

印度梨形孢与植物互作的研究进展

卓广文¹, 曾梓芸¹, 刘骐宁¹, 吴嘉宝², 陈婷欣¹, 钟春梅^{1*}

¹华南农业大学生物质工程研究院, 广东 广州

²华南农业大学植物保护学院, 广东 广州

收稿日期: 2025年4月30日; 录用日期: 2025年6月24日; 发布日期: 2025年7月2日

摘要

印度梨形孢(*Piriformospora indica*)是一种兼性共生与兼性致病真菌, 具梨形厚垣孢子、可独立培养及丰富效应子分泌等独特生物学特性。本文综述其生物学特征、定殖与共生建立、双向信号识别及分子调控, 重点解析通过根系重塑、激素调节和抗氧化系统提升植物生长抗逆的机制, 评述其作为生物肥料与根际微生态调控剂的应用进展, 并探讨定殖稳定性、代谢产物波动和生态安全等问题, 为其在可持续农业与生态修复中的推广提供理论与技术参考。

关键词

印度梨形孢, 植物与微生物互作, 促生机制, 共生关系, 植物免疫

Research Advances in the Interaction between *Piriformospora indica* and Plants

Guangwen Zhuo¹, Ziyun Zeng¹, Qining Liu¹, Jiabao Wu², Tingxin Chen¹, Chunmei Zhong^{1*}

¹Institute of Biomass Engineering, South China Agricultural University, Guangzhou Guangdong

²College of Plant Protection, South China Agricultural University, Guangzhou Guangdong

Received: Apr. 30th, 2025; accepted: Jun. 24th, 2025; published: Jul. 2nd, 2025

Abstract

Piriformospora indica is a facultative symbiotic and opportunistic pathogenic fungus distinguished by its thick-walled pear-shaped spores, axenic culturability, and extensive effector secretion profile. This review summarizes its biological characteristics, colonization and symbiosis establishment processes, and bidirectional signal recognition and molecular regulation, with particular emphasis on mechanisms by which root architecture remodeling, hormone modulation, and antioxidant

*通讯作者。

文章引用: 卓广文, 曾梓芸, 刘骐宁, 吴嘉宝, 陈婷欣, 钟春梅. 印度梨形孢与植物互作的研究进展[J]. 自然科学, 2025, 13(4): 723-731. DOI: 10.12677/ojns.2025.134076

systems enhance plant growth and stress tolerance. We also evaluate its application as a biofertilizer and rhizosphere microbiome modulator, and discuss challenges such as colonization stability, metabolite variability, and ecological safety, providing a theoretical and technical framework for its deployment in sustainable agriculture and ecological remediation.

Keywords

Piriformospora indica, Plant Interaction, Growth-Promoting Mechanism, Symbiotic Relationship, Plant Immunity

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.
This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).
<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



1. 前言

印度梨形孢(*Piriformospora indica*)最早由印度科学家 Verma 等人从印度拉贾斯坦邦沙漠植物根部分离得到。因其厚垣孢子呈梨形，故得此名。该真菌寄主范围广，涵盖了单子叶植物和双子叶植物，大约有 150 种植物根部被检测到能被印度梨形孢侵染(表 1)。其与宿主植物的互作机制表现为多方面的促进作用，主要包括通过增强植株抗氧化能力、调节激素信号、维持渗透压平衡、减缓光合色素降解以及调控基因表达等途径，显著改善植物的生长发育与抗逆性。鉴于其显著的促生效应和易于人工培养的特性，*P. indica* 被视为一种具有广泛应用前景的微生物肥料。凭借独特的共生特性与多功能性，*P. indica* 已成为植物 - 微生物互作研究中的重要模型生物。随着相关研究的不断深入，该真菌在农业生产、生态修复等领域展现出广阔的应用前景，预计将成为保障粮食安全与推动可持续农业发展的关键因子。

Table 1. Representative host plants of *Piriformospora indica*
表 1. 印度梨形孢宿主代表植物

	科	属	代表植物
单子叶植物	禾本科	大麦属	大麦(<i>Hordeum vulgare</i> L.) [1]
		玉蜀黍属	玉米(<i>Zea mays</i> L.) [2]
		稻属	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.) [3]
	兰科	石斛属	铁皮石斛(<i>Dendrobium officinale</i> Kimura & Migo) [4]
双子叶植物	十字花科	拟南芥属	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i> L.) [5]
	豆科	落花生属	花生(<i>Arachis hypogaea</i> L.) [6]
	菊科	蒿属	青蒿(<i>Artemisia annua</i> L.) [7]
	木樨科	木樨属	桂花(<i>Osmanthus fragrans</i> Lour.) [8]
	茄科	茄属	番茄(<i>Solanum lycopersicum</i> L.) [9]
	伞形科	茴香属	茴香(<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.) [10]
	马鞭草科	马缨丹属	马缨丹(<i>Lantana camara</i> L.) [11]
	葫芦科	黄瓜属	甜瓜(<i>Cucumis melo</i> L.) [12]
	杜鹃科	杜鹃属	锦绣杜鹃(<i>Rhododendron × pulchrum</i> Sweet) [13]
	蔷薇科	苹果属	垂丝海棠(<i>Malus halliana</i> Koehne) [14]

2. 印度梨形孢的生物学特性

P. indica 隶属于担子菌门(Basidiomycota)层菌纲(Hymenomycetes)蜡壳耳目(Sebacinales)梨形孢属(*Piriformospora*) [15] [16]。该真菌产生单生或成簇的梨形厚垣孢子, 细胞质富含颗粒状物质。厚垣孢子具有双层膜结构, 外壁淡黄色、质地光滑, 长 16~25 μm 、宽 10~17 μm ; 萌发初期孢子壁厚度约 0.7 μm , 成熟后可达 1.5 μm , 内部含有 8~25 个细胞核[17]-[19], 孢子萌发后形成幼嫩菌丝, 菌丝呈白色近透明, 直径 0.7~3.5 μm , 生长迅速, 不同来源的菌丝可在短时间内相互融合, 形成密集的菌丝网络。在与植物的互作过程中, *P. indica* 主要定殖于宿主植物根系的表皮细胞或细胞间隙, 形成致密的菌丝丛, 但通常不会穿透进入中柱组织[15]。其功能上与丛枝菌根真菌(*Arbuscular mycorrhizal fungi*, AMF)存在相似性: 均能与植物根系共生, 促进矿质养分吸收并增强植物抗逆能力[20] [21]。然而二者在生物学特性上区别显著: *P. indica* 属于非活体营养型真菌, 能够在常规人工培养基上独立生长并完成生活史[22]; 而 AMF 则为专性活体营养型, 必须依附活体植物根系才能存活, 无法在一般培养基上培养[23]。

3. 印度梨形孢与植物互作的分子机制

3.1. 菌根定殖与共生建立过程

在定殖初期, *P. indica* 厚垣孢子萌发后伸出两股分枝芽管, 诱导形成附着胞(Appressorium), 并与宿主根表紧密贴合; 随后附着胞分化出侵入钉(Penetration Peg), 穿透表皮和皮层细胞壁, 完成初次定殖[24]。为助力侵入, *P. indica* 可分泌果胶酶、纤维素酶和半纤维素酶, 降解宿主细胞壁的果胶、纤维素和半纤维素成分, 软化细胞壁以利于芽管深入。随后, *P. indica* 通过诱导宿主程序性细胞死亡, 在根的伸长区和分化区调控局部细胞命运, 促进菌丝定殖于细胞间隙及细胞内, 但避免侵入分生组织[25] (图 1)。随着共生关系的建立, 菌丝在宿主根部形成致密的菌根结构, 共生稳定后, 部分菌丝开始降解, 维持与宿主的动态平衡, 避免过度侵染引发植株胁迫[26]。

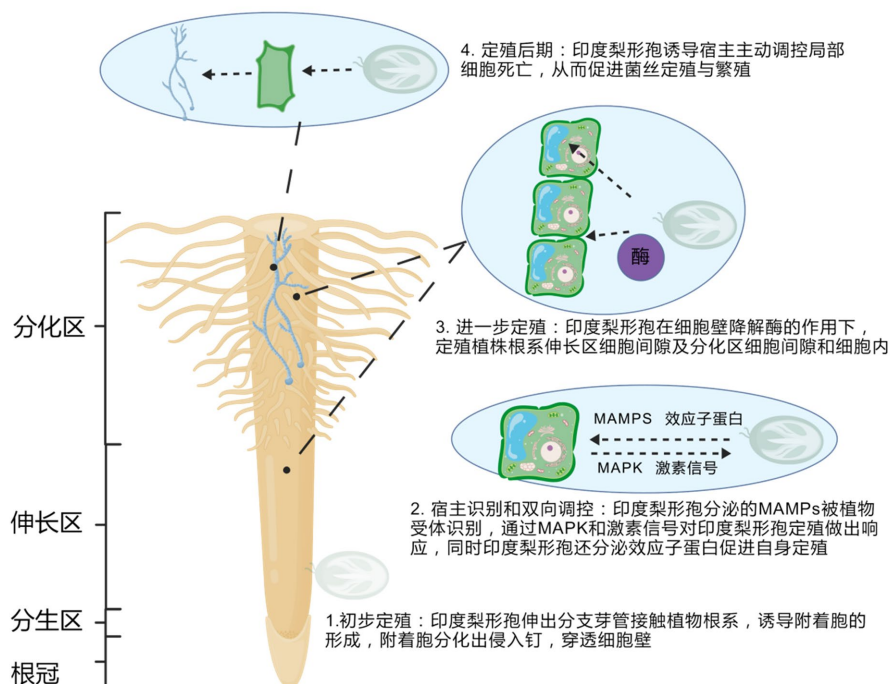


Figure 1. Schematic diagram of the colonization process of *Piriformospora indica* in plant roots
图 1. 印度梨形孢定殖植物根部过程示意图

3.2. 印度梨形孢与宿主的信号识别和双向调控

(1) 宿主识别

P. indica 通过分泌微生物相关分子模式(Microbe-Associated Molecular Patterns, MAMPs)与宿主植物初步接触。其细胞壁组分几丁质可被植物表面的 LysM 型受体激酶(如 CERK1)特异性识别, 继而激活丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联反应, 诱导活性氧(ROS)爆发及防御基因表达[27]。同时, *P. indica* 分泌的果胶酶、纤维素酶和半纤维素酶等细胞壁降解酶(CWDEs)一方面破坏宿主细胞壁的物理屏障, 从而促进侵入; 另一方面, 酶解产生的纤维寡糖等细胞壁碎片作为损伤相关分子模式(Damage-Associated Molecular Patterns, DAMPs), 可被植物细胞表面受体识别, 再次激活防御信号[28]。为了维持平衡、顺利定殖, *P. indica* 会动态调整 CWDEs 的分泌量与活性, 避免过度激活宿主免疫[29] [30]。

(2) 信号通路激活

宿主识别 MAMPs 后, MAPK 级联反应迅速响应: MAPKKKs-MAPKKs-MAPKs 依次磷酸化下游转录因子, 调控防御基因及抗氧化酶的表达, 以限制初期侵染[30], 除 MAPK 途径外, 植物激素网络亦深度参与: 水杨酸(Salicylic Acid, SA)依赖的系统获得性抗性(Systemic Acquired Resistance, SAR)与茉莉酸(Jasmonic Acid, JA)/乙烯(Ethylene, ET)介导的诱导性系统抗性(Induced Systemic Resistance, ISR)相互交织[31], *P. indica* 可通过分泌效应子蛋白(Secreted Effector Proteins), 干扰 JA 信号(抑制 COI1/JAZ 模块)、激活 ABA 信号通路, 并直接干扰转录因子和膜转运蛋白, 阻断防御基因的转录与免疫酶活性, 从而自身定殖创造有利条件[32] [33]

(3) 共生与致病双向调控机制

在不同环境和生理条件下, *P. indica* 与宿主的互作可在“互利共生”和“兼性致病”间切换。当 SA 水平升高, SAR 通路占优时, 植株对 *P. indica* 的侵入呈抑制态势, 菌丝定殖受限; 反之, JA/ET 信号占主导并配合适度 ABA, 共生互作得以维持[7] [34]。两者之间的拮抗与协同依赖于 NPR1 蛋白核心调控因子介导, 同时依赖环境信号(微生物群落结构、病原胁迫强度等)的输入[35], 最新研究显示, *P. indica* 能通过调控宿主小 RNA (如 miRNA、siRNA)的表达增强抗病性[34]。此种多层次、双向调控使 *P. indica* 能根据微环境与宿主状态灵活调节互作模式。

4. 印度梨形孢对植物生长与抗逆性的调控作用

4.1. 促进植物生长

(1) 通过改善根系结构、提高营养吸收和资源利用效率促进植物生长

P. indica 作为一种内生真菌, 与植株根部形成菌根共生体, 显著促进植物生长发育。尽管在定殖初期, 宿主植物的生长可能会暂时受到抑制, 这一现象可能与 SA 依赖的防御激活及蔗糖代谢的降低有关。但在接种后期, *P. indica* 能够显著促进植株生长[36]。研究表明, *P. indica* 能够通过增加根系分支和根毛数量, 扩大根系表面积和体积, 从而增强植物根系对土壤养分的探索能力[37]。例如, 在花生上, *P. indica* 定殖后, 能够显著提升花生幼苗叶片叶绿素 SPAD 值和净光合速率, 降低蒸腾速率, 增加花生幼苗和成熟期植株的地上和地下生物量, 显著增强根系活力, 同时提高过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)活性, 降低丙二醛(MDA)含量, 最终提高花生产量[6]。在樱桃番茄(*Lycopersicon esculentum*)中, *P. indica* 促进了果实中可溶性蛋白和维生素 C 的含量, 提升果实营养品质, 还增强了过氧化物酶(POD)和多酚氧化酶(PPO)的活性, 降低果实采摘后的自然腐烂率、黑斑病和灰霉病的发病率, 并减缓了果实软化和衰老进程, 从而延长果实储存期限[38]。在鸭嘴花(*Adhatoda vasica*)中, *P. indica* 能增强根系对磷、氮及微量元素(铁和锌)的吸收, 激活 *PTs* 和 *AMTs* 等转运基因, 促进生长素(IAA)和细胞分裂素(CK)的积累, 进一步促进植

株生长[39]。这些研究表明, *P. indica* 具有显著的促生作用, 能够显著改善植物的营养吸收和生长表现。

(2) 与植物激素互作的调控机制

P. indica 定殖植物根部后, 能诱导植物中与腐胺生物合成相关的基因(如 *SIADC1*)表达, 这一过程通过精氨酸脱羧酶(ADC)介导的途径调控, 腐胺的积累可促进植物生长素(Indole-3-Acetic Acid, IAA)和赤霉素(GA₃)的水平, 从而促进植物生长[40]。此外, *P. indica* 也会显著影响植物内源生长素水平, 例如在水稻中, 生长素合成相关基因(如 *OsIAA13* 和 *YUCCA*)表达上调, 而负调控基因 *NRR* 表达下调, 导致生长素积累增加[41]。*P. indica* 可能通过调控长链非编码 RNA (lncRNA)来影响 GA₃ 的合成, 从而调节植物与真菌的互作[42]。此外, *P. indica* 还能调控极性运输基因的表达, 促使生长素向植物地上部分的运输, 这可能是植株通过抑制根部生长素积累来限制真菌的过度繁殖, 同时促进侧根发育, 增强营养吸收的原因[43]。

4.2. 抗逆性研究

(1) 印度梨形孢在干旱、盐碱、重金属等非生物胁迫下的作用机制

P. indica 在增强植物应对非生物胁迫方面具有显著效果。研究表明, 在面对干旱胁迫, *P. indica* 可通过多种机制提高植物抗旱性。例如, *P. indica* 能提高 PS II最大光化学效率(Fv/Fm)和光化学淬灭系数(qP), 增强叶片保水能力, 从而缓解光抑制与叶绿素降解, 保护光系统反应中心[44]; 此外, *P. indica* 通过促进甜菜碱、脯氨酸(Pro)和可溶性糖的积累, 帮助维持细胞渗透平衡[8]; 其还可提高植物体内抗氧化酶活性, 降低过氧化氢(H₂O₂)和超氧阴离子(O₂⁻)水平, 减少丙二醛(MDA)含量, 减轻氧化损伤[45]。同时, *P. indica* 也能促进脱落酸(ABA)含量的增加, 刺激根系生长, 进一步增强植物耐旱性[46]。在重金属胁迫下, *P. indica* 可通过调节与重金属转运相关基因的表达, 降低重金属在植物体内的转移系数, 减少植物地上部分和根部重金属的积累量, 从而减轻毒害作用。其定殖可促进可溶性蛋白、可溶性糖及脯氨酸积累, 增强细胞的渗透调节能力; 同时提升抗氧化酶活性、降低丙二醛(MDA)含量, 增强根系活力, 提高植物整体的抗重金属胁迫的能力[47][48]。在盐碱胁迫下, *P. indica* 可通过显著增加植物组织中的脯氨酸和可溶性蛋白含量, 维持细胞的渗透调节平衡, 并有效降低叶片相对电导率, 从而减少膜系统损伤[49][50]。在水稻中, *P. indica* 可提高植株 CAT、APX、POD 等抗氧化酶活性, 上调相关抗氧化基因(如 *OsCAT*、*OsAPX2*、*OsSOD*)表达, 加速活性氧清除, 降低 H₂O₂ 和 MDA 积累, 缓解叶片氧化伤害和叶绿素降解, 维持光合系统功能[51]。综上所述, *P. indica* 通过调控渗透调节物质、离子平衡、激素水平及抗氧化系统, 在多种非生物胁迫下均可显著增强植物的耐逆能力。

(2) 对植物抗病性及系统性抗性的诱导作用

植物在遭受病原微生物(如真菌、细菌、病毒)或害虫侵害时, 其生长发育常受到严重影响, 甚至死亡。研究表明, *P. indica* 可通过多种机制诱导植物系统性抗病反应, 提升抗病性。在烟草(*Nicotiana tabacum*)中, *P. indica* 定殖后能显著抑制立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)的侵染, 其机制可能与提高 CAT、POD、超 SOD 和苯丙氨酸解氨酶(PAL)等防御相关酶活性, 促进脯氨酸(Pro)合成与叶绿素积累有关, 从而增强植物的整体抗病能力[52]。在小麦(*Triticum aestivum*)中, *P. indica* 可诱导防御相关基因(如 PR-1、PR-2、PR-5)表达, 激活植株防御机制, 有效抵御纹枯病菌(*Rhizoctonia cerealis*)与禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)的侵染[53]。在水稻中, *P. indica* 可促进 JA 和 SA 的积累, 增强 POD 和多酚氧化酶(PPO)活性, 上调防御相关基因的表达, 调节叶片营养组成, 进而减少褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)的取食偏好与危害程度[54]。此外, *P. indica* 还表现出抗病毒潜力。在香蕉(*Nilaparvata lugens*)中, 其定殖能抑制香蕉苞片花叶病毒(*Banana bract mosaic virus*)的复制, 调节叶绿素和类胡萝卜素代谢, 有效缓解病毒病的症状[55]。综上所述, *P. indica* 可以通过激活植物的抗氧化系统、诱导防御信号通路、增强酶活性及调节营养代谢等多种方式, 显著提高植物的抗病能力。

5. 印度梨形孢的应用前景

5.1. 生物农业应用

(1) 印度梨形孢作为生物肥料的研究进展

P. indica 作为一种内生真菌,具有良好的促生性能和环境适应性,近年来被广泛研究用于开发新型生物肥料。将 *P. indica* 与秸秆混合制备微生物肥料,能够显著提高水稻幼苗的叶绿素含量和生物量,表现出良好的促生作用[56]。此外, *P. indica* 能显著影响植物代谢物谱的组成,改变植株体内氨基酸和可溶性糖的含量,诱导相关转运蛋白基因的表达,从而为植物提供更丰富的还原态氮代谢产物,提升植物对氮素限制条件的适应能力[57]。与腐殖酸联合施用, *P. indica* 可显著降低番茄地上部分和根的铜积累量,增强抗氧化能力,并调控金属离子转运相关基因如 *Nramp1*、*Nramp3*、*HMA2* 和 *HMA4* 的表达,从而减轻金属毒害并提升果实的营养品质[58]。值得注意的是,有研究表明土壤是否灭菌对 *P. indica* 的定殖能力和促生效果影响不大[59],说明其作用效果在多种土壤背景中均具有较强稳定性。因此, *P. indica* 作为微生物肥料在大田作物领域的推广应用具有广阔的前景。

(2) 种植体系中微生态平衡调控的综合利用

除直接促生作用外, *P. indica* 还可通过调节根际微生物群落,维持农业生态系统的微生态平衡。在中度干旱胁迫下, *P. indica* 定殖水稻根鞘后可显著提高芽孢杆菌属(*Bacillus*)的相对丰度,而这一类细菌常具有促生、抗病等功能;与此同时,可抑制具有潜在拮抗作用的镰刀菌属(*Fusarium*)相对丰度的上升,有助于构建健康的根际微生物群落[60]。在香蕉中, *P. indica* 定殖可显著改变根系微生物群落结构,改变变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)和厚壁菌门(Firmicutes)等优势菌门的组成,同时影响葡萄球菌属(*Staphylococcus*)、链霉菌属(*Streptomyces*)和根瘤菌属(*Rhizobium*)等优势菌属的相对丰度,从而改善土壤微生态环境[61]。此外, *P. indica* 可通过分泌生长素等信号物质,促进根际微生物群落的活动,增强土壤有机质分解和养分释放,从生态层面进一步促进植物健康生长[62]。这些作用机制使其在可持续农业中具有重要的调控价值。

5.2. 面临的问题与挑战

尽管 *P. indica* 能在多种植物根系中定殖并发挥促进生长的作用,其实际应用仍面临以下主要挑战:

(1) 定殖稳定性与活性物质波动。*P. indica* 的定殖过程依赖于真菌-宿主识别机制及宿主细胞程序性死亡的协调,不同植物种属在受体表达、免疫阈值及细胞壁组成等方面存在差异,可能导致定殖效率及共生效果不一致。此外, *P. indica* 产生的多种次级代谢产物的合成受温度、pH 值等环境因素影响较大,其产量和活性易发生波动,进而影响其生物肥料或生物防治制剂的稳定性与效果[63]。(2) 生态安全与环境风险。*P. indica* 作为外源引入的微生物,大规模应用 *P. indica* 可能改变土壤原有微生物群落结构,影响本地菌落平衡。它还可能增强植物对重金属的吸收能力,若用于食用作物,存在将重金属积累并进入食物链的风险,须在推广前进行严格的生态风险评估与重金属迁移监测。

6. 展望

P. indica 作为植物共生真菌,其促生抗逆机制研究在多组学整合、CRISPR 编辑及单细胞/空间转录组技术的推动下有望取得突破。多组学解析真菌-宿主双向信号网络,单细胞技术精准捕捉根系定殖的时空动态;CRISPR 靶向效应子基因与合成生物学结合,加速代谢调控机制解析。未来核心方向包括:(1) 效应子与植物免疫受体(如 NLR)互作的结构生物学解析;(2) 多重胁迫下表观遗传调控与根际微生物组互作网络;(3) 纳米菌剂开发及作物适配性田间应用。通过构建“真菌-作物-微生物”协同体系, *P. indica* 将在减肥增效、抗逆育种及重金属修复等领域释放潜力,为绿色农业与生态治理提供关键生物技术支撑。

基金项目

广东省自然科学基金(2021A1515011315)。

参考文献

- [1] 郭楠楠, 李亮, 刘天策, 等. 印度梨形孢促进大麦根部生长过程中 circRNA 的调节机制[J]. 分子植物育种, 2022, 9(9): 1-24.
- [2] Singh, M., Sharma, J.G. and Giri, B. (2023) Microbial Inoculants Improve Growth in *Zea mays* L. under Drought Stress by Up-Regulating Antioxidant, Mineral Acquisition, and Ultrastructure Modulations. *Symbiosis*, **91**, 55-77. <https://doi.org/10.1007/s13199-023-00945-5>
- [3] Mohan, S.L., Beena, R. and Joy, M. (2024) An Improvement in Water Stress Tolerance in Rice by Altering Morpho-Physiological and Biochemical Mechanisms Using Root Colonizing Endophyte *Piriformospora indica*. *Vegetos*, **38**, 341-352. <https://doi.org/10.1007/s42535-024-00832-4>
- [4] 许凤来, 朱志炎, 何勇, 等. 印度梨形孢对铁皮石斛种子萌发和原球茎生长的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(1): 59-66.
- [5] Strehmel, N., Mönchgesang, S., Herklotz, S., Krüger, S., Ziegler, J. and Scheel, D. (2016) *Piriformospora indica* Stimulates Root Metabolism of Arabidopsis Thaliana. *International Journal of Molecular Sciences*, **17**, Article 1091. <https://doi.org/10.3390/ijms17071091>
- [6] 高洁, 田培聪, 党悦嘉, 等. 印度梨形孢-花生共生体系建立及对花生的促生作用[J]. 中国油料作物学报, 2024, 46(2): 385-393.
- [7] Syed Ab Rahman, S.F., Singh, E., Pieterse, C.M.J. and Schenk, P.M. (2018) Emerging Microbial Biocontrol Strategies for Plant Pathogens. *Plant Science*, **267**, 102-111. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.11.012>
- [8] 母洪娜, 王伟, 樊蕾, 等. 印度梨形孢对干旱胁迫下桂花生长及抗旱性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2023, 47(2): 101-106.
- [9] Mahmoodi, N., Movahedi, Z. and Ghabooli, M. (2023) Impact of *Piriformospora indica* on Various Characteristics of Tomatoes during Nickel Nitrate Stress under Aeroponic and Greenhouse Conditions. *Frontiers in Microbiology*, **13**, Article 1091036. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1091036>
- [10] Dolatabadi, H.K., Goltapeh, E.M., Jaimand, K., Rohani, N. and Varma, A. (2011) Effects of *Piriformospora indica* and *Sebacina vermifera* on Growth and Yield of Essential Oil in Fennel (*Foeniculum vulgare*) under Greenhouse Conditions. *Journal of Basic Microbiology*, **51**, 33-39. <https://doi.org/10.1002/jobm.201000214>
- [11] Kumar, P., Chaturvedi, R., Sundar, D. and Bisaria, V.S. (2015) *Piriformospora indica* Enhances the Production of Pentacyclic Triterpenoids in *Lantana camara* L. Suspension Cultures. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, **125**, 23-29. <https://doi.org/10.1007/s11240-015-0924-y>
- [12] Hassani, D., Khalid, M., Huang, D., et al. (2019) Morphophysiological and Molecular Evidence Supporting the Augmentative Role of *Piriformospora indica* in Mitigation of Salinity in *Cucumis melo* L. *Acta Biochimica et Biophysica Sinica*, **51**, 301-312. <https://doi.org/10.1093/abbs/gmz007>
- [13] 樊玥, 罗培润, 王威, 等. 印度梨形孢与杜鹃共生体系建立及提高抗旱性效应[J]. 林业科学, 2024, 60(1): 93-102.
- [14] 杨倩, 赵京. AM 真菌与印度梨形孢对干旱胁迫下垂丝海棠生长发育和水分利用的影响[J]. 中国果树, 2023(4): 42-48, 55.
- [15] Varma, A., Bakshi, M., Lou, B., Hartmann, A. and Oelmueller, R. (2012) *Piriformospora indica*: A Novel Plant Growth-Promoting Mycorrhizal Fungus. *Agricultural Research*, **1**, 117-131. <https://doi.org/10.1007/s40003-012-0019-5>
- [16] 楼兵干, 孙超, 蔡大广. 印度梨形孢的多种功能及其应用前景[J]. 植物保护学报, 2007, 34(6): 653-656.
- [17] Varma, A., Savita, V., et al. (1999) *Piriformospora indica*, a Cultivable Plant-Growth-Promoting Root Endophyte. *Applied and Environmental Microbiology*, **65**, 2741-2744. <https://doi.org/10.1128/AEM.65.6.2741-2744.1999>
- [18] 武明雅, 陈俊强, 马海林, 等. 印度梨形孢定殖策略和促生机制研究进展[J]. 中国农学通报, 2023, 39(3): 119-126.
- [19] Yang, L., Cao, J., Zou, Y., Wu, Q. and Kuča, K. (2020) *Piriformospora indica*: A Root Endophytic Fungus and Its Roles in Plants. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, **48**, 1-13. <https://doi.org/10.15835/nbha48111761>
- [20] 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.
- [21] 杨沐, 郭寰, 段国珍, 等. 丛枝菌根真菌在提高植物抗逆性与土壤改良中的作用与机制研究进展[J]. 中国粉体技术, 2024, 30(2): 164-172.

- [22] Hu, J., Li, J., Wang, H., Sun, M., Huang, C. and Wang, H. (2024) Analysis of Growth Dynamics in Five Different Media and Metabolic Phenotypic Characteristics of *Piriformospora indica*. *Frontiers in Microbiology*, **14**, Article 1301743. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1301743>
- [23] 李少杰, 肖清山, 宋福强, 等. 丛枝菌根(AM)真菌扩培技术研究进展[J]. 中国农学通报, 2022, 38(9): 115-122.
- [24] Jacobs, S., Kogel, K. and Schäfer, P. (2013) Root-Based Innate Immunity and Its Suppression by the Mutualistic Fungus *Piriformospora indica*. In: Varma, A., Kost, G. and Oelmüller, R., Eds., *Piriformospora indica*, Springer, 223-237. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33802-1_13
- [25] Deshmukh, S., Hükelhoven, R., Schäfer, P., Imani, J., Sharma, M., Weiss, M., *et al.* (2006) The Root Endophytic Fungus *Piriformospora indica* Requires Host Cell Death for Proliferation during Mutualistic Symbiosis with Barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 18450-18457. <https://doi.org/10.1073/pnas.0605697103>
- [26] 牛文倩. 印度梨形孢在大花蕙兰快速繁殖中的应用[D]: [硕士学位论文]. 广州: 华南农业大学, 2017.
- [27] Miya, A., Albert, P., Shinya, T., Desaki, Y., Ichimura, K., Shirasu, K., *et al.* (2007) CERK1, a LysM Receptor Kinase, Is Essential for Chitin Elicitor Signaling in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 19613-19618. <https://doi.org/10.1073/pnas.0705147104>
- [28] Lorrai, R. and Ferrari, S. (2021) Host Cell Wall Damage during Pathogen Infection: Mechanisms of Perception and Role in Plant-Pathogen Interactions. *Plants*, **10**, Article 399. <https://doi.org/10.3390/plants10020399>
- [29] Wan, J., He, M., Hou, Q., *et al.* (2021) Cell Wall Associated Immunity in Plants. *Stress Biology*, **1**, Article No. 3. <https://doi.org/10.1007/s44154-021-00003-4>
- [30] Swaminathan, S., Lionetti, V. and Zabolina, O.A. (2022) Plant Cell Wall Integrity Perturbations and Priming for Defense. *Plants*, **11**, Article 3539. <https://doi.org/10.3390/plants11243539>
- [31] Romero-Hernandez, G. and Martinez, M. (2022) Opposite Roles of MAPKKK17 and MAPKKK21 against *Tetranychus urticae* in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article 1038866. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1038866>
- [32] 谢伟, 郝志鹏, 张莘, 等. 丛枝菌根网络介导的植物间信号交流研究进展及展望[J]. 植物生态学报, 2022, 46(5): 493-515.
- [33] Leiva-Mora, M., Capdesuñer, Y., Villalobos-Olivera, A., Moya-Jiménez, R., Saa, L.R. and Martínez-Montero, M.E. (2024) Uncovering the Mechanisms: The Role of Biotrophic Fungi in Activating or Suppressing Plant Defense Responses. *Journal of Fungi*, **10**, Article 635. <https://doi.org/10.3390/jof10090635>
- [34] Yu, Y., Gui, Y., Li, Z., Jiang, C., Guo, J. and Niu, D. (2022) Induced Systemic Resistance for Improving Plant Immunity by Beneficial Microbes. *Plants*, **11**, Article 386. <https://doi.org/10.3390/plants11030386>
- [35] Pieterse, C.M.J., van Wees, S.C.M., van Pelt, J.A., Knoester, M., Laan, R., Gerrits, H., *et al.* (1998) A Novel Signaling Pathway Controlling Induced Systemic Resistance in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, **10**, 1571-1580. <https://doi.org/10.1105/tpc.10.9.1571>
- [36] Yan, C., Muhammad Rizwan, H., Liang, D., Reichelt, M., Mithöfer, A., Scholz, S.S., *et al.* (2021) The Effect of the Root-Colonizing *Piriformospora indica* on Passion Fruit (*Passiflora edulis*) Development: Initial Defense Shifts to Fitness Benefits and Higher Fruit Quality. *Food Chemistry*, **359**, Article ID: 129671. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.129671>
- [37] 周晓莹, 梁玉, 董智, 等. 印度梨形孢对黑松幼苗生长量及其根系形态的动态影响[J]. 山东大学学报(理学版), 2018, 53(7): 7-14.
- [38] 王慧俐, 郑晓冬. 印度梨形孢对樱桃番茄产量、品质及采后抗性的影响[J]. 核农学报, 2022, 36(2): 466-472.
- [39] Rai, M. and Varma, A. (2005) Arbuscular Mycorrhiza-Like Biotechnological Potential of *Piriformospora indica*, Which Promotes the Growth of *Adhatoda vasica* Nees. *Electronic Journal of Biotechnology*, **8**, 1-6. <https://doi.org/10.2225/vol8-issue1-fulltext-5>
- [40] Kundu, A., Mishra, S., Kundu, P., Jogawat, A. and Vadassery, J. (2021) *Piriformospora indica* Recruits Host-Derived Putrescine for Growth Promotion in Plants. *Plant Physiology*, **188**, 2289-2307. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab536>
- [41] 吴金丹, 陈乾, 刘晓曦, 等. 印度梨形孢对水稻的促生作用及其机理的初探[J]. 中国水稻科学, 2015, 29(2): 200-207.
- [42] Li, L., Guo, N., Liu, T., Yang, S., Hu, X., Shi, S., *et al.* (2023) Genome-Wide Identification and Characterization of Long Non-Coding RNA in Barley Roots in Response to *Piriformospora indica* Colonization. *Plant Science*, **330**, Article ID: 111666. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2023.111666>
- [43] 史清英. 三叶青茎段外植体组织培养体系的优化及印度梨形孢对其生长的影响[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- [44] 陈玮婷, 夏朝水, 陈昌铭, 等. 印度梨形孢对非洲菊幼苗生长及抗旱性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2022, 50(9): 53-61.

- [45] Zheng, F., Tan, Z., Zhang, Y., *et al.* (2024) Enhancing Walnut Growth and Drought Tolerance through *Serendipita indica*: Focus on Mitochondrial Antioxidant Defense. *Plant Growth Regulation*, **104**, 1697-1706. <https://doi.org/10.1007/s10725-024-01254-7>
- [46] 陈春玲, 李金曼, 罗杰, 等. 印度梨形孢对香蕉抗旱性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2024, 30(1): 118-125.
- [47] 窦晓慧, 许婷婷, 董智, 等. 印度梨形孢-紫花苜蓿共生体幼苗对镉胁迫生理特性的响应[J]. 中国水土保持科学(中英文), 2024, 22(01): 114-121.
- [48] Su, Z., Zeng, Y., Li, X., Perumal, A.B., Zhu, J., Lu, X., *et al.* (2021) The Endophytic Fungus *Piriformospora indica*-Assisted Alleviation of Cadmium in Tobacco. *Journal of Fungi*, **7**, Article 675. <https://doi.org/10.3390/jof7080675>
- [49] Sabeem, M., Abdul Aziz, M., Mullath, S.K., Brini, F., Rouached, H. and Masmoudi, K. (2022) Enhancing Growth and Salinity Stress Tolerance of Date Palm Using *Piriformospora indica*. *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article 1037273. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1037273>
- [50] 林楚虹, 秦新, 李英杰, 等. 印度梨形孢对盐碱胁迫下紫楠幼苗形态和生理的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2025, 45(2): 139-152.
- [51] 夏杨, 李传明, 刘琴, 等. 印度梨形孢对盐胁迫下水稻幼苗生长及抗氧化系统的影响[J]. 中国水稻科学, 2023, 37(5): 543-552.
- [52] 朱迪, 李金梦, 田仁进, 等. 印度梨形孢(*Piriformospora indica*)诱导烟草对靶斑病的抗性及其生理机制分析[J]. 烟草科技, 2023, 56(11): 1-9.
- [53] Li, L., Guo, N., Feng, Y., Duan, M. and Li, C. (2022) Effect of *Piriformospora indica*-Induced Systemic Resistance and Basal Immunity against *Rhizoctonia cerealis* and *Fusarium graminearum* in Wheat. *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article 836940. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.836940>
- [54] Xu, G., Li, C., Gui, W., *et al.* (2024) Colonization of *Piriformospora indica* Enhances Rice Resistance against the Brown Planthop-Pernilaparvata Lugens. *Pest Management Science*, **80**, 4386-4398. <https://doi.org/10.1002/ps.8146>
- [55] Sinijadas, K., Paul, A., Radhika, N.S., Johnson, J.M., Manju, R.V. and Anuradha, T. (2024) *Piriformospora indica* Suppresses the Symptoms Produced by Banana Bract Mosaic Virus by Inhibiting Its Replication and Manipulating Chlorophyll and Carotenoid Biosynthesis and Degradation in Banana. *3 Biotech*, **14**, Article No. 141. <https://doi.org/10.1007/s13205-024-03983-y>
- [56] 陈建珍, 穆麒麟. 秸秆为载体的印度梨形孢菌肥对水稻种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 中国农业气象, 2024, 45(12): 1496-1506.
- [57] Scholz, S.S., Barth, E., Clément, G., Marmagne, A., Ludwig-Müller, J., Sakakibara, H., *et al.* (2023) The Root-Colonizing Endophyte *Piriformospora indica* Supports Nitrogen-Starved Arabidopsis Thaliana Seedlings with Nitrogen Metabolites. *International Journal of Molecular Sciences*, **24**, Article 15372. <https://doi.org/10.3390/ijms242015372>
- [58] Baghaie, A.H. and Aghili, F. (2021) Contribution of *Piriformospora indica* on Improving the Nutritional Quality of Greenhouse Tomato and Its Resistance against Cu Toxicity after Humic Acid Addition to Soil. *Environmental Science and Pollution Research*, **28**, 64572-64585. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-15599-3>
- [59] Kaval, A., Yilmaz, H., Tunca Gedik, S., Yıldız Kutman, B. and Kutman, Ü.B. (2023) The Fungal Root Endophyte *Serendipita indica* (*Piriformospora indica*) Enhances Bread and Durum Wheat Performance under Boron Toxicity at Both Vegetative and Generative Stages of Development through Mechanisms Unrelated to Mineral Homeostasis. *Biology*, **12**, Article 1098. <https://doi.org/10.3390/biology12081098>
- [60] 王小云. 水分胁迫下印度梨形孢促进水稻根鞘建成的研究[D]: [硕士学位论文]. 福州: 福建农林大学, 2019.
- [61] 刘范, 王斌, 伍俊为, 等. 印度梨形孢和 FocTR4 对香蕉根系微生物群落结构的影响[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2022, 51(1): 53-61.
- [62] 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.
- [63] Nazir, A., Puthuveetil, A.R., Hussain, F.H.N., *et al.* (2024) Endophytic Fungi: Nature's Solution for Antimicrobial Resistance and Sustainable Agriculture. *Frontiers in Microbiology*, **15**, Article 1461504. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1461504>