

文章编号: 1674 - 7054(2019) 03 - 0298 - 05

# 内生真菌印度梨形孢提高植物抗逆性的研究进展

韩 飞, 李俊凯

(长江大学 农学院 农药研究所, 荆州 434025)

**摘 要:** 内生真菌印度梨形孢(*Piriformospora indica*) 是一种能进行纯培养的真菌根真菌, 可在多种植物中定殖, 并具有良好的促生作用及提高植物抗逆性的能力。笔者综述了印度梨形孢在促进植物抗非生物胁迫和生物胁迫方面的研究, 为印度梨形孢在农业应用领域上的研究与应用提供参考。

**关键词:** 印度梨形孢; 生物胁迫; 非生物胁迫; 抗逆性

**中图分类号:** S 154.3      **文献标志码:** A      **DOI:** 10.15886/j.cnki.rdsxb.2019.03.017

印度梨形孢(*Piriformospora indica*) 属担子菌门 Basidiomycota、层菌纲 Hymenomycetes、蜡壳耳科 Sebacinaceae、梨形孢属 *Piriformospora*<sup>[1]</sup>, 是印度 Ajit Verma 等人 1998 年在印度西北部的塔尔沙漠的灌木根际土壤中分离孢子时得到的一种能进行纯培养的真菌根真菌, 由于其厚垣孢子呈典型的梨形, 因此, 被命名为 *Piriformospora indica*<sup>[2]</sup>。其在生理学上、形态学上、功能及血清学上和 AFM(Arbuscular Mycorrhizal Fungus) 中的 *Glomus* 和 *Gigaspora* 相似<sup>[3]</sup>, 不同的是, 印度梨形孢可以在多种合成和半合成培养基上进行营养生长、繁殖<sup>[4]</sup>; 不仅如此, 印度梨形孢寄主比 AFM 真菌更加广泛, 目前已知印度梨形孢可在 200 多种植物上定植<sup>[5]</sup>, 其中, 包括 150 多种的重要经济作物。印度梨形孢不仅可以促进植株生长和种子萌发、增加植物生物量、植物根系生物量及侧根数<sup>[6-7]</sup>, 还能提高植物对 N, P, K 的吸收<sup>[8]</sup>, 增强植物抗旱<sup>[9]</sup>、抗盐<sup>[10]</sup>、抗渍<sup>[11]</sup>、抗病<sup>[12]</sup> 等的的能力。目前, 国内外对印度梨形孢与植物互作, 尤其是提高植物在逆境胁迫下的耐受能力等相关的研究不断增多; 此外, 印度梨形孢不仅在农、林业和园林花卉业等产业中应用非常广泛, 在草药学及其它的传统医学体系中也得到了广泛的应用<sup>[13]</sup>。笔者综述了印度梨形孢在增强植物抗逆性方面的研究, 重点介绍了在非生物胁迫下, 其提高植物耐受性的相关机制, 旨在为印度梨形孢抗逆性在农业应用领域上的研究与应用提供参考。

## 1 印度梨形孢诱导植物对非生物胁迫的耐性

**1.1 印度梨形孢诱导植物对干旱胁迫的耐性** 陈佑源报道了油菜接种印度梨形孢后, 诱导了抗旱相关基因 *BnGG2*, *BnD11*, *BnMPK3*, *Bn-PKL* 的表达, 提高油菜整体抗氧化能力、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, 从而增强了油菜对干旱胁迫的抗性<sup>[14]</sup>; 干旱胁迫下, 玉米接种印度梨形孢后, 其抗氧化酶活性增强, 脯氨酸积累减少, 叶片中 *DREB2A*, *CBL1*, *ANAC072* 及 *RD29A* 等抗旱相关基因上调表达, 使得玉米受到较低的膜损伤<sup>[15]</sup>。也有报道<sup>[16]</sup> 证明了印度梨形孢通过调节 ABA, NO 以及程序性细胞死亡相关基因的表达来提高玉米的抗旱能力, 玉米在干旱胁迫处理 3~5 d 后, 接种及未接种印度梨形孢的玉米叶片中 ABA 含量均有所上升, 且接种印度梨形孢组积累量高于未接种组; 在正常生长

收稿日期: 2019-6-22

基金项目: 国家自然科学基金(31672069); 公益性行业(农业)科研专项(201203098)

作者简介: 韩飞(1995-), 男, 长江大学农学院 2017 级硕士研究生 E-mail: 779073985@qq.com

通信作者: 李俊凯(1969-), 男, 教授, 博士生导师。研究方向: 新农药研究与开发 E-mail: junkaili@sina.com

条件下,接种印度梨形孢的玉米叶片中积累较多的 NO。干旱胁迫能明显诱导 NO 在玉米叶片中的积累,上升幅度为 35%。在干旱胁迫 3,5 d 后,接种印度梨形孢的玉米叶片中 NO 含量均高于未接种组;烟草接种印度梨形孢后,通过降低烟草细胞生物膜的损伤程度、增强烟草的抗氧化防御能力、促进细胞渗透调节物质 Pro 的积累以及上调干旱胁迫相关基因的表达,从而实现抗旱<sup>[17]</sup>。干旱胁迫条件下,印度梨形孢能提高根系抗氧化能力,调控脱落酸、生长素、水杨酸和细胞分裂素等激素相关基因的表达,从而提高植株抗旱性<sup>[18]</sup>。

**1.2 印度梨形孢诱导植物对盐胁迫的耐受性** 印度梨形孢可以提高大麦<sup>[19]</sup>、棉花<sup>[20]</sup>、玉米<sup>[21]</sup>等作物的耐盐性。贡平等<sup>[12]</sup>报道了盐胁迫条件下,接种印度梨形孢能够使玉米叶片 DNA 甲基化水平升高,同时使玉米的 DNA 甲基化水平及模式维持在更稳定的状态,以提高玉米幼苗对盐害的耐受性。棉花方面,印度梨形孢进入作物根系后地下部分生物量和根冠比增加,水和营养物质吸收增加。地上部分的气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度增加,提高了植株的净光合速率,同化的有机物增加,促进生长效应显著<sup>[21]</sup>。

李亮等<sup>[22]</sup>报道了印度梨形孢通过激活紫花苜蓿体内抗氧化酶活性,降低紫花苜蓿体内丙二醛含量,降低紫花苜蓿根部电导率,减少盐害胁迫对植物根部细胞的伤害,诱导脯氨酸合成途径吡咯啉-5-羧基合成酶基因(5)表达,实现分子水平调控。大麦接种印度梨形孢后,处理植株产量高于对照产量。通过检测发现,植株组织中与抗氧化相关的脱氧抗坏血酸还原酶和谷胱甘肽还原酶活性提高,并且抗坏血酸和谷胱甘肽含量也相应增加<sup>[23]</sup>。

**1.3 印度梨形孢诱导植物对渍害胁迫的耐受性** 印度梨形孢抗渍机制方面的研究,目前国内外尚少见报道。杨亚珍等<sup>[24]</sup>的研究结果表明,与渍水不加菌液的空白对照 CK<sub>1</sub> 和正常管理组 CK<sub>0</sub> 相比,棉花受渍胁迫后 1 周追施 40 mL·株<sup>-1</sup>的印度梨形孢菌液可促进棉花茎秆发育,增加成铃数,提高棉花的籽棉产量、棉籽产量以及单铃质量。同时,还可增加棉花的衣分,提高皮棉产量。与不渍水不加菌液的正常对照 CK<sub>0</sub> 相比,棉花受渍后追施 40 mL·株<sup>-1</sup>印度梨形孢菌液可使籽棉产量提高 32.72%,但是该研究未在此基础上进行更深入的探讨,也没有对其抗渍机理进行深入报道。

## 2 诱导植物对生物胁迫的耐性

**2.1 印度梨形孢诱导植株抑制病原菌定殖** 印度梨形孢可诱导烟草对黑胫病(*Phytophthora parasitica* var. *nicotianae*)<sup>[12]</sup>、对玉米镰刀菌冠腐病(*Fusarium culmorum*),根腐病和扁豆状血管性萎蔫病,包括小麦叶病、小麦茎腐病、小麦和大麦根腐病<sup>[25-29]</sup>,以及番茄黄萎病(*Verticillium dahlia*);此外,印度梨形孢也降低了番茄芽中的黄瓜花叶病毒的浓度<sup>[30]</sup>。在其作用机制方面,印度梨形孢定殖的烟草叶片中苯丙氨酸解氨酶(PAL)、过氧化物酶(POD)及多酚氧化酶(PPO)的活性显著高于对照,根部有印度梨形孢定殖的烟草叶片中抗病相关基因(*PR1b*, *P450-2*, *hrs203J*, *NmIMSP* 和 *P450-1*)的表达量显著高于对照<sup>[12]</sup>;KUMAR 等<sup>[25]</sup>的研究表明,印度梨形孢通过提高玉米(*Zea mays*)植株中抗氧化酶包括:过氧化氢酶(catalase)、谷胱甘肽还原酶(glutathione re-ductase)、谷胱甘肽-s-转移酶(glutathione S-transfer-ase)和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase)的活性,清除植物体内产生的活性氧,激活植物体内的防御系统,提高玉米对轮状镰刀霉菌(*Fusarium verticillioides*)的抗性。

MOLITOR 等<sup>[31]</sup>的研究表明,印度梨形孢能够诱导大麦(*Hordeum vulgare*)叶片中抗病相关基因(病程相关蛋白-1, pathogenesis-related-1; 病程相关蛋白-2, pathogenesis-related-2; 病程相关蛋白-5, pathogenesis-related-5)的快速表达,提高大麦对白粉病菌(*Blumeriagraminis f. sp. Hordei*)的抗性。RABIEY M 等<sup>[32]</sup>的研究表明,印度梨形孢通过与植物的互作影响,来抑制病原菌,可能是干扰主要感染信号通道,导致氧化爆发(oxidative burst)以及活性氧过剩(excessive production of reactive oxygen species),从而影响病原菌的定殖,协助寄主抑制病原菌的定殖,表明印度梨形孢可诱导植物产生系统抗性,但其作用机制尚不明确。

**2.2 印度梨形孢诱导植株抑制线虫感染** DANESHKHAH R 等人<sup>[33]</sup>研究发现:根部定殖了印度梨形孢的拟南芥(*Arabidopsis*)可影响线虫生命力、感染性、发展性和繁殖性。印度梨形孢自动裂解细胞壁提取物(CWE)以及含有印度梨形孢渗出物的培养滤液(CF)中可能存在一些影响线虫孵化、生命力及侵染的活性物质。根殖印度梨形孢的分泌物使具有感染性的J2s减少对植物的吸引力(在生物营养定植阶段<sup>[34]</sup>,促使MYB51表达,生物合成具有抗菌效果的吲哚芥子油苷<sup>[35]</sup>,且与水杨酸调停信号有关<sup>[36]</sup>),推测CWE中可能含有具有抑制线虫的几丁质酶。LI<sup>[37]</sup>研究发现,其可能通过消除胼胝质沉积影响线虫幼虫侵入或者是使合胞体膨胀的菌丝形成的潜在机械屏障(次要作用。)因此,真菌来源的化学物质、分泌物和细胞壁蛋白对拟南芥根系沙克菌的发育具有重要的抑制作用。

### 3 应用前景与研究方向

内生真菌印度梨形孢定殖广泛,作用多样且对环境友好,不仅能够促进植物的生长,还能促进寄主对生物胁迫和非生物胁迫的耐性,从而减少化肥和农药的使用,甚至改善沙漠、戈壁和盐碱地的生态环境,对农业、林业等领域的应用具有深远意义。目前,国内外对印度梨形孢的研究不断增多,尤其是其对植物抵抗生物与非生物因素方面的机理性研究,但是仍有很多作用机制尚不明确,例如如何与其他有益菌的互动,如何影响土壤功能,以及影响土壤中有关化合物等尚需进一步研究。随着对印度梨形孢与植物、土壤、以及土壤微生物的影响,土壤中有关化合物残留等研究的不断深入,其影响也将不断增大。

#### 参考文献:

- [1] 徐泽凌,陈复旦,毛碧增. 印度梨形孢的研究进展及其在农业生产上的应用前景[J]. 浙江农业科学,2013(11):1505-1508.
- [2] VERMA S, VARMA A, REXER K H, et al. *Piriformospora indica*, gen. et sp. nov., a new root-colonizing fungus [J]. Mycologia, 1998, 90: 896-903.
- [3] FRANKEN P, REQUENA N, BUTEHORN, et al. Molecular analysis of the Arbuscular mycorrhiza symbiosis [J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2000, 45(4):271-286.
- [4] RAI M, VARMA A. Arbuscular mycorrhiza-like biotechnological potential of *Piriformospora indica*, which promotes the growth of *Adhatoda vasica* Nees [J]. Electronic Journal of Biotechnology, 2005, 8(1):107-112.
- [5] ALGA Z, URS L, GULGENER 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.
- [6] 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.
- [7] 程春振,孙雪丽,郝向阳,等. 印度梨形孢对龙眼种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 福建农业学报,2018,33(5):481-484.
- [8] KUMAR V, SARMA M V R K, SAHARAN K, et al. Effect of formulated root endophytic fungus *Piriformospora indica* and plant growth promoting rhizobacteria fluorescent pseudomonads R62 and R81 on Vignamungo [J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2012, 28(2):595-603.
- [9] 惠非琼,刘剑,高其康,等. 印度梨形孢对烟草抗旱性的影响[J]. 烟草科技,2017,50(12):1-7.
- [10] 贲平,任茂,龚强,等. 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,2018(6):1-10.
- [11] 杨亚珍,骆作琴,董社琴,等. 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.
- [12] 彭兵,刘剑,惠非琼,等. 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.
- [13] 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.
- [14] 陈佑源,楼兵干,高其康,等. 印度梨形孢诱导油菜抗旱性机理的初步研究[J]. 农业生物技术学报,2013,21(3):272-281.
- [15] XU L, WANG A, WANG J, et al. *Piriformospora indica* confers drought tolerance on *Zea mays* L. through enhancement of

- antioxidant activity and expression of drought-related genes [J]. *The Crop Journal*, 2017, 5(3): 251–258.
- [16] 程春振, 孙雪丽, 郝向阳, 等. 印度梨形孢对龙眼种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. *福建农业学报*, 2018, 33(5): 481–484.
- [17] 惠非琼, 刘剑, 高其康, 等. 印度梨形孢对烟草抗旱性的影响 [J]. *烟草科技*, 2017, 50(12): 1–7.
- [18] ZHANG W, WANG J, XU L, et al. Drought stress responses in maize are diminished by *Piriformospora indica* [J]. *Plant signaling & behavior*, 2017, 13(1): e1414121.
- [19] GHAFFARIM R, GHABOOLI M, KHATABI B, et al. Metabolic and transcriptional response of central metabolism affected by root endophytic fungus *Piriformospora indica* under salinity in barley [J]. *Plant Molecular Biology*, 2016, 90(6): 699–717.
- [20] 邓晶, 潘锐, 胡爱兵, 等. 印度梨形孢对棉花苗期生长及耐盐性的影响 [J]. *长江大学学报*, 2018(6): 1–6.
- [21] PING Y, LE X, SAI-SAI W, et al. *Piriformospora indica* improves salinity stress tolerance in *Zea mays* L. plants by regulating Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> loading in root and allocating K<sup>+</sup> in shoot [J]. *Plant Growth Regulation*, 2018, 86(2): 323–331.
- [22] 李亮, 陈希, 王奋, 等. 印度梨形孢通过激活抗氧化酶活性及诱导 P5CS 基因表达提高紫花苜蓿耐盐性 [J]. *河北工业大学学报*, 2016, 45(4): 29–36.
- [23] WALLER F. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2005, 102(38): 13386–13391.
- [24] 杨亚珍, 骆作琴, 董社琴, 等. 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.
- [25] KUMAR M, YAYAV V, TUTEJA N, et al. Antioxidant enzyme activities in maize plants colonized with *Piriformospora indica* [J]. *Microbiology*, 2009, 155(3): 780–790.
- [26] DOLATABADI H K, GOLTAPPEH E M, MOHAMMADI N, et al. Biocontrol Potential of Root Endophytic Fungi and Trichoderma Species Against Fusarium Wilt of Lentil Under *In vitro* and Greenhouse Conditions [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2012, 14(2): 407–420.
- [27] DESHMUKH S D, KOGEL K H. *Piriformospora indica* protects barley from root rot caused by *Fusarium graminearum*/*Piriformospora indica* schützt Gerstevor der von *Fusarium graminearum* verursachten Wurzelfäule [J]. *Journal of Plant Diseases & Protection*, 2007, 114(6): 263–268.
- [28] SERFLING A, WIRSELS G, LINGV, et al. Performance of the Biocontrol Fungus *Piriformospora indica* on Wheat Under Greenhouse and Field Conditions [J]. *Phytopathology*, 2007, 97(4): 523–531.
- [29] HARRACH B D, BALTRUSCHAT H, BARNA B, et al. The mutualistic fungus *Piriformospora indica* protects barley roots from a loss of antioxidant capacity caused by the necrotrophic pathogen *Fusarium culmorum* [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2013, 26(5): 599–605.
- [30] FAKHRO A, DINANA R AL, BARGEN S V, et al. Impact of *Piriformospora indica* on tomato growth and on interaction with fungal and viral pathogens [J]. *Mycorrhiza*, 2010, 20(3): 191–200.
- [31] MOLITOR A, ZAJIC D, VOLL L M, et al. Barley leaf transcriptome and metabolite analysis reveals new aspects of compatibility and *Piriformospora indica*-mediated systemic induced resistance to powdery mildew. [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2011, 24(12): 1427–1439.
- [32] RABIEYS M, ULLAH I, SHAW M W. 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.
- [33] DANESHKHAH R, CABELLO S, ROZANSKA E, et al. *Piriformospora indica* antagonizes cyst nematode infection and development in *Arabidopsis* roots [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(12): 3763–3774.
- [34] 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.
- [35] CLAY N K, ADIO A M, DEMOUX C, et al. Glucosinolate Metabolites Required for an *Arabidopsis* Innate Immune Response [J]. *Science*, 2009, 323(5910): 95–101.
- [36] WUBBEN M J E, JIN J, BAUM T J. Cyst Nematode Parasitism of *Arabidopsis thaliana* Is Inhibited by Salicylic Acid

- (SA) and Elicits Uncoupled SA-Independent Pathogenesis-Related Gene Expression in Roots [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2008, 21(4): 424–432.
- [37] LI H Y, YANG G D, SHU H R, et al. Colonization by the arbuscularmycorrhizal fungus *Glomus versiforme* induces a defense response against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in the grapevine (*Vitis amurensis* Rupr.), which includes transcriptional activation of the class III chitinase gene VCH3 [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2006, 47(1): 154–163.

## Research Advances in Endophytic Fungus *Piriformospora indica* to Improve Plant Stress Resistance

HAN Fei, LI Junkai

(Institute of Pesticides, College of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025, China)

**Abstract:** An endophytic fungus *Piriformospora indica* is a mycorrhizal fungus that can be cultured in a pure manner. It can colonize a variety of plants and has a good growth promoting effect and the ability to improve plant stress resistance. The recent researches of *P. indica* in promoting plant abiotic stress and biotic stress were reviewed, which provides reference for the research and application of *P. indica* in agricultural applications.

**Keywords:** *Piriformospora indica*; biological stress; abiotic stress; stress resistance

(责任编辑: 潘学峰)