食物短缺的挑战。传统农业主要依靠大量施用化肥增加土壤中矿质营养含量以提高产量,而化肥过量使用会造成土壤质量降低和养分分布不均的问题,最终导致农作物产量降低,威胁农业产出。在农业可持续发展过程中,人们逐渐发现微生物在农业生态系统中的重要意义,尤其是有益微生物对退化耕地土壤的修复作用,能在不影响宿主植物经济价值的同时,兼顾环境友好作用。

印度梨形孢(*Serendipita indica*,曾用名*Piriformospora indica*)属担子菌门(Basidiomycota)层菌纲(Hymenomycetes)蜡壳耳目(Sebacinales)梨形孢属(*Piriformospora*),具有类似梨形状的孢子结构,主要定殖在植物根系分生区和伸长区^[1-2]。印度梨形孢于1998年在印度西北部的塔尔沙漠中被发现,是一种与丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhiza fungi,

AMF)功能类似,但又具有其独特优势的植物内生真菌^[3-4]。它能够利用厚垣孢子或菌丝在多种培养基上进行离体培养,可以在园艺作物十字花科植物,如甘蓝、芥菜、菠菜、陆生兰花等非菌根植物上定殖^[5-6]。印度梨形孢在植物根系中定殖时会造成宿主细胞程序性死亡,但对根系活力或生长没有明显副作用^[2]。它能够在大部分单子叶植物和双子叶植物根部定殖,包含百余种重要的经济作物、多种药用植物等,促进宿主植物生长、改善营养、提高植株的生物和非生物胁迫耐受性^[7-13]。这些特点使得印度梨形孢在农业上具有更加广泛应用前景。

鉴于印度梨形孢作为可持续农业的土壤修复产品的应用潜力^[14],本文系统归纳了印度梨形孢与宿主植物共生作用机制,深入分析印度梨形孢在促进植物对土壤中矿质元素的吸收作用机制,为进一步研究印度梨形孢在农业土壤修复上应用提供参考。

1 印度梨形孢与宿主植物共生机制

1.1 印度梨形孢与宿主植物根系识别

印度梨形孢与植物建立共生关系首先进行宿主识别(图1)。该过程在丛枝菌根真菌中已被广泛研究,并认为独脚金内酯(SL)起到了重要诱导作用^[15]。在印度梨形孢的宿主识别过程中发现了类黄酮物质,除此之外还在其滤液中发现了细胞壁降解酶、聚半乳糖苷酶和木聚糖酶的存在^[16]。Nivedita等认为水稻根部诱导的凝集素蛋白激酶(LecRK)可

收稿日期:2023-12-15

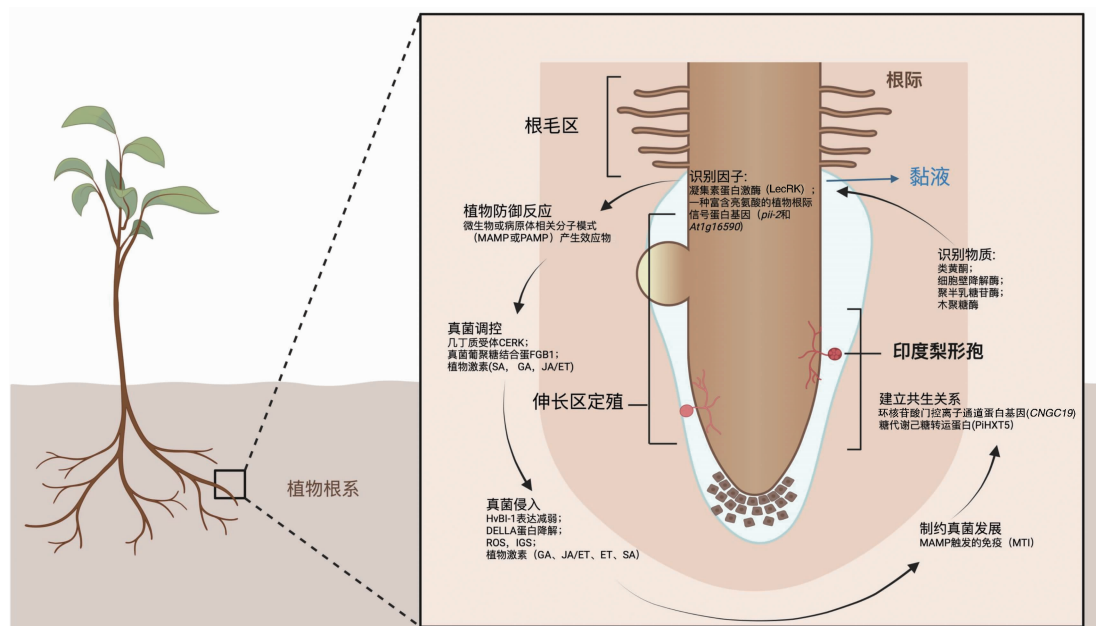
基金项目:国家重点研发计划(编号:2022YFD1602403);国家特色蔬菜产业技术体系项目(编号:CARS-24-B-04);农业农村部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目;江苏高校“青蓝工程”(编号:苏教师函[2022]29号);校级科研项目一般项目(编号:2022XJY15)。

作者简介:马俊(1986—),女,山东昌邑人,博士,讲师,主要从事设施园艺生理生态研究。E-mail:lvsmaggie@163.com。

通信作者:贺超兴,博士,研究员,主要从事设施蔬菜根区改良。E-mail:hechaoxing@126.com。

能是一种起到植物感知和识别作用的信号物质^[17]。研究还发现一种富含亮氨酸的植物根际信号蛋白

基因(如 *pui-2* 和 *At1g16590*)可能促进了印度梨形孢和植物相互识别,但还需要进一步验证^[16]。



GA: 赤霉素; JA/ET: 茉莉酸/乙烯; ET: 乙烯; SA: 水杨酸; ROS: 活性氧; IGS: 吡啶硫代葡萄糖苷

图1 印度梨形孢与宿主植物根系共生机制

1.2 印度梨形孢与植物防御反应

真菌在进入宿主植物后需要突破宿主细胞的先天防御系统。宿主植物为了抵御微生物入侵,会启动位于细胞表面的微生物或病原体相关分子模式(MAMP 或 PAMP)产生效应物,该过程中受到模式识别受体(PRR)的调节^[18-19]。当印度梨形孢入侵植物细胞时,有研究认为真菌几丁质作为植物免疫反应的激发剂,受到 PRR 和几丁质受体 CERK 调节,产生几丁质脱乙酰基酶,将几丁质低聚物转化为脱乙酰化的壳聚糖低聚物,这些低聚物无法被宿主植物的受体识别,从而避免触发植物防御系统^[20]。也有研究认为印度梨形孢的定殖介导 PRR 的信号转导过程失活,是因为不能够触发 Ca^{2+} 依赖型蛋白激酶(CDPK)级联反应以及活性氧(ROS)免疫应答^[21]。通过对转录组分析印度梨形孢与宿主植物相互作用时会表达大量效应小分泌蛋白(SSP)和细胞壁降解酶(CWDE),对印度梨形孢分泌蛋白质组学进行分析发现,976 个信号肽中有 23 个携带碳水化合物结合蛋白结构域 LysM,这些物质均有可能参与几丁质代谢,作为效应物干扰免疫反应^[22-24]。除了几丁质,也有研究认为印度梨形孢通过调节真菌葡聚糖结合蛋白基因(*FGB1*),分泌具有双重功能的真菌特异性效应物 β -葡聚糖,从而抑制触发的植物免疫反应^[25]。印度梨形孢通过避免植物

应答真菌免疫反应的机制仍需进一步深入研究。

有研究认为激素在印度梨形孢定殖过程中起到重要作用。调控效应因子 *PIIN_08944* 能够干扰植物水杨酸介导的植物抗性反应^[26]。游离生长素可能干扰 MAMP 触发的免疫反应^[27]。赤霉素作为基础防御调节物质也参与了印度梨形孢在植物根系中的定殖过程^[28]。印度梨形孢还通过介导植物脂氧合酶(AcLOX)和几丁质酶(AcCHI)参与到水杨酸和茉莉酸/乙烯信号通路中^[29]。除此之外,有研究认为印度梨形孢与茉莉酸一同招募乙烯抵抗水杨酸引起的免疫,避免定殖过程产生系统抗性^[30-31]。印度梨形孢在不同物种的植物激素参与免疫应答信号途径中所起到的作用可能不同,并且根与叶片具有类似的感知系统和免疫系统^[32-33]。

1.3 印度梨形孢侵入过程

在拟南芥的研究中发现,油菜素类固醇不敏感型受体激酶(BAK1)/体细胞胚胎发生受体激酶(SERK4)介导的磷酸化调节 Ca^{2+} 通道环核苷酸门控离子通道蛋白基因 *CNGC20/CNGC19* 稳态可以精确控制植物细胞死亡^[34-35]。印度梨形孢侵入植物根系的活细胞 3 d 后,被定殖侵染的细胞进入到细胞程序死亡阶段^[33]。之后,植物细胞质膜内陷,细胞器被破坏。有研究发现在印度梨形孢侵染 7 d 后,大麦细胞死亡调节因子 BAX 抑制剂(HvBI-1)

的表达减弱,因此该内生真菌干扰了宿主细胞的死亡程序,加速了细胞程序性死亡,从而有利于与植物形成互惠的相互作用^[2]。约 14 d 后,表皮和皮质细胞中形成细胞内孢子^[33]。印度梨形孢可能诱导赤霉素信号途径并导致 DELLA 蛋白降解,提高促凋亡阈值并启动细胞死亡相关的定殖步骤,如 ROS。但与病原微生物不同,宿主植物程序性死亡不会一直持续。在侵入早期和后期,MAMP 触发的免疫限制了印度梨形孢的定殖过程。同时茉莉酸/乙烯(JA/ET)和乙烯可以保护植物免受依赖细胞死亡的坏死性病原体的侵害^[30]。水杨酸(SA)和吲哚硫代葡萄糖苷(IGS)也在定殖后期发挥重要作用^[36]。真菌是主动杀死宿主植物细胞还是植物感觉细胞发生内源性变化而自主选择程序性死亡还需要进一步研究。

1.4 印度梨形孢共生建立过程

印度梨形孢主要在延伸区细胞间定殖^[2],而在根尖分生组织无定殖,这与丛枝菌根真菌有所不同。大部分菌丝存在于死根真皮和皮质细胞中,通过菌丝穿透细胞,并在胞浆中原生质体周围构建网状结构。也有研究认为环核苷酸门控离子通道蛋白基因 *CNGC19* 可以为印度梨形孢在宿主植物根系中形成稳固的共生关系提供重要保证^[34-35];在稳固的合作或竞争关系中,糖代谢也起到重要的作用^[37]。在玉米中研究发现,己糖转运蛋白 *PiHXT5* 在共生过程中起到重要调控作用^[38]。尽管有研究认为印度梨形孢的定殖没有对地上部糖库产生影响,但研究认为其定殖可能会增加蔗糖向根的流入量^[39]。

2 活化土壤矿质元素促进植物矿质元素吸收作用机制

形成共生关系后,印度梨形孢可以引起宿主植物的土壤矿质养分吸收过程发生系统性变化,土壤中含有大量营养元素处于固定态,需要经历溶解、吸收和运输等过程才能被植物利用,制约了植物的生长。此过程受到根际微环境影响^[40]。

2.1 调控根系形态及矿质元素转运蛋白

根系形态对宿主植物养分吸收和水分平衡有重要作用。印度梨形孢能增加植物根系长度、改变根系性状、扩大根体积和表面积、增加侧根数量和分叉、促进根毛生长,使植物能够从土壤中获得更多磷元素^[41]。研究认为印度梨形孢侵染植物细胞后,通过调控离子转运通道促进矿质养分活化及转运,提高养分转运体(Mg^{2+} 、 PO_4^{3-} 和 SO_4^{2-} 转运蛋

白)表达促进植物对养分吸收。

在拟南芥的研究中发现印度梨形孢可以刺激硝酸盐还原酶基因表达来促进拟南芥的生长^[42]。在水稻接种印度梨形孢发现根系磷转运蛋白基因 *PtPT3*、*PtPT5*、*PtPT6* 表达上调^[43-44],也有研究发现印度梨形孢虽然会促进植物磷的吸收,但并不影响宿主植株的磷转运蛋白表达^[45]。在低钾条件下,印度梨形孢能够帮助宿主植株提高钾元素的转运和积累^[38]。印度梨形孢通过调控镁转运蛋白 *PiMgT1*、高亲和的硫转运蛋白 *SiSulT* 促进对大量元素镁和硫的吸收,但作用机制仍不清楚^[46-47]。印度梨形孢调控植物氮、磷、钾元素等其他矿质元素的运输及转运机制还需要进一步研究^[48]。

2.2 菌丝网络促进养分活化转移

印度梨形孢通过外部菌丝网络将植物根系与根际土壤以外的区域联系在一起,这是因为相较于较粗的根系根毛,菌丝更容易渗透到土壤团粒间隙,通过根外菌丝间接扩大了植物对土壤矿质元素的吸收范围。附着在根系表面松散的菌丝网络和侵入到宿主根部细胞间生长的菌丝成为宿主和菌根营养交换的重要场所^[49]。与其他真菌类似,印度梨形孢在土壤中的菌丝具有比根系更大的表面积,扩大了矿物质吸收面积。同时菌丝通过改善土壤结构,使更多养分溶解到水分中。共生体通过菌丝将土壤中磷、氮、硫、铁等矿质元素运输到植株,增加植物对矿质元素的吸收速度,提高根系对养分的吸收,促进植物生长发育^[48]。宿主反向提供真菌碳水化合物等营养物质,促进其菌丝和孢子生长发育,提高根系侵染。

2.3 分泌物改善根际微环境促进养分增溶

菌根真菌可采用多种策略改变土壤环境中矿物组成以便吸收利用,其中重要的途径包括改变土壤 pH 值、分泌多种化学物质、增加有机酸或分泌低分子螯合剂等活化土壤中难溶养分。

有研究认为印度梨形孢产生磷酸酶溶解土壤中不溶性多磷酸盐和有机磷酸盐;还有研究认为这一过程的完成离不开酸性磷酸酶和碱性磷酸酶。研究认为前者是共生体共有,参与磷的吸收,而后者主要由真菌产生,参与磷的同化^[50]。目前针对磷酸酶的研究并不是很多。另外,通过对培养滤液分析发现,印度梨形孢可以分泌细胞壁降解酶、几丁质物质^[51-52]。Badged 等向土壤中加入印度梨形孢培养滤液发现次生代谢物能够影响植株发育^[53]。

早期研究中发现印度梨形孢培养物滤液和宿主植物根系侵染后会分泌碳水化合物、皂苷、黄酮类、几丁质以及纤维素酶、聚半乳糖苷酶和木聚糖酶等细胞壁降解酶等物质,并且土壤中添加印度梨形孢可能影响宿主植物根系分泌物组成和数量,对土壤微生物群落也会造成影响^[51-55]。这些物质与土壤中矿质营养活化有关,并有可能进一步影响土壤组成和功能。

2.4 影响根际微生物环境

土壤、根际微生物与植物根系统一构成地下部分的有机整体,共同参与有机质分解、养分转换和运输,进而影响植株地上部分生长。印度梨形孢与宿主植物共生同时也影响宿主植物根际微生物组成和功能,对土壤微生物群落造成影响^[55]。有研究表明,印度梨形孢滤液处理的根系土壤含有大量细菌、真菌和放线菌。Varma 等认为印度梨形孢及其滤液可以作为潜在的根病生物防治剂抑制小麦全蚀病原菌(*Gaeumannomyces graminis*)和聚多曲霉(*Aspergillus sydowii*)^[51]。尽管有研究认为真菌侵染宿主植物后,根系分泌物中黄酮类化合物可能起到植物-微生物相互作用中作为信号分子的作用^[54],但作用因子的化学性质仍未知。这一点在丛枝菌根真菌的研究中也有报道^[56]。

3 印度梨形孢在退化土壤环境中的应用

土壤盐碱化使得植物根部过多积累钠离子,直接影响植物新陈代谢,最终导致植物损伤、生物量下降^[20]。研究中发现印度梨形孢可以提高盐胁迫下宿主植物抗坏血酸还原酶的抗氧化能力^[9],增加有机溶质含量,改变 Na^+/K^+ 稳态并调节水孔蛋白的表达以维持水分状态,进而提高植物耐盐性,但是对于脯氨酸含量的影响存在差异^[57-59]。李亮等对豆科植物进行接菌,发现在盐胁迫条件下,印度梨形孢可以作为生长促进因子提高植物耐盐性^[60]。在核桃幼苗中也发现了相同的作用^[61]。印度梨形孢还可以调控枣椰树等植物耐盐基因钾离子转运蛋白 HKT1;5、盐敏感蛋白 SOS1 基因、病程相关蛋白基因(*PR-1a*, *PR2*, *PR2*, *PR5*)和盐胁迫相关基因 *OPBPI*,以提高盐胁迫耐受性^[59,62]。

重金属(镍、铜、镉、汞和铅等)污染会对土壤肥力造成直接影响,达到一定浓度后会对植物生理生化造成影响^[63]。研究发现印度梨形孢与宿主植物共生激发了重金属解毒系统,通过增加幼苗根冠比、提高抗氧化性、减少 ROS 和丙二酸(MDA)含

量、降低地上部分重金属积累、减弱重金属毒性(脂质过氧化物和过氧化氢酶活性)^[64-67],增强植物螯合素基因和应激反应基因表达,最终减轻毒害^[66-68]。以重金属镉为例,研究发现印度梨形孢可以提高水稻在镉胁迫下对矿物质的吸收,下调糖醇解循环酶^[66];Lu 等研究认为负责将镉封存在液泡中镉转运体基因 *OsHMA3* 可能对减少水稻中镉积累起到重要作用,但是印度梨形孢对此基因是否有调节作用还需要进一步研究^[69]。主朋月等对紫花苜蓿接菌后发现印度梨形孢分泌生长素,提高土壤脲酶和蔗糖酶的还原性,降低了地上部分镉的含量^[70]。先露露等在高丹草中也发现相同结果^[71]。此外,印度梨形孢对植物应对铜、汞和砷等其他重金属胁迫的积极作用研究目前还不是很多,有待于进一步深入研究。

干旱胁迫直接影响植物对水分和矿质营养元素的吸收,使植株生理生化受到影响。印度梨形孢定殖宿主植物后,会通过多种途径降低植物受到的干旱伤害:(1)积极调整叶片形态、降低气孔导度、改良根系构型、改善水分状态和增加矿质元素吸收来缓解胁迫植物^[72-75]。(2)增加叶绿素合成、调节光合相关蛋白^[75-76]。(3)积累脯氨酸和渗透调节物质含量^[77]、维持植物基础稳态和细胞壁弹性。(4)增加抗氧化酶(SOD、CAT、APX)活性,激活抗氧化防御系统。(5)平衡植物激素(生长素、水杨酸、细胞分裂素和脱落酸)^[78-80]。干旱胁迫下对棉花幼苗和非洲菊幼苗接种印度梨形孢,可以保护其光系统,提高叶片保水能力,促进植物正常生长,诱导植株提高其抗旱性^[75,81]。印度梨形孢可以上调水稻脯氨酸合成相关基因 *P5CS* 的表达^[82]。接种印度梨形孢的柑橘幼苗在干旱胁迫下,通过提高根系中 CAT 的含量,积累 MDA,降低植株渗透势,保持柑橘幼苗体内水分^[83]。这与油菜作物的研究结果^[84]一致。印度梨形孢还参与水稻 miRNA 调节,显著上调 miR396 和 miR159 表达,分别通过 MYB 和 GRF 的精细调控使植物耐受干旱胁迫^[79,82]。

4 展望

国内外研究表明印度梨形孢具有解决土壤退化问题的能力。作为一项生物菌肥技术,利用微生物促进植物吸收矿质元素,将多余重金属固定在菌丝,将有利于减少化肥和农药的使用,减弱农业系统对化学制剂的依赖。在有益微生物的应用中,考

虑到环保和应用经济性,印度梨形孢可以离体培养使其更具有可商业化生产的优势,但要实现在农业生产的普遍应用,还应考虑以下问题。

(1)加强与宿主植物根系识别机制的研究。印度梨形孢可以与大多数植物共生,使其成为研究的热点。但如何相互识别并形成互惠共生关系的作用机制仍需进一步研究,尤其对印度梨形孢分泌效应蛋白的研究将有助于了解内生真菌与植物的互作机制,不仅可以提高生物菌肥技术的利用效率,而且能够为优良品种选育提供方向。

(2)加强对促进宿主矿质元素吸收过程的研究。印度梨形孢不仅可以促进植物的矿质养分吸收,还可以缓解非生物和生物胁迫。印度梨形孢对矿质养分的吸收作用与改善退化土壤质量的作用还需要进一步研究。尽管已有许多研究证实印度梨形孢在盐碱土壤、重金属土壤以及干旱土壤中对植物具有有利作用,但是其作用机制尚不明晰。

(3)对印度梨形孢的纯培养和田间应用需要进一步研究。对生物菌剂效果的验证,还需考虑在农业生产条件下的影响,如土著微生物、传统农艺措施(土壤灌溉、施肥、杀菌剂等)等对印度梨形孢的长效作用,这些是进一步大规模田间施用的重要依据。除此之外,联合应用纳米颗粒与其他土壤有益微生物对作物生长具有协同促进作用,但最终效果还需要进一步研究。

对印度梨形孢的研究越来越受到国内外科研工作者重视。统计 Web of Science 数据库中关于印度梨形孢的文献,发现其年发文量在 2022 年得到快速增长(109 篇),比 2021 年增加了 15.89%,表明印度梨形孢具有作为植物生长促进剂或生物肥料的巨大潜力。因此,加强以印度梨形孢的高效应用、培养物及其次生代谢产物为基础的理论及应用研究,积极开发菌种培养技术和多种微生物共生生物肥料,以使宿主植物更好地利用土壤养分,修复退化(或污染)的土壤和促进植物生长,最终达到提高耕地利用效率,改善农产品产量和质量的目标,对农业可持续发展具有积极意义。

参考文献:

- [1] Weiß M, Waller F, Zuccaro A, et al. Sebaciales – one thousand and one interactions with land plants [J]. New Phytologist, 2016, 211(1): 20–40.
- [2] Deshmukh S, Hükelhoven R, Schäfer P, et al. The root endophytic fungus *Piriformospora indica* requires host cell death for proliferation during mutualistic symbiosis with barley [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(49): 18450–18457.
- [3] Verma S, Varma A, Rexer K H, et al. *Piriformospora indica*, gen. et sp. nov., a new root – colonizing fungus [J]. Mycologia, 1998, 90(5): 896.
- [4] Singh A, Singh A, Kumari M, et al. Biotechnological importance of *Piriformospora indica* Verma et al – a novel symbiotic mycorrhiza – like fungus; an overview [J]. Indian Journal of Biotechnology, 2003, 2: 65–75.
- [5] Kumari R, Kishan H, Bhoon Y K, et al. Colonization of cruciferous plants by *Piriformospora indica* [J]. Current Science, 2003, 85(12): 1672–1674.
- [6] Bleichert O, Kost G, Hassel A, et al. First remarks on the symbiotic interaction between *Piriformospora indica* and terrestrial orchids [M]//Mycorrhiza. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1999: 683–688.
- [7] Rai M, Acharya D, Singh A, et al. Positive growth responses of the medicinal plants *Spilanthes calva* and *Withania somnifera* to inoculation by *Piriformospora indica* in a field trial [J]. Mycorrhiza, 2001, 11(3): 123–128.
- [8] Peškan – Berghöfer T, Shahollari B, Giong P H, et al. Association of *Piriformospora indica* with *Arabidopsis thaliana* roots represents a novel system to study beneficial plant – microbe interactions and involves early plant protein modifications in the endoplasmic reticulum and at the plasma membrane [J]. Physiologia Plantarum, 2004, 122(4): 465–477.
- [9] Baltruschat H, Fodor J, Harrach B D, et al. Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants [J]. New Phytologist, 2008, 180(2): 501–510.
- [10] Tyagi J, Mishra A, Kumari S, et al. Deploying a microbial consortium of *Serendipita indica*, *Rhizophagus intraradices*, and *Azotobacter chroococcum* to boost drought tolerance in maize [J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 206: 105142.
- [11] Shrivastava N, Jiang L, Li P, et al. Proteomic approach to understand the molecular physiology of symbiotic interaction between *Piriformospora indica* and *Brassica napus* [J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 5773.
- [12] Gill S S, Gill R, Trivedi D K, et al. *Piriformospora indica*: potential and significance in plant stress tolerance [J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 332.
- [13] Li L, Feng Y, Qi F Y, et al. Research progress of *Piriformospora indica* in improving plant growth and stress resistance to plant [J]. Journal of Fungi, 2023, 9(10): 965.
- [14] Varma A, Bakshi M, Lou B G, et al. *Piriformospora indica*: a novel plant growth – promoting mycorrhizal fungus [J]. Agricultural Research, 2012, 1(2): 117–131.
- [15] Kodama K, Rich M K, Yoda A, et al. An ancestral function of strigolactones as symbiotic rhizosphere signals [J]. Nature Communications, 2022, 13(1): 3974.

- [16] Shahollari B, Vadassery J, Varma A, et al. A leucine – rich repeat protein is required for growth promotion and enhanced seed production mediated by the endophytic fungus *Piriformospora indica* in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Journal, 2007, 50(1): 1 – 13.
- [17] Nivedita, Verma P K, Upadhyaya K C. Lectin protein kinase is induced in plant roots in response to the endophytic fungus, *Piriformospora indica* [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2017, 35(3): 323 – 332.
- [18] Newman M A, Sundelin T, Nielsen J T, et al. MAMP (microbe – associated molecular pattern) triggered immunity in plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 139.
- [19] Liu T T, Liu Z X, Song C J, et al. Chitin – induced dimerization activates a plant immune receptor [J]. Science, 2012, 336(6085): 1160 – 1164.
- [20] Mishra D, Kumar A, Tripathi S, et al. Endophytic fungi as biostimulants [M] // Gupta S, van Staden J. Biostimulants for crops from seed germination to plant development. New York: Academic Press, 2021: 365 – 391.
- [21] Unnikumar K R, Sree K S, Varma A. *Piriformospora indica*: a versatile root endophytic symbiont [J]. Symbiosis, 2013, 60(3): 107 – 113.
- [22] Zuccaro A, Lahrmann U, Güldener U, et al. Endophytic life strategies decoded by genome and transcriptome analyses of the mutualistic root symbiont *Piriformospora indica* [J]. PLoS Pathogens, 2011, 7(10): e1002290.
- [23] Rafiqi M, Jelonek L, Akum N F, et al. Effector candidates in the secretome of *Piriformospora indica*, a ubiquitous plant – associated fungus [J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 228.
- [24] Tanaka S, Kahmann R. Cell wall – associated effectors of plant – colonizing fungi [J]. Mycologia, 2021, 113(2): 247 – 260.
- [25] Hashem A, Abd Allah E F, Alqarawi A A, et al. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and endophytic bacteria enhances plant growth of *Acacia gerrardii* under salt stress [J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 1089.
- [26] Akum N F, Steinbrenner J, Biedenkopf D, et al. The *Piriformospora indica* effector PIIN08944 promotes the mutualistic Sebacinalean symbiosis [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 906.
- [27] Hilbert M, Nostadt R, Zuccaro A. Exogenous auxin affects the oxidative burst in barley roots colonized by *Piriformospora indica* [J]. Plant Signaling & Behavior, 2013, 8(4): e23572.
- [28] Schäfer P, Pfiffi S, Voll L M, et al. Manipulation of plant innate immunity and gibberellin as factor of compatibility in the mutualistic association of barley roots with *Piriformospora indica* [J]. Plant Journal, 2009, 59(3): 461 – 474.
- [29] Roylawar P, Khandagale K, Randive P, et al. *Piriformospora indica* primes onion response against *Stemphylium* leaf blight disease [J]. Pathogens, 2021, 10(9): 1085.
- [30] Khatabi B, Molitor A, Lindermayr C, et al. Ethylene supports colonization of plant roots by the mutualistic fungus *Piriformospora indica* [J]. PLoS One, 2012, 7(4): e35502.
- [31] Xu L, Wu C, Oelmüller R, et al. 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.
- [32] Liu H C, Senthilkumar R, Ma G Y, et al. *Piriformospora indica* – induced phytohormone changes and root colonization strategies are highly host – specific [J]. Plant Signaling & Behavior, 2019, 14(9): 1632688.
- [33] Jacobs S, Zechmann B, Molitor A, et al. 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.
- [34] Yu X, Xu G Y, Li B, et al. The receptor kinases BAK1/SERK4 regulate Ca^{2+} channel – mediated cellular homeostasis for cell death containment [J]. Current Biology, 2019, 29(22): 3778 – 3790.
- [35] Jogawat A, Meena M K, Kundu A, et al. Calcium channel CNGC19 mediates basal defense signaling to regulate colonization by *Piriformospora indica* in *Arabidopsis* roots [J]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(9): 2752 – 2768.
- [36] Glazebrook J. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens [J]. Annual Review of Phytopathology, 2005, 43: 205 – 227.
- [37] Opitz M W, Daneshkhah R, Lorenz C, et al. Serendipita indica changes host sugar and defense status in *Arabidopsis thaliana*: cooperation or exploitation? [J]. Planta, 2021, 253(3): 74.
- [38] Rani M, Raj S, Dayaman V, et al. Functional characterization of a hexose transporter from root endophyte *Piriformospora indica* [J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 1083.
- [39] Bezruczyk M, Yang J, Eom J S, et al. Sugar flux and signaling in plant – microbe interactions [J]. Plant Journal, 2018, 93(4): 675 – 685.
- [40] Ruiz Herrera L F, Shane M W, López – Bucio J. Nutritional regulation of root development [J]. Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology, 2015, 4: 431 – 443.
- [41] Raghothama K G. Phosphate acquisition [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 665 – 693.
- [42] Sherameti I, Shahollari B, Venus Y, et al. 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.
- [43] Ghorbani A, Tafteh M, Roudbari N, et al. *Piriformospora indica* augments arsenic tolerance in rice (*Oryza sativa*) by immobilizing arsenic in roots and improving iron translocation to shoots [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2021, 209: 111793.
- [44] Yang L, Zou Y N, Tian Z H, et al. Effects of beneficial endophytic fungal inoculants on plant growth and nutrient absorption of trifoliate orange seedlings [J]. Scientia Horticulturae, 2021, 277: 109815.
- [45] Bakshi M, Sherameti I, Meichsner D, et al. *Piriformospora indica* reprograms gene expression in *Arabidopsis* phosphate metabolism mutants but does not compensate for phosphate limitation [J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 1262.

- [46] Prasad D, Verma N, Bakshi M, et al. Functional characterization of a magnesium transporter of root endophytic fungus *Piriformospora indica* [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 9:3231.
- [47] Narayan O P, Verma N, Jogawat A, et al. Sulfur transfer from the endophytic fungus *Serendipita indica* improves maize growth and requires the sulfate transporter SiSulT [J]. *The Plant Cell*, 2021, 33 (4):1268–1285.
- [48] Kundu A, Vadassery J. Molecular mechanisms of *Piriformospora indica* mediated growth promotion in plants [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2022, 17(1):2096785.
- [49] Kost G, Rexer K H. Morphology and ultrastructure of *Piriformospora indica* [M]//Varma A, Kost G, Oelmüller R, et al. *Piriformospora indica*. *Soil biology*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2013:25–36.
- [50] Tisserant B, Gianinazzi – Pearson V, Gianinazzi S, et al. In planta histochemical staining of fungal alkaline phosphatase activity for analysis of efficient arbuscular mycorrhizal infections [J]. *Mycological Research*, 1993, 97(2):245–250.
- [51] Varma A, Singh A, Sudha, et al. *Piriformospora indica*: an axenically culturable mycorrhiza – like endosymbiotic fungus [M]// *Fungal associations*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001:125–150.
- [52] Nautiyal C S, Chauhan P S, DasGupta S M, et al. Tripartite interactions among *Paenibacillus lentimorbus* NRRL B – 30488, *Piriformospora indica* DSM 11827, and *Cicer arietinum* L. [J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2010, 26(8):1393–1399.
- [53] Bagde U S, Prasad R, Varma A. Influence of culture filtrate of *Piriformospora indica* on growth and yield of seed oil in *Helianthus annuus* [J]. *Symbiosis*, 2011, 53(2):83–88.
- [54] Siqueira J O, Safir G R, Nair M G. Stimulation of vesicular – arbuscular mycorrhiza formation and growth of white clover by flavonoid compounds [J]. *New Phytologist*, 1991, 118(1):87–93.
- [55] Rabiey M, Ullah I, Shaw L J, et al. Potential ecological effects of *Piriformospora indica*, a possible biocontrol agent, in UK agricultural systems [J]. *Biological Control*, 2017, 104:1–9.
- [56] Jeffries P, Gianinazzi S, Perotto S, et al. The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, 37 (1):1–16.
- [57] Abdelaziz M E, Abdelsattar M, Abdeldaym E A, et al. *Piriformospora indica* alters Na^+/K^+ homeostasis, antioxidant enzymes and *LeNHX1* expression of greenhouse tomato grown under salt stress [J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 256:108532.
- [58] Ghorbani A, Omran V O G, Razavi S M, et al. *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.
- [59] 惠非琼, 彭兵, 楼兵干, 等. 印度梨形孢通过促进渗透调节物质的合成和诱导抗逆相关基因的表达提高烟草耐盐性 [J]. *农业生物技术学报*, 2014, 22(2):168–176.
- [60] 李亮, 武洪庆, 马朝阳, 等. 印度梨形孢促进蒺藜苜蓿生长及其提高耐盐性研究 [J]. *微生物学通报*, 2015, 42(8):1492–1500.
- [61] 高娅, 梁玉, 董智, 等. 盐胁迫下印度梨形孢对核桃幼苗生长的影响 [J]. *干旱区资源与环境*, 2019, 33(8):194–198.
- [62] Sabeem M, Abdul Aziz M, Mullath S K, et al. Enhancing growth and salinity stress tolerance of date palm using *Piriformospora indica* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:1037273.
- [63] Morkunas I, Woźniak A, Mai V C, et al. The role of heavy metals in plant response to biotic stress [J]. *Molecules*, 2018, 23(9):2320.
- [64] Hayat A, Anas M, Shaheen Z, et al. Comparative morpho – physiological traits, antioxidant defense and nutritional profiling under Cd stress of japonica – indica elite rice (*Oryza sativa* L.) cultivars [J]. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 2024, 27 (2):175–186.
- [65] Wang X, Fang L C, Beiyuan J Z, et al. Improvement of alfalfa resistance against Cd stress through rhizobia and arbuscular mycorrhiza fungi co – inoculation in Cd – contaminated soil [J]. *Environmental Pollution*, 2021, 277:116758.
- [66] Sagonda T, Adil M F, Sehar S, et al. Physio – ultrastructural footprints and iTRAQ – based proteomic approach unravel the role of *Piriformospora indica* – colonization in counteracting cadmium toxicity in rice [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 220:112390.
- [67] 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.
- [68] Tabande L, Sepehri M, Yasrebi J, et al. A comparison between the function of *Serendipita indica* and *Sinorhizobium meliloti* in modulating the toxicity of zinc oxide nanoparticles in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2022, 29(6):8790–8803.
- [69] Lu C N, Zhang L X, Tang Z, et al. Producing cadmium – free Indica rice by overexpressing *OsHMA3* [J]. *Environment International*, 2019, 126:619–626.
- [70] 主朋月, 韩冰, 王晓阳, 等. 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.
- [71] 先露露, 董智, 李红丽, 等. 印度梨形孢对高丹草生长及 Cd 吸收与积累的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2022, 41(8):1689–1697.
- [72] Sun C, Johnson J M, Cai D G, et al. *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.
- [73] Tsai H J, Shao K H, Chan M T, et al. *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.
- [74] Hosseini F, Mosaddeghi M R, Dexter A R. Effect of the fungus *Piriformospora indica* on physiological characteristics and root morphology of wheat under combined drought and mechanical