

· 专题论坛 ·

种子内生真菌的研究进展与发展趋势

古丽君^{1,2}, 曾彦军^{1,2*}, 杨怡然¹, 李彦忠^{1,2}

¹兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020; ²兰州大学草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 兰州 730020

摘要 种子内生真菌是一类通过垂直和水平途径传播的与宿主植物互惠共生的真菌。目前有关种子内生真菌的研究主要集中在禾本科和豆科植物。种子内生真菌具有物种和群落多样性, 其差异不仅表现在植物种间, 还表现在植物的不同组织间。种子内生真菌功能具有多样性, 能改善种子萌发、帮助幼苗建植、促进植物生长、提高植物的抗逆性、影响土壤性质和植物群落结构。检测并鉴定物种是种子内生真菌研究的基础, 明确种子的组织构造和真菌定殖部位是种子内生真菌检测的前期工作。目前, 种子内生真菌的研究领域主要包括: 种类及其多样性, 功能及其多样性, 在寄主生活史中的作用和开发利用等。研究方法上, 利用扫描电镜可观察到种子内生真菌的结构、形态和定殖位置; 采用全基因组测序(WGS)技术可获取内生真菌的基因组数据, 从而为深入理解种子内生真菌与植物间复杂的互作关系奠定基础。研究内容上, 种子内生真菌的物种多样性、群落多样性、生态系统多样性及其开发利用是目前的研究热点。展望未来, 种子内生真菌研究是一个极具发展前景的领域。

关键词 功能多样性, 种子内生真菌, 种子构造, 物种多样性, 垂直传播

古丽君, 曾彦军, 杨怡然, 李彦忠 (2026). 种子内生真菌的研究进展与发展趋势. 植物学报 61, 313-323.

种子不仅是裸子和被子植物的繁殖体, 也是种子内生真菌(seed endophytic fungi)定殖、传播与繁衍的载体(Shade et al., 2017; Nelson, 2018)。种子内生真菌是植物内生真菌的一个特殊类群, 定殖于种子内部, 与种子形成共生关系。以往对植物根际和地上组织的内生真菌研究较多, 对定殖于其它组织器官的内生真菌研究相对较少。有研究显示, 在自然生态系统中种子通常承载着许多有益微生物(Nelson, 2004), 可以说种子是蕴含自身遗传物质、营养物质和与之共生的微生物群落的“诺亚方舟”。目前发现的种子内生微生物主要包括细菌和真菌两大类, 这些微生物群落为幼苗生长和发育提供了多种助益, 有时无这些种子共生微生物的幼苗将不能存活。研究证实, 种子内生真菌在种子萌发、幼苗建植与成株生长过程中发挥着积极作用。种子内生真菌及其次生代谢物能提高成株植物的抗逆性, 影响植物群落的菌落丰度及土壤化学和物理特性。更重要的是, 种子内生真菌以种子为传播媒介, 通过种子萌发和幼苗生长进入植物的其它组

织, 在发挥重要的生态功能后又定殖于新一代种子中完成其生命周期(Shahzad et al., 2018)。目前, 种子内生真菌被认为是一类具有巨大潜在应用价值的植物内生真菌。

近年来, 关于植物种子内生真菌的报道呈增长态势。研究方向主要集中于种子内生真菌的多样性、种子内生真菌的功能及其多样性、种子内生真菌的生物技术及开发利用等(Qin et al., 2016; Yan et al., 2022; Wang et al., 2022)。值得注意的是, 在已发表的文献中有关种子内生真菌的定义、界定标准和检测方法等还不够规范和程序化, 致使有些文献的参考价值大大降低。例如, 在未经验证是否能垂直传播于下一代的情况下, 将从表面消毒后的种子中分离出的真菌统称为“内生真菌”。但是, 作为种子微生物应具有贯穿于植物全生命周期的特征, 其定殖部位可以是全部植物组织, 或偏好地定殖于部分植物组织, 亦或偏好地定殖于部分植物组织并输出到根际土壤中发挥吸收养分等有益作用。一般情况下, 种子能被水平传播的

收稿日期: 2025-03-31; 接受日期: 2025-07-30

基金项目: 国家自然科学基金(No.32061123004)和甘肃省联合科研基金重大项目(No.25JRRA1119)

* 通讯作者。E-mail: zengyj@lzu.edu.cn

真菌所侵染,但是种子内生真菌应该具有贯穿于植物全生命周期的垂直传播特性。因此,可以推测,仅经过种子表面消毒检测得到的“内生真菌”中,有可能存在偶然侵染种子且不与种子形成共生体的真菌。此外,在一些文献中对种子内生真菌定殖部位的描述不够规范,这给读者造成不少困惑。例如,有文献报道豆科(*Fabaceae*)植物黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)种子的内生真菌菌丝体主要宿存于种子的糊粉层(汪治刚, 2017),但豆科植物的种子实际上无糊粉层。鉴于不同种类植物种子的形态和组织构造千差万别,种子内生真菌在种子内部的定殖部位、生长繁殖特性及其随种子萌发和幼苗生长的传播途径等都是种子内生真菌研究需明确的科学问题。

通过梳理植物种子内生真菌相关文献并结合实践经验,本文概括了种子内生真菌的定义、传播方式、研究进展与发展趋势,讨论了种子内生真菌培养与观察中的难点问题,旨在为促进种子内生真菌研究提供参考。

1 种子内生真菌的定义

种子内生真菌是植物内生真菌的一个特殊类群。对于植物内生真菌已有学者给出过比较确切的定义,他们认为植物内生真菌是一类能够在健康植物组织内生存且对植物不造成实质性危害并与植物建立和谐关系的微生物(Petrini, 1991; Schardl et al., 2004)。此外,也有学者认为,植物内生真菌是从植物内部无症状组织中分离出来的任何真菌(Cabral et al., 1993)。另有学者认为,植物内生真菌是一种在植物内部组织中定殖的不会引起可见疾病症状的真菌(Bacon and White, 2000; Schulz and Boyle, 2005)。植物内生真菌与植物之间存在共生关系(Ernst et al., 2003);其种类包括增强宿主植物适应性的共生菌、未来可能引起植物病症的病原菌或在植物组织衰老之前不活跃的腐生菌(Kleczewski, 2012)。

种子内生真菌有益于种子萌发(Shahzad et al., 2018),能帮助幼苗健康生长并增强其抗逆性(Copeselby et al., 2017)。种子内生真菌通过种子传播,亦称垂直传播或无性传播。垂直传播指植物内生真菌通过无性繁殖方式从亲本向后代直接转移,这种途径传播的真菌与植物互惠共生,并可持续传播;自然选择

过程中对宿主有害的真菌会被淘汰(Ewald, 1987)。概括而言,种子内生真菌是一类主要通过垂直传播方式与宿主植物互惠共生的植物内生真菌。

2 种子内生真菌的传播方式

种子微生物有3种传播途径:(1)通过母本植物的非维管组织或木质部传播;(2)通过母系植物花的柱头传播;(3)通过种子被外部环境污染的外源途径传播(Martin, 1996)。前2种传播途径属于垂直传播,第3种途径属于水平传播。

2.1 垂直传播

垂直传播亦称种子传播,最初由Baker和Smith (1966)提出。之后,Ewald (1987)强调垂直传播应是从亲本向后代直接转移,可持续传播。Leuchtmann等(2000)则指出垂直传播是通过种子将有益真菌传到下一代。垂直传播可分为3种类型:(1)种子内生真菌定殖于植物的全部组织,贯穿于植物全生命周期;(2)种子内生真菌偏好地定殖于植物的部分组织,贯穿于植物全生命周期;(3)种子内生真菌偏好地定殖于植物的部分组织,输出到根际土壤中发挥吸收养分等作用,贯穿于植物全生命周期(梁宇和高玉葆, 2000)。

通过垂直传播途径,植物种子萌发所形成的幼苗继承了亲本的种子内生真菌(Siegel et al., 1984)。例如,宿存于冷季型禾草苇状羊茅(*Festuca arundinacea*)种子内的*Epichloë*属种子内生真菌垂直传播率在90%以上(Panaccione et al., 2014)。在被种子内生真菌侵染的棘豆属(*Oxytropis*)植物的子代幼苗中,种子内生真菌检出率为100%(Ralphs et al., 2011)。温带牧草苇状羊茅和黑麦草(*Lolium perenne*)中的种子内生真菌*Neotyphodium*垂直传播率极高。但是,值得注意的是,种子内生真菌的垂直传播率也不一定是100%。例如,在被种子内生真菌侵染的苇状羊茅以及黑麦草的子代中观察到不带菌种子(Welty et al., 1994),原因是菌丝未生长到所有分蘖,或未能生长于每个茎秆、花序或种子中,但也有可能是由于极端温度或者贮藏时间过长导致菌丝失活(Afkhami and Rudgers, 2008)。此外,宿主组织中内生真菌的菌丝数量少,分布密度低也可能是导致种子内生真菌垂直传播率低的原因(Rudgers et al., 2009)。此外,有些

真菌只能通过种子介质进行传播。例如, 侵染冷季型禾草茅状羊茅的 *Epichloë* 属内生真菌只能通过种子垂直传播(Panaccione et al., 2014)。这种情况下种子便成为微生物从母本到子代的唯一传播介质(Shade et al., 2017)。

在非禾草类植物中, 内生真菌垂直传播极为常见。内生真菌顺着花粉管生长可能是进入种子的途径之一(Hodgson et al., 2014)。有性繁殖和种子传播有利于植物与微生物形成共生关系(Ewald, 1987)。Oldrup等(2010)研究表明, 棘豆属植物种子内生真菌分布在种皮的薄壁组织, 胚胎组织未见分布。从目前相关研究获得的信息推测, 种子内生真菌一般分布于种皮, 很少定殖于胚乳、子叶和胚(Philipson and Christey, 1986)。前人研究认为, 在植物有性繁殖中, 因母体组织种皮和果皮与后代组织胚和胚乳不连通, 内生真菌通常不出现在胚和胚乳中(Thorne, 1985)。但是, 有关种子内生真菌进入种子的途径, 及其在种子各组织中的分布特征等也是值得关注的科学问题。

2.2 水平传播

内生真菌在种子中的水平传播是指种子被外源真菌感染所形成的传播方式(Hodgson et al., 2014)。水平传播有3种类型: (1) 通过环境接触传播, 由于是有益的所以选择性地传播给下一代, 定殖于种子, 并在之后的世代中可能变成垂直传播; (2) 通过环境接触传播, 来自土壤的微生物, 不定殖于种子, 表现出或不表现出偏好的定殖植物组织(梁宇和高玉葆, 2000); (3) 通过植物间直接接触传播, 不定殖于种子, 表现出或不表现出偏好的定殖植物组织。

一般情况下, 真菌通过植物的气孔或物理损伤部位进入叶际, 然后扩散到植物的各个组织器官, 包括种子(Barret et al., 2016)。自然系统中, 通过空气、水体及动物消化道传播是种子内生真菌的重要传播方式, 会改变种子内生真菌的群落结构。与水体和动物消化道相比, 空气传播中微生物感染种子的条件相对较差, 因此水体和动物消化道传播对种子内生真菌群落的影响大于空气传播(Crocker et al., 2015)。种子和果实进入动物消化道后会暴露在富含微生物的环境中, 很容易被肠道微生物定殖。种子被排出动物消化道后表面仍覆盖有粪便或唾液, 有助于微生物定殖。与空气和水体传播相比, 动物消化道传播是对种

子内生真菌群落影响较大的传播方式(Nelson, 2018)。

脱落于土壤表面的种子有可能很快萌发形成幼苗, 或者处于休眠状态, 等待有利的萌发时机, 亦或被土壤中的微生物分解。这一阶段, 种子暴露在微生物丰富的环境中, 很容易被微生物定殖。土壤微生物是种子内生真菌群落的重要来源(Rochefort et al., 2021; Chandel et al., 2022)。

综上所述, 自然系统中种子内生真菌最初通过风、水、动物和土壤进行水平传播, 之后经过宿主的选择, 有益的内生真菌与宿主形成互利共生关系, 并开始垂直传播。垂直传播是种子内生真菌的主要传播途径。有益的内生真菌通过花粉管或维管束转移至种子, 在世代繁衍中高度保守, 与宿主植物相互作用, 互惠共生。

3 种子内生真菌研究进展

3.1 研究历史

早在20世纪40年代就有学者发现了种子微生物群落。但在21世纪之前的相关研究主要聚焦于病原真菌(Munkvold, 2009)。20世纪50年代, Bournsnel (1950)开展了较为系统的种子内生真菌研究。这一时期的研究内容涉及种子内生真菌的定殖部位、与宿主的关系、物种多样性及其功能多样性。

21世纪以来, 有关植物种子内生真菌的研究明显增多。利用培养和非培养方法均证实种子内存在丰富多样的内生真菌群落(Chun et al., 2021)。目前, 有关种子内生真菌的研究主要集中于禾本科和豆科植物, 且对禾本科植物内生真菌的系统研究已有40余年, 对豆科植物内生真菌的系统研究也有20余年(Tanaka et al., 2012)。尽管如此, 相对于植物根际和地上组织的内生真菌, 种子内生真菌的研究还不够充分, 对禾本科和豆科植物以外的其它植物种子内生真菌的研究相对较少。

3.2 检测与鉴定

检测并鉴定植物种子内生真菌的种类是对其进行研究的基础。但是, 利用传统的检测手段许多真菌不能被分离出来。据估计, 目前自然界中能被分离(Staley and Konopka, 1985)的真菌只有1%–5%。因此, 植物种子内生真菌的检测和鉴定还面临诸多技术难题。

检测种子内生真菌的第1步是对种子表面进行消毒。由于不同植物种子的形状、结构和附属物等不尽相同,故需采用适合于不同类型种子的预处理方法,然后进行表面消毒,以增加检测工作的准确性和研究结果的可比性。然而,目前尚未建立规范的种子消毒前预处理方法。例如,是否需要去掉果肉、内果皮、种皮和稃壳等附属构件,使用消毒液的浓度及消毒时间等。附表1显示许多植物种子无附属物,如部分禾本科(Poaceae)、蔷薇科(Rosaceae)、豆科、大麻科(Cannabaceae)和莎草科(Cyperaceae)等31科66属76种植物。另有部分禾本科、藜科(Chenopodiaceae)和蓼科(Polygonaceae)植物的种子或具芒、稃壳和颖片,或具外果皮和果肉,分为颖果、核果和瘦果3种类型,分属于7属7种。部分蔷薇科、鼠李科(Rhamnaceae)、五加科(Araliaceae)、胡桃科(Juglandaceae)、桑科(Moraceae)和杨梅科(Myricaceae)植物的种子有内果皮,分为瘦果、核果、浆果、坚果和聚花果5种类型,分属于10属12种。按照种子内生真菌的定义其应宿存于种子内部,因此消毒前要尽量去除附属物和内果皮,这一步骤可称为“种子的准备”。

明确种子的组织构造也是检测种子内生真菌的前期工作。不同植物种子的大小、形态和组织构造差异很大,因此种子内生真菌在种子中定殖的部位不尽相同。例如,大麦(*Hordeum vulgare*)和苇状羊茅同为禾本科植物,尽管二者的种子均具芒、颖片、稃壳、种皮、胚、胚乳和糊粉层,但大麦种子有小基刺,苇状羊茅种子无小基刺,同时在种子大小、形态和组织构造上也有较大的差异(图1A, B)。白刺(*Nitraria tangutorum*)种子为浆果状核果,有内果皮,具种皮、胚和胚根鞘,胚根明显(图1C)。向日葵(*Helianthus annuus*)种子为瘦果,具果皮、种皮和心形胚,子叶和胚根明显(图1D)。番茄(*Solanum lycopersicum*)种子呈圆形,具种皮、环状胚和外胚乳,种皮上有种毛,子叶和胚根明显(图1E)。大豆(*Glycine max*)种子具种皮、子叶和胚,子叶、胚芽和胚根明显,种皮上有种脐和珠孔(图1F)。如果对种子内生真菌的定殖部位描述不准确,会给后续研究者造成困惑。例如,文献汪治刚(2017)中存在“植物疯草(loco weed)小花棘豆(*O. glabra*)、黄花棘豆和甘肃棘豆(*O. kansuensis*)的种子内生真菌菌丝体分布于种皮与胚交界处(糊粉层)”的描述;Oldrup等(2010)和周启武等(2013)的文

章中存在“在疯草种子的糊粉层及内皮薄壁层分布着内生真菌”的描述。然而实际上豆科植物种子无糊粉层。因此事先明确参试种子的组织构造对于准确描述种子内生真菌的定殖部位具有重要意义。

种子内生真菌在种子中的定殖部位和密度不尽相同。据文献报道,苇状羊茅种子的内生真菌 *Acremonium coenophialum* 主要定殖于糊粉层(Freeman, 1902; Hinton and Bacon, 1985)。 *Epichloë* 属内生真菌主要定殖于苇状羊茅种子的胚(Roberts et al., 2019)。通过光学显微镜和透射电子显微镜在短芒大麦草(*Hordeum brevisubulatum*)、醉马草(*Achnatherum inebrians*)、中华羊茅(*F. sinensis*)和披碱草(*Elymus dahuricus*)的种皮中观察到菌丝体存在。中华羊茅和短芒大麦草种子的糊粉层中菌丝较多,披碱草种子的糊粉层中菌丝较少,醉马草种子的糊粉层中则未观察到菌丝(赵晓静等, 2015; 张鹏等, 2022)。上述研究表明,不同植物种子内生真菌在种子中的定殖部位和密度差异较大。

与禾本科植物相比,豆科和其它科植物种子内生

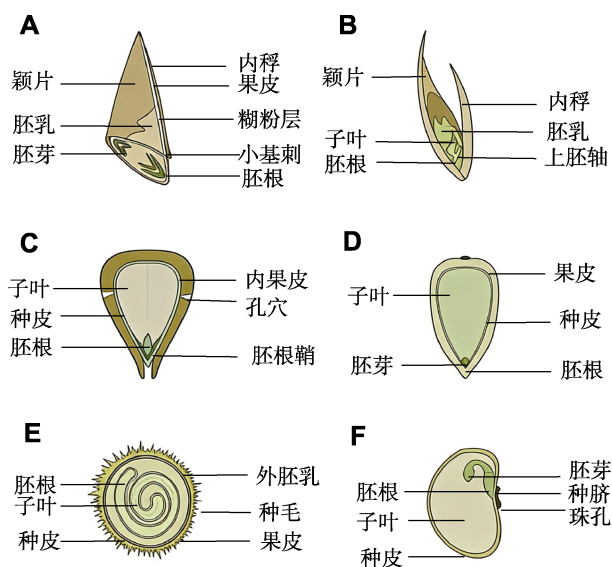


图1 5科6属6种植物种子的形态和组织构造示意图

(A) 大麦种子; (B) 苇状羊茅种子; (C) 白刺种子; (D) 向日葵种子; (E) 番茄种子; (F) 大豆种子

Figure 1 Schematic diagram of seed morphology and tissue structure of 6 species of 5 families, 6 genera (A) Barley seed; (B) Tall fescue seed; (C) *Nitraria tangutorum* seed; (D) Sunflower seed; (E) Tomato seed; (F) Soybean seed

真菌的定殖部位报道较少。莫亚男等(2022)的报道显示, 豆科植物疯草种子的种皮中菌丝分布密度最大, 种胚中不存在菌丝。赤豆(*Vigna angularis*)种子内生真菌定殖部位表现为种皮带菌率略高于种胚, 种脐部位真菌最多。总体而言, 目前对种子内生真菌定殖部位的研究重视不够。

3.3 定殖位置

20世纪80到90年代, 有学者报道种子内生真菌 *Acremonium coenophialum* 存在于禾谷类苇状羊茅种子的糊粉层(Freeman, 1902; Hinton and Bacon, 1985)。帚石楠(*Calluna vulgaris*)以及杜鹃花科(Ericaceae)植物种子的内生真菌宿存于植物的所有组织(Rayner, 1913, 1915)。木麻黄(*Ephedra major*)种子内生真菌 *Phomopsis casuarince* 宿存于果皮和种皮(Freeman, 1902)。

近期, 利用光学显微镜和透射电子显微镜观察发现, 短芒大麦草、醉马草、中华羊茅和披碱草种皮中菌丝较多, 胚的组织间菌丝较少。

相对于禾本科植物, 豆科植物种子内生真菌定殖部位的报道较少。豆科棘豆属植物种子的种皮中菌丝分布较多, 种胚中未观察到菌丝(莫亚男等, 2022)。其它科属植物种子内生真菌的定殖部位报道极少。

3.4 与寄主的关系

种子内生真菌与寄主植物一般是相互依存的共生关系。种子内生真菌在与植物形成共生关系的过程中会选择保留有益真菌, 淘汰病原真菌(Bose, 1947)。寄主植物与种子内生真菌相互影响最大的2个时期为种子萌发和幼苗建植阶段(Müller et al., 2016)。

种子内生真菌在种子萌发和幼苗生长过程中不可或缺。种子内生真菌能够促进四翅滨藜(*Atriplex canescens*)种子萌发并帮助其幼苗建植(Barrow et al., 1997)。从盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)种子中分离出的内生真菌 *Cladosporium cladosporioides* 能提高种子的萌发率(Qin et al., 2016)。从禾本科植物麦宾草(*E. tangutorum*)、短芒大麦草和醉马草种子中分离出的 *Epichloë* 属内生真菌也能提高种子的萌发率, 增加幼苗干重及胚根和胚芽的长度, 促进幼苗建植(Li et al., 2017; Chen et al., 2021; 李春杰等, 2022)。

3.5 物种多样性

种子内生真菌具有物种和群落多样性。20世纪60年代, 有学者从高粱(*Sorghum bicolor*)种子中分离出 *Pu-llularia*、*Heterosporium* 和 *Monilia* 等属15种内生真菌(Verma and Khan, 1965)。在被研究的24种植物种子中共检测到60余种内生真菌。其中, 豆科大豆的种子内生真菌种类最多, 共有9属15种; 姜科(Zingiberaceae)艳山姜(*Alpinia zerumbet*) (有10属)、兰科(Orchidaceae)春兰(*Cymbidium goeringii*) (有10属)、豆科花榈木(*Ormosia henryi*) (有5属6种)、禾本科垂穗披碱草(*E. nutans*) (5属)和醉马草(有1属2种)、唇形科(Lamiaceae)牛尾草(*Isodon ternifolius*) (有1属2种)、忍冬科(Caprifoliaceae)长叶荚蒾(*Viburnum lancifolium*) (有2属2种)、凤梨科(Bromeliaceae)鹰爪光萼荷(*Aechmea aquilega*) 和红苞尖萼凤梨(*A. mertensii*) (有3属3种)次之; 紫羊茅(*F. rubra*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、萝卜(*Raphanus sativus*)、展毛乌头(*Aconitum carmichaelii*)、银杏(*Ginkgo biloba*)、棉花(*Gossypium* spp.)和盐地碱蓬种子内生真菌的种类最少(各1种)(表2)。

种子内生真菌物种和群落多样性差异不仅表现在植物种间, 还表现在植物的不同组织间。种子内生真菌群落在种子、根、茎和叶中的定殖情况有差异, 仅有少数种子内生真菌存在于植物的所有组织(Rodriguez et al., 2009; Johnston-Monje and Raizada, 2011)。

3.6 功能多样性

种子内生真菌功能具有多样性。随着种子内生真菌功能研究的深入, 已证实种子内生真菌能直接或间接地影响土壤性质, 从而提高种子的萌发率、帮助幼苗建植和促进植物生长, 增强植物对土壤水分和营养元素的吸收能力, 进而提高宿主植物对生物和非生物胁迫的耐受性, 影响群落结构(Hardoim et al., 2015; Id-bella et al., 2021)。李春杰等(2022)和Cheplick (2017)研究认为, 种子内生真菌对种子萌发和幼苗生长的抗逆性不可或缺, 可促进种子萌发、生长和结实, 延长种子的贮藏年限, 增强植物的抗盐、抗旱、抗病和抗虫害能力(Yang et al., 2018; Li et al., 2020; Laihonen et al., 2022; 张鹏等, 2022)。

在促进种子萌发方面,被 *Stagonospora* 属内生真菌定殖的芦苇 (*Phragmites australis*) 种子,萌发率及存活率均显著高于未被内生真菌定殖的种子 (Ernst et al., 2003; Shearin et al., 2018)。 *Epichloë* 属内生真菌影响小麦 (*Triticum aestivum*) 的种子萌发且具有生态特异性。暖湿气候中,内生真菌在高温下促进种子萌发,在水分限制条件下抑制萌发;寒冷气候中,内生真菌在变温条件下促进种子萌发。这种生态型对策能降低内生真菌以及幼苗的死亡率 (Stefanoni-Rubio et al., 2022)。

在幼苗建植方面,种子内生真菌能提高四翅滨藜幼苗的建植率 (Barrow et al., 1997)。经过灭菌处理的黑麦草种子形成幼苗的活力显著降低,接种同种内生真菌幼苗活力恢复 (Ayesha et al., 2021)。

在促进植物生长方面,芦苇种子中 *Stagonospora* 属内生真菌能增加宿主植物茎长和生物量 (Shearin et al., 2018)。 *Acremonium coenophialum* 真菌不仅能增加苇状羊茅种子的重量,还能增加植物单株种子数 (Rice et al., 1990)。

在增强植物的抗逆性方面,种子内生真菌显著增强小麦种子的耐旱以及耐高温能力 (Hubbard et al., 2014)。被内生真菌感染的醉马草抗逆性增强 (李春杰等, 2018)。低盐胁迫下,被内生真菌定殖的中华羊茅、德兰臭草 (*Melica transsilvanica*)、短芒大麦草和醉马草种子的萌发率均显著高于无内生真菌定殖的种子 (旷宇等, 2016; 张晶晶等, 2017; Wang et al., 2020; Ahmad et al., 2020)。

在增强植物抗病和生物防御方面,萌发实验结果显示,具有 *Epichloë* 属种子内生真菌的老芒麦 (*E. sibiricus*) 种子能够抑制病原真菌链孢 (*Alternaria alternata*)、离蠕孢 (*Bipolaris sorokiniana*) 和小孢壳二孢 (*Ascochyta leptospora*) 的感染,且种子的萌发率高 (Li et al., 2017)。一些种子内生真菌能产生次级代谢产物,提高宿主植物的生物防御能力。禾本科植物内生真菌通过产生麦角生物碱、吲哚双萜类、吡咯并吡嗪类和吡咯化合物四大类生物碱,促进植株抵抗害虫 (李秀璋等, 2015)。三萜类物质是内生真菌的次级代谢产物之一,蛋白质组学分析表明,内生真菌-植物共生体中的三萜类物质蛋白表达量明显提高,这对植物抗病虫害有积极作用 (Li et al., 2007)。一种分离自疯草的种子内生真菌 *Undifilum oxytropis* 能合成有毒生

物碱,使采食的牲畜中毒,从而对草食牲畜形成生物防御 (Ralphs et al., 2011)。

种子内生真菌具有功能多样性,深入研究其功能对改善农作物农艺性状具潜在价值。利用种子内生真菌培育抗病虫害品种是一条作物病害绿色防控途径,未来利用有益的种子内生真菌基因组育种具有广阔的应用前景。

3.7 开发与应用

根据种子内生真菌具有垂直传播的特性,种子成为有益内生真菌的载体,赋予种子内生真菌很高的开发利用价值。通过应用现代生物技术,种子内生真菌已成为农业、制药和相关工业领域潜在的微生物资源。

在农业方面,种子内生真菌 SMCD2206、2210 制剂可提高小麦的抗旱性 (Hubbard et al., 2014)。 *Epichloë* 属种子内生真菌制剂能增强老芒麦种子萌发时对病原菌的抗性 (Li et al., 2017)。从木蝴蝶 (*Oroxylum indicum*) 种子中提取出的内生真菌 *Penicillium ochrochloron* 制剂对农作物铁的转运吸收有促进作用 (Sun et al., 2018)。在医药方面,从毛竹 (*Phyllostachys edulis*) 种子中提取的内生真菌可以高效生产竹红菌素 (hypocrellin), 制成的竹红菌素软膏具有杀菌止痒作用 (侯成林和李星秀, 2012)。从红豆杉 (*Taxus wallichiana* var. *chinensis*) 种子中分离出的内生真菌可产生紫杉醇 (taxol), 能解决红豆杉生长缓慢和紫杉醇化学合成难的问题; 并且从红豆杉种子内生真菌中大量提取紫杉醇, 制成抗癌药品, 可有效缓解医疗领域制药资源 (紫杉醇) 的紧缺状况 (李永成和陶文沂, 2008; 穆红梅, 2016)。在工业方面,从水稻 (*O. sativa*) 种子分离的稻镰状瓶霉 (*Harpophora oryzae*) 可用作液体化发酵培养基原料, 成本低廉且操作简便, 适用于工厂化生产 (林福呈等, 2022)。

上述种子内生真菌有的能改变作物的农业性状, 有的则可作为农业生物制剂, 有的还可做成菌肥菌液和种子包衣剂, 促进种子萌发和幼苗生长; 或是作为医药产品和工业生产的重要原材料, 具有广阔的应用前景。

4 研究展望

作为植物重要的共生伙伴, 种子内生真菌在促进植物

生长、增强抗逆性及生物防治等方面具有广阔的应用前景。

研究方法上, 利用光学显微镜采用苯胺蓝染色法可将种子内生真菌菌丝可视化, 利用扫描电镜可观察到种子内生真菌的结构、形态和定殖位置。利用现代分子技术, 如DNA扩增指纹(DNA amplification fingerprinting, DAF)、高通量测序(high-throughput sequencing)、荧光标记(fluorescent labeling, FL)和基因组学等方法可进行物种鉴定和多样性等方面研究。在内生真菌产生代谢产物研究方面, 利用代谢组学分析(metabolomics analysis), 可发现新的生物活性物质(Madhushree et al., 2023)。运用二代测序(next generation sequencing, NGS)以及宏基因组学(metagenomics)技术(Nischitha and Shivanna, 2024), 可识别内生微生物群落和分析内生真菌群落组成。采用全基因组测序(whole genome sequencing, WGS)技术获取微生物基因组数据, 可在个体、种群、群落和生态系统水平上研究种子内生真菌的多样性和分布等相关基因信息, 揭示种子内生真菌与植物间互作的分子机制。

研究内容上, 种子内生真菌生物学和生态学特性仍然是基础问题。种子内生真菌物种多样性、群落多样性和生态系统多样性为当前研究的热点问题, 种子内生真菌功能多样性和开发利用备受重视。现阶段多以种子内生真菌在种子萌发和幼苗建植中的功能为切入点, 展开种子内生真菌与宿主植物间互作研究。种子内生真菌与宿主植物间的互作机制非常复杂, 涉及信号传递、代谢调控和免疫反应等多个方面。未来需利用分子生物学、生物化学和基因组学等手段, 深入解析这些互作机制, 为定向调控内生真菌奠定理论基础(Li et al., 2023; Guha and Mandal Biswas, 2024)。种子内生真菌在促进植物生长和增强植物抗逆性方面具有重要作用, 可被开发成新型生物肥料和生物农药(Cai et al., 2022; 尹雁玲等, 2023)。鉴于种子内生真菌可影响植物的生长发育和抗逆性, 因此可通过调控种子内生真菌改良植物的遗传特性。例如, 通过接种内生真菌提高作物的产量和品质(Becker and Cubeta, 2024)。

展望未来, 种子内生真菌研究发展前景广阔。今后需加强不同生态系统中内生真菌多样性及深化其在植物生命周期中动态变化研究, 深入解析种子内生

真菌的功能并提高开发利用水平, 夯实我国乡土植物种子内生真菌生物学和生态学研究的的基础。在植物育种方面, 充分利用种子内生真菌的垂直传播特性, 建立互惠共生的种子-内生真菌共生体, 提高植物的生产力和抗逆性及我国植物的育种水平。在种子与种苗产业方面, 充分利用从植物种子中筛选出的有益内生真菌, 开发接种剂、孢子悬浮液、种子包衣剂, 以提高种子活力、延长种子的可利用年限。部分种子内生真菌有助于植物根系建成和养分获取, 提高植物对氮(N)和磷(P)营养的利用率, 促进植物激素和抗菌物质的产生(Barrow and Osuna, 2002; Johnston-Monje and Raizada, 2011)。采用真菌制剂促进种子内生真菌在幼苗上定殖, 可增加根的向地性、根长、根毛长度和根分支数(White et al., 2018), 为植物生产和生态建设提供优质种苗。在农业和生物医药领域, 以植物种子内生真菌为原料的微生物制剂具有改善植物健康、提高植物应激能力的效应, 有些种子内生真菌的次生代谢产物与微生物制剂有同等效果, 具有潜在开发利用价值。

作者贡献声明

古丽君: 构思并撰写论文初稿; 杨怡然: 搜集相关文献资料, 制表; 曾彦军, 李彦忠: 提出论文修改建议。

利益冲突: 所有作者均声明不存在利益冲突

Conflict of Interests: The authors declare that there is no conflict of interests

©The author(s) 2026. This is an open access article under the CC BY-NC-ND 4.0 license (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>)

参考文献

- 侯成林, 李星秀 (2012). 一株高产竹红菌素的毛竹种子内生真菌菌株及其应用. 中国专利, CN101875905B. 2012-07-25.
- 旷宇, 南志标, 田沛 (2016). 内生真菌和水引发对NaCl胁迫条件下中华羊茅种子萌发的影响. 草业学报 25(2), 160–168.
- 李春杰, 姚详, 南志标 (2018). 醉马草内生真菌共生体研究进展. 植物生态学报 42, 793–805.
- 李春杰, 郎鸣晓, 陈振江, 陈泰祥, 刘静, 金媛媛, 魏学凯 (2022). *Epichloë*内生真菌对禾草种子萌发影响研究进展. 草业学报 31(3), 192–206.

- 李秀璋, 姚祥, 李春杰, 南志标 (2015). 禾草内生真菌作为生防因子的潜力分析. *植物生态学报* **39**, 621–634.
- 李永成, 陶文沂 (2008). 内生真菌培养液对东北红豆杉细胞生长及紫杉醇合成的影响. *植物学通报* **25**, 552–558.
- 梁宇, 高玉葆 (2000). 内生真菌对植物生长发育及抗逆性的影响. *植物学通报* **17**, 52–59.
- 林福呈, 苏珍珠, 李有贵 (2022). 一种水稻内生真菌稻镰状瓶霉的工厂化液体发酵培养基及培养方法. 中国专利, CN113088458B. 2022-11-29.
- 莫亚男, 郝宝成, 杨珍, 梁剑平, 段慧荣, 尚若锋, 王学红, 张红娟, 刘宇 (2022). 产苦马豆素疯草内生真菌及苦马豆素研究进展. *动物医学进展* **43**(11), 102–107.
- 穆红梅 (2016). 一种利用红豆杉种子内生菌产生紫杉醇的方法. 中国专利, CN104073529B. 2016-10-26.
- 汪治刚 (2017). 棘豆属疯草内生真菌的生活史研究. 硕士论文. 兰州: 兰州大学. pp.18.
- 尹雁玲, 蔡然, 张功良, 杨彦涛, 刘兴宇, 沈锡辉 (2023). 植物内生菌增强植物对生物胁迫抗性的研究进展. *广西植物* **43**, 212–220.
- 张晶晶, 安沙舟, 施宠, 刘辉, 杨娇 (2017). 内生真菌侵染对盐胁迫下德兰臭草种子萌发及幼苗生理特性的影响. *中国草地学报* **39**(2), 59–64.
- 张鹏, 任茜, 孟思宇, 魏小星, 鲍根生 (2022). 内生真菌对盐胁迫下紫花针茅种子萌发和幼苗生长的研究. *草业学报* **31**(10), 110–121.
- 赵晓静, 王萍, 李秀璋, 古丽君, 李春杰 (2015). 内生真菌在禾草体内的分布特征. *草业科学* **32**, 1206–1215.
- 周启武, 路浩, 何平, 严杜建, 赵宝玉, 张樑, 温伟利, 杨晓雯 (2013). 小花棘豆(*Oxytropis glabra* DC)内生真菌的分布特点. *微生物学报* **53**, 478–485.
- Afkhami ME, Rudgers JA (2008). Symbiosis lost: imperfect vertical transmission of fungal endophytes in grasses. *Am Nat* **172**, 405–416.
- Ahmad RZ, Khalid R, Aqeel M, Ameen F, Li CJ (2020). Fungal endophytes trigger *Achnatherum inebrians* germination ability against environmental stresses. *S Afr J Bot* **134**, 230–236.
- Ayesha MS, Suryanarayanan TS, Nataraja KN, Prasad SR, Shaanker RU (2021). Seed treatment with systemic fungicides: time for review. *Front Plant Sci* **12**, 654512.
- Bacon CW, White JF Jr (2000). *Microbial Endophytes*. Boca Raton: CRC Press. pp. 465–478.
- Baker KF, Smith SH (1966). Dynamics of seed transmission of plant pathogens. *Annu Rev Phytopathol* **4**, 311–332.
- Barret M, Guimbaud JF, Darrasse A, Jacques MA (2016). Plant microbiota affects seed transmission of phytopathogenic microorganisms. *Mol Plant Pathol* **17**, 791–795.
- Barrow JR, Havstad KM, Hubstenberger J, McCaslin BD (1997). Seed-borne fungal endophytes on fourwing saltbush, *Atriplex canescens*. *Arid Soil Res Rehabil* **11**, 307–314.
- Barrow JR, Osuna P (2002). Phosphorus solubilization and uptake by dark septate fungi in fourwing saltbush, *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. *J Arid Environ* **51**, 449–459.
- Becker LE, Cubeta MA (2024). The contribution of beneficial wheat seed fungal communities beyond disease-causing fungi: advancing heritable mycobiome-based plant breeding. *Environ Microbiol Rep* **16**, e70004.
- Bose SR (1947). Hereditary (seed-borne) symbiosis in *Casuarina equisetifolia* forst. *Nature* **159**, 512–514.
- Bournsnel JG (1950). The symbiotic seed-borne fungus in the Cistaceae: I. Distribution and function of the fungus in the seeding and in the tissues of the mature plant. *Ann Bot* **14**, 217–243.
- Cabral D, Stone JK, Carroll GC (1993). The internal mycobiota of *Juncus* spp.: microscopic and cultural observations of infection patterns. *Mycol Res* **97**, 367–376.
- Cai Y, Nie Y, Gao Y, Huang B (2022). Natural populations of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* in Chinese forest ecosystems are diverse and reveal equal frequencies of mating types within phylogenetic species. *Fungal Ecol* **56**, 101139.
- Chandel A, Mann R, Kaur J, Norton S, Auer D, Edwards J, Spangenberg G, Sawbridge T (2022). The role of soil microbial diversity in the conservation of native seed bacterial microbiomes. *Microorganisms* **10**, 750.
- Chen YQ, Su KQ, Li CJ, White JF (2021). Interactive effects of *Epichloë* endophyte, dormancy-breaking treatments and geographic origin on seed germination of *Achnatherum inebrians*. *Microorganisms* **9**, 2183.
- Cheplick GP (2017). Persistence of endophytic fungi in cultivars of *Lolium perenne* grown from seeds stored for 22 years. *Am J Bot* **104**, 627–631.
- Chun YS, Kim SY, Kim M, Lim JY, Shin BK, Kim YS, Lee DY, Seo JA, Choi HK (2021). Mycobiome analysis for distinguishing the geographical origins of sesame seeds. *Food Res Int* **143**, 110271.
- Cope-Selby N, Cookson A, Squance M, Donnison I, Flavell R, Farrar K (2017). Endophytic bacteria in *Miscanthus* seed: implications for germination, vertical inheritance of endophytes, plant evolution and breeding. *GCB Bioenergy* **9**, 57–77.

- Crocker EV, Karp MA, Nelson EB** (2015). Virulence of oomycete pathogens from *Phragmites australis*-invaded and noninvaded soils to seedlings of wetland plant species. *Ecol Evol* **5**, 2127–2139.
- Ernst M, Mendgen KW, Wirsel SGR** (2003). Endophytic fungal mutualists: seed-borne *Stagonospora* spp. enhance reed biomass production in axenic microcosms. *Mol Plant Microbe Interact* **16**, 580–587.
- Ewald PW** (1987). Transmission modes and evolution of the parasitism-mutualism continuum. *Ann NY Acad Sci* **503**, 295–306.
- Freeman EM** (1902). The seed fungus of *Lolium temulentum* L., the Darnel. *Proc R Soc* **71**, 27–30.
- Guha T, Mandal Biswas S** (2024). Recent progress in the role of seed endophytic bacteria as plant growth-promoting microorganisms and biocontrol agents. *World J Microbiol Biotechnol* **40**, 218.
- Hardoim PR, van Overbeek LS, Berg G, Pirttilä AM, Compant S, Campisano A, Döring M, Sessitsch A** (2015). The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiol Mol Biol Rev* **79**, 293–320.
- Hinton DM, Bacon CW** (1985). The distribution and ultrastructure of the endophyte of toxic tall fescue. *Can J Bot* **63**, 36–42.
- Hodgson S, de Cates C, Hodgson J, Morley NJ, Sutton BC, Gange AC** (2014). Vertical transmission of fungal endophytes is widespread in forbs. *Ecol Evol* **4**, 1199–1208.
- Hubbard M, Germida JJ, Vujanovic V** (2014). Fungal endophytes enhance wheat heat and drought tolerance in terms of grain yield and second-generation seed viability. *J Appl Microbiol* **116**, 109–122.
- Idbella M, Bonanomi G, De Filippis F, Amor G, Chouyia FE, Fectali T, Mazzoleni S** (2021). Contrasting effects of *Rhizophagus irregularis* versus bacterial and fungal seed endophytes on *Trifolium repens* plant-soil feedback. *Mycorrhiza* **31**, 103–115.
- Johnston-Monje D, Raizada MN** (2011). Conservation and diversity of seed associated endophytes in *Zea* across boundaries of evolution, ethnography and ecology. *PLoS One* **6**, e20396.
- Kleczewski NM, Bauer JT, Bever JD, Clay K, Reynolds HL** (2012). A survey of endophytic fungi of switchgrass (*Panicum virgatum*) in the Midwest, and their putative roles in plant growth. *Fungal Ecol* **5**, 521–529.
- Laihonen M, Saikkonen K, Helander M, Vázquez De Al-dana BR, Zabalgoceazcoa I, Fuchs B** (2022). *Epichloë* endophyte-promoted seed pathogen increases host grass resistance against insect herbivory. *Front Microbiol* **12**, 786619.
- Leuchtmann A, Schmidt D, Bush LP** (2000). Different levels of protective alkaloids in grasses with stroma-forming and seed-transmitted *Epichloë/Neotyphodium* endophytes. *J Chem Ecol* **26**, 1025–1036.
- Li CJ, Gao JH, Nan ZB** (2007). Interactions of *Neotyphodium gansuense*, *Achnatherum inebrians*, and plant-pathogenic fungi. *Mycol Res* **111**, 1220–1227.
- Li XZ, Simpson WR, Song ML, Bao GS, Niu XL, Zhang ZH, Xu HF, Liu X, Li YL, Li CJ** (2020). Effects of seed moisture content and *Epichloë* endophyte on germination and physiology of *Achnatherum inebrians*. *S Afr J Bot* **134**, 407–414.
- Li XZ, Song ML, Yao X, Chai Q, Simpson WR, Li CJ, Nan ZB** (2017). The effect of seed-borne fungi and *Epichloë* endophyte on seed germination and biomass of *Elymus sibiricus*. *Front Microbiol* **8**, 2488.
- Li ZG, Xiong KY, Wen WE, Li L, Xu DL** (2023). Functional endophytes regulating plant secondary metabolism: current status, prospects and applications. *Int J Mol Sci* **24**, 1153.
- Madhushree HN, Siddeeqh S, Nayuni S, Parthasarathy R, Sruthi D, Jayabaskaran C, Benjarwad A, Rao HCY** (2023). Exploring the potential of fungal endophytes: a quintessential source for novel secondary metabolites and beneficial aspects. In: Sharma VK, Kumar A, Passarini MRZ, Parmar S, Singh VK, eds. *Microbial Inoculants*. San Diego: Academic Press. pp. 337–354.
- Martin T** (1996). Seedborne diseases and their control: principles and practice: R.B. Maude. CAB international. *Crop Prot* **15**, 594.
- Müller G, Horstmeyer L, Rönneburg T, van Kleunen M, Dawson W** (2016). Alien and native plant establishment in grassland communities is more strongly affected by disturbance than above- and below-ground enemies. *J Ecol* **104**, 1233–1242.
- Munkvold GP** (2009). Seed pathology progress in academia and industry. *Annu Rev Phytopathol* **47**, 285–311.
- Nelson EB** (2004). Microbial dynamics and interactions in the spermosphere. *Annu Rev Phytopathol* **42**, 271–309.
- Nelson EB** (2018). The seed microbiome: origins, interactions, and impacts. *Plant Soil* **422**, 7–34.
- Nischitha R, Shivanna MB** (2024). Comparative metagenomic analyses of endophytic fungi assemblages in shoot

- and root regions of *Heteropogon contortus*. *Proc Natl Acad Sci India Sect B Biol Sci* **94**, 161–167.
- Oldrup E, McLain-Romero J, Padilla A, Moya A, Gardner D, Creamer R** (2010). Localization of endophytic *Undifilum* fungi in locoweed seed and influence of environmental parameters on a locoweed *in vitro* culture system. *Botany* **88**, 512–521.
- Panaccione DG, Beaulieu WT, Cook D** (2014). Bioactive alkaloids in vertically transmitted fungal endophytes. *Funct Ecol* **28**, 299–314.
- Petrini O** (1991). Fungal endophytes of tree leaves. In: Andrews JH, Hirano SS, eds. *Microbial Ecology of Leaves*. New York: Springer. pp. 179–197.
- Philpison MN, Christey MC** (1986). The relationship of host and endophyte during flowering, seed formation, and germination of *Lolium perenne*. *New Zeal J Bot* **24**, 125–134.
- Qin Y, Pan XY, Yuan ZL** (2016). Seed endophytic microbiota in a coastal plant and phytobeneficial properties of the fungus *Cladosporium cladosporioides*. *Fungal Ecol* **24**, 53–60.
- Ralphs MH, Cook D, Gardner DR, Grum DS** (2011). Transmission of the locoweed endophyte to the next generation of plants. *Fungal Ecol* **4**, 251–255.
- Rayner MC** (1913). The ecology of *Calluna vulgaris*. *New Phytol* **12**, 59–78.
- Rayner MC** (1915). Obligate symbiosis in *Calluna vulgaris*. *Ann Bot* **29**, 97–98.
- Rice JS, Pinkerton BW, Stringer WC, Undersander DJ** (1990). Seed production in tall fescue as affected by fungal endophyte. *Crop Sci* **30**, 1303–1305.
- Roberts EL, Mormile B, Adamchek C** (2019). Fitness attributes of bacterial and fungal seed endophytes of tall fescue. In: Verma SK, White JF Jr, eds. *Seed Endophytes*. Cham: Springer. pp. 259–271.
- Rochefort A, Simonin M, Marais C, Guillerme-Erckelboudt AY, Barret M, Sarniguet A** (2021). Transmission of seed and soil microbiota to seedling. *Msystems* **6**, e0044621.
- Rodriguez RJ, White JF Jr, Arnold AE, Redman RS** (2009). Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytol* **182**, 314–330.
- Rudgers JA, Afkhami ME, Rúa MA, Davitt AJ, Hammer S, Huguet VM** (2009). A fungus among us: broad patterns of endophyte distribution in the grasses. *Ecology* **90**, 1531–1539.
- Schardl CL, Leuchtman A, Spiering MJ** (2004). Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. *Annu Rev Plant Biol* **55**, 315–340.
- Schulz B, Boyle C** (2005). The endophytic continuum. *Mycol Res* **109**, 661–686.
- Shade A, Jacques MA, Barret M** (2017). Ecological patterns of seed microbiome diversity, transmission, and assembly. *Curr Opin Microbiol* **37**, 15–22.
- Shahzad R, Khan AL, Bilal S, Asaf S, Lee IJ** (2018). What is there in seeds? Vertically transmitted endophytic resources for sustainable improvement in plant growth. *Front Plant Sci* **9**, 24.
- Shearin ZRC, Filipek M, Desai R, Bickford WA, Kowalski KP, Clay K** (2018). Fungal endophytes from seeds of invasive, non-native *Phragmites australis* and their potential role in germination and seedling growth. *Plant Soil* **422**, 183–194.
- Siegel MR, Johnson MC, Varney DR, Nesmith WC, Buckner RC, Bush LP, Burrus II LP, Jones TA, Boling JA** (1984). A fungal endophyte in tall fescue: incidence and dissemination. *Phytopathology* **74**, 932–937.
- Staley JT, Konopka A** (1985). Measurement of *in situ* activities of nonphotosynthetic microorganisms in aquatic and terrestrial habitats. *Annu Rev Microbiol* **39**, 321–346.
- Stefanoni-Rubio PJ, Gundel PE, Novas MV, Iannone LJ** (2022). Ecotype-specific effects of fungal endophytes on germination responses of seeds of the South American wild forage grass *Bromus auleticus*. *Ann Appl Biol* **180**, 247–258.
- Sun BT, Akutse KS, Xia XF, Chen JH, Ai X, Tang Y, Wang Q, Feng BW, Goettel MS, You MS** (2018). Endophytic effects of *Aspergillus oryzae* on radish (*Raphanus sativus*) and its herbivore, *Plutella xylostella*. *Planta* **248**, 705–714.
- Tanaka A, Takemoto D, Chujo T, Scott B** (2012). Fungal endophytes of grasses. *Curr Opin Plant Biol* **15**, 462–468.
- Thorne JH** (1985). Phloem unloading of C and N assimilates in developing seeds. *Annu Rev Plant Physiol* **36**, 317–343.
- Verma VS, Khan AM** (1965). Fungi associated with sorghum seeds. *Mycopathol Mycol Appl* **27**, 314–320.
- Wang RT, Zhang QC, Ju MX, Yan SY, Zhang QQ, Gu PW** (2022). The endophytic fungi diversity, community structure, and ecological function prediction of *Sophora alopecuroides* in Ningxia, China. *Microorganisms* **10**, 2099.
- Wang ZF, Li CJ, White J** (2020). Effects of *Epichloë* endophyte infection on growth, physiological properties and seed germination of wild barley under saline conditions. *J Agron Crop Sci* **206**, 43–51.

Welty RE, Craig AM, Azevedo MD (1994). Variability of ergovaline in seeds and straw and endophyte infection in seeds among endophyte-infected genotypes of tall fescue. *Plant Dis* **78**, 845–849.

White JF, Kingsley KI, Kowalski KP, Irizarry I, Micci A, Soares MA, Bergen MS (2018). Disease protection and allelopathic interactions of seed-transmitted endophytic pseudomonads of invasive reed grass (*Phragmites australis*). *Plant Soil* **422**, 195–208.

Yan K, Pei ZH, Meng LN, Zheng Y, Wang L, Feng RZ, Li QZ, Liu Y, Zhao XM, Wei Q, El-Sappah AH, Abbas M (2022). Determination of community structure and diversity of seed-vectored endophytic fungi in *Alpinia zerumbet*. *Front Microbiol* **13**, 814864.

Yang HJ, Ye WW, Ma JX, Zeng DD, Rong ZY, Xu M, Wang YC, Zheng XB (2018). Endophytic fungal communities associated with field-grown soybean roots and seeds in the Huang-Huai region of China. *PeerJ* **6**, e4713.

Research Progress and Development Trend of Seed Endophytic Fungi

Lijun Gu^{1,2}, Yanjun Zeng^{1,2*}, Yiran Yang¹, Yanzhong Li^{1,2}

¹College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China; ²State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-Ecosystems, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract Seed endophytic fungi are a type of fungi that spread through vertical and horizontal transmission, and have a mutualistic symbiotic relationship with host plants. They can be classified into three types based on their colonization sites and output characteristics. Currently, research on endophytic fungi in seeds mainly focuses on the Poaceae and Fabaceae plants. Seed endophytic fungi exhibit species diversity and community diversity, which not only manifest in the interspecies of plants, but also in different tissues of plants. Seed endophytic fungi have diverse functions, which can affect soil properties, improve seed germination, assist in seedling establishment, promote plant growth, enhance plant stress resistance, and influence plant community structure. Detecting and identifying species are the foundation of research on endophytic fungi in seeds, and illustrating the structure of seeds and the colonization sites of fungi are the preliminary and basic work for detecting endophytic fungi in seeds. Currently, the research on seed endophytic fungi mainly includes identifying its species and their diversity, functions and roles in the host's life history, and development and utilization. In terms of research methods, scanning electron microscopy can be used to observe the structure, morphology, and colonization location of fungi; whole-genome sequencing (WGS) technology can obtain microbial genome data and reveal the molecular mechanisms of interaction between seed endophytic fungi and plants. In terms of research content, species diversity, community diversity, ecosystem diversity, and development and utilization of seed endophytic fungi have become hot issues. Looking to the future, research on seed endophytic fungi is a field with great development prospects.

Key words functional diversity, seed endophytic fungi, seed structure, species diversity, vertical transmission

Gu LJ, Zeng YJ, Yang YR, Li YZ (2026). Research progress and development trend of seed endophytic fungi. *Chin Bull Bot* **61**, 313–323.

* Author for correspondence. E-mail: zengyj@lzu.edu.cn

(责任编辑: 孙冬花)

附表 1 37科植物中部分植物种子类型和附属物基本信息

Appendix table 1 Basic information on seed types and appendages of selective plants in 37 families

附表 2 近年 23 篇有关植物种子内生真菌研究文献中宿主植物科、属、种与种子内生真菌及其功能

Appendix table 2 The host plant families, genera, species, seed endophytic fungi and their functions were reviewed in 23 literatures on endophytic fungi in plant seeds in recent years

<https://www.sciengine.com/CBB/doi/10.11983/CBB25050>