

植物与微生物互作的新兴挑战与农业应用的研究进展

曾 威¹, 张玉成², 张军生³, 魏宝阳¹

¹湖南农业大学生物科学技术学院, 湖南 长沙

²中国科学院计算机技术研究所, 北京

³怀化金烁农业科技有限公司, 湖南 怀化

收稿日期: 2025年11月30日; 录用日期: 2026年2月5日; 发布日期: 2026年2月14日

摘 要

植物与微生物之间构建了复杂而动态的互作网络, 广泛分布于叶际、内生组织及根际等不同生态位。与相对受限的叶际和内生群落相比, 根际因其独特的营养与信号环境, 被认为是植物最重要的微生物热点。植物根系分泌物通过释放次生代谢物和小分子信号, 能够选择性地招募有益微生物来重塑群落结构并增强植物的营养吸收、激素调控和抗逆性。本研究探究根系分泌物作为关键的信号介质选择性地招募有益微生物来重塑根际群落结构, 并通过系统回顾共生微生物和促生菌分泌植物激素类似物和次级代谢产物来调控宿主的根系发育、养分获取和抗逆性。本研究还讨论了新兴植物病原体通过快速进化对植物健康构成的重大威胁, 利用多组学技术深入解析这一复杂调控网络。本研究系统整合了根际分泌物介导的微生物组装与胁迫耐受性的分子调控机制, 这为未来通过精准调控植物微生物组来提高作物在不利环境下的适应性与生态系统稳定性提供坚实的理论基础。

关键词

植物, 微生物, 相互作用, 根际

Emerging Challenges and Research Progress in Agricultural Applications of Plant-Microbe Interactions

Wei Zeng¹, Yucheng Zhang², Junsheng Zhang³, Baoyang Wei¹

¹College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha Hunan

²Institute of Computing Technology, Chinese Academy of Sciences, Beijing

³Huaihua Jinshuo Agricultural Technology Co., Ltd., Huaihua Hunan

文章引用: 曾威, 张玉成, 张军生, 魏宝阳. 植物与微生物互作的新兴挑战与农业应用的研究进展[J]. 生物过程, 2026, 16(1): 1-10. DOI: 10.12677/bp.2026.161001

Abstract

Plants and microorganisms form a complex and dynamic interaction network, widely distributed across different ecological niches such as the phyllosphere, endophytic tissues, and rhizosphere. Compared to the relatively limited phyllosphere and endophytic communities, the rhizosphere, due to its unique nutritional and signaling environment, is considered the most important microbial hotspot for plants. Plant root exudates, through the release of secondary metabolites and small molecule signals, can selectively recruit beneficial microorganisms to reshape community structure and enhance plant nutrient uptake, hormone regulation and stress resistance. This study explores how root exudates, as key signaling mediators, selectively recruit beneficial microorganisms to reshape rhizosphere community structure. It also systematically reviews how symbiotic microorganisms and growth-promoting bacteria regulate host root development, nutrient acquisition, and stress resistance through the secretion of plant hormone analogs and secondary metabolites. Furthermore, this study discusses the significant threats to plant health posed by emerging plant pathogens through rapid evolution, using multi-omics technologies to deeply elucidate this complex regulatory network. This research systematically integrates the molecular regulatory mechanisms of rhizosphere exudate-mediated microbial assembly and stress tolerance, providing a solid theoretical foundation for future research on precisely regulating the plant microbiome to improve crop adaptability and ecosystem stability under adverse environments.

Keywords

Plants, Microorganisms, Interactions, Rhizosphere

Copyright © 2026 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/>



Open Access

1. 引言

植物的地上和地下均存在多样化的微生物群落，它们与宿主形成互利共生、寄生或中性关系。根据其生态位不同，这些微生物可分为 3 大类，分别是定殖于叶片和茎秆表面的叶际和茎际菌群，侵入组织内部的内生菌和定殖于根际的微生物群落[1]。植物的根际因其独特的营养和信号环境，被认为是最复杂和最活跃的微生物热点区域。植物根部分泌的多种化学物质(如糖类、有机酸和次生代谢物)能够吸引特定的微生物定殖，并在群落组装过程中发挥选择作用[2]。这些被招募的微生物不仅影响植物的养分吸收和生长发育，还在抵御病原体入侵和增强宿主免疫方面起着关键作用。因此，植物与微生物之间的互动不仅仅是单向关系，而是构建了一个复杂的生态网络。

根际微生物群落的多样性和动态性受到多种环境因子的调控。土壤的物理化学性质(如 pH、含水量、有机质含量)和气候变化引发的温度、降雨和氧气供给波动，都会影响微生物的结构和功能[3] [4]。此外，农业管理方式(如施肥、耕作和轮作制度)也会改变土壤微生物群落，这会影响植物的适应性和抗逆性[5]。研究表明适应胁迫环境的有益微生物不仅能改善土壤健康和肥力，还能提高植物在干旱、盐碱和高温等不利条件下的耐受性[6]。而且地上生物因子(如植食性昆虫和病原体)也会通过改变植物防御信号和代谢途径，间接塑造地下微生物群落的组成和功能。

近年来,随着分子生物学和组学技术的发展,植物-微生物互作研究进入了一个新的阶段。高通量测序、宏基因组学、代谢组学和单细胞组学等手段,为解析植物微生物组的多样性、功能潜力和动态调控机制提供了强有力的工具[7]。尽管植物微生物组学取得了巨大进展,但将组学数据转化为可持续农业实践面临挑战,尤其是在多重胁迫背景下,地上与地下微生物群落间复杂的信号传导与功能互补机制,尚未得到系统性解析,阻碍了精准的微生物组调控应用。本文通过系统地回顾植物-微生物互作的最新进展,重点聚焦根际微生物在营养循环、免疫诱导和胁迫耐受性中的核心作用,并整合分析新兴植物病原体的挑战,这为通过调控植物微生物组来提高作物适应性和生态系统稳定性提供系统性理论框架。

2. 植物的微生物

2.1. 植物的地上微生物

内生和附生微生物群能够在植物的多种地上组织中定植和栖息,如叶片、花朵和果实[8]。叶际微生物(Phyllosphere microbiota)是附生于植物外部表面的生物群体,其群落结构和功能通常受外部环境因素的显著影响[9]。这些叶际生物既可能以共生或互利的方式存在,也可能表现为潜在的病原体。由于叶际环境的特殊性,该生态位常被认为是一个严酷且动态不稳定的生境,呈现出类似寡营养的特征,如碳源和氮源的匮乏,光照、紫外辐射、温度变化和干燥等一系列物理化学胁迫。微生物在叶际环境中的存活与适应能力,取决于它们对空气、水分、土壤颗粒、动物和昆虫传播等多重因素的响应机制。已有研究认为许多叶际细菌依赖次级代谢产物和特殊的碳氮代谢途径在这种极端环境中维持生长,而某些真菌则通过形成厚壁孢子和抗紫外色素来增强存活能力[10]。而内生微生物(Endogenous microbiota)则能够通过木质部和气生组织获得系统性营养供给[11],其分布模式在很大程度上受宿主组织营养成分及代谢活动的调控。

大量研究表明内生菌群与叶际群落在系统发育和群落组成上存在显著差异。在番茄植株中,茎和叶上的优势菌群是不动杆菌属(*Acinetobacter*) [12],而黄单胞菌属(*Xanthomonas*)、根瘤菌属(*Rhizobium*)、甲基杆菌属(*Methylobacterium*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*)则是番茄的茎和叶组织中的优势菌群。而在生菜叶际群落中,芽孢杆菌属(*Bacillus*)和泛菌属(*Pantoea*)占据主导地位[13]。在马铃薯叶际中,德沃斯氏菌属(*Devosia*)、双杆菌属(*Dyadobacter*)和土地杆菌属(*Pedobacter*)更具优势,而菠菜叶际则主要由假单胞菌主导。在另一项关于玉米的研究中鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas*)与甲基杆菌(*Methylobacterium*)为叶际主要优势菌属[14]。这些观察结果发现不同植物宿主的叶际群落特征不仅取决于植物器官类型,还受到地理位置、组织营养特性以及土壤物理化学性质的影响。在番茄的内生菌群中,不动杆菌属、肠杆菌属(*Enterobacter*)、假单胞菌属和泛菌属被鉴定为最常见的核心菌群,并在不同组织中呈现差异化的丰度分布[15]。Alekkett 等人[16]在苹果花的研究中同样发现了假单胞菌和肠杆菌科的属群,而假单胞菌在苹果、葡萄柚和南瓜等多种果树花器官中均为最丰富的定植菌。

附生微生物可以抵御宿主组织产生的抗菌化合物和免疫化学物质,还能通过竞争排斥的方式与其他微生物进行相互作用[17]。在烟草叶际中,部分附生细菌被发现具有降解 N-酰基高丝氨酸内酯(Acyl high-serine lactone, AHL)及干扰群体感应信号的能力,这表明复杂的信号调控网络可能参与了叶际群落的形成与稳定性[18]。此外,附生菌往往通过进化出胞外多糖的合成或群落聚集的策略来增强其附着性和抗干旱性[19]。有研究发现某些附生微生物能够分泌植物激素样化合物(如吲哚-3-乙酸, IAA) [20],通过促进宿主细胞壁松弛和释放细胞壁糖类来改变植物生理状态来影响宿主的生长发育。

2.2. 植物的地下微生物

植物的根际是植物与土壤环境相互作用的核心媒介,由根分泌物主导形成,吸引并招募多种微生

物来构建起一个复杂的微生物库[21]。根际微生物之间的相互作用形式多样,如共栖、寄生、偏害、腐生和互利共生关系。这些根际微生物可以影响植物的养分吸收与生长发育,还可以间接调控地上部活动,并与土壤宏观群落保持动态联系[22]。关于植物根际的微生物群从大土壤库中被筛选出来,学者提出了两种主要机制,分别是中性机制与生态位机制。中性机制认为土壤中大多数微生物都能够利用广泛的生态位,其分布主要受限于扩散距离与随机招募参数[23]。而生态位机制则强调环境因子对群落结构的选择性作用,如土壤养分、湿度、pH 和温度。越来越多的实验证据支持生态位机制的重要性[24]。在谷类作物的根际中,微生物的多样性和丰度与根际的生态空间密切相关。而在兰科植物研究中发现,从种子萌发到建群、繁殖及存活均高度依赖于兰花菌根真菌(Orchid mycorrhizal fungi, OMF),其组成与丰度的变化直接影响兰花的扩散与适应性[25]。

根系分泌物是驱动根际微生物招募的关键因子,其主要成分为氨基酸、角质单体、类黄酮、激素、有机酸、多酚、糖类及其他营养物质,这些物质不仅调节微生物的基因表达,还作为信号分子诱导定殖[8]。玉米根部分泌的苯并恶嗪类化合物(Benzoxazinoids)被证实能够特异性抑制放线菌和变形菌[21]。在分子机制层面,根系通过启动生物膜形成、趋化性、运动性、解毒及多糖降解等过程来促进根际群落建立[26]。而微生物通过交叉供养进一步扩展群落,并在根表形成稳定的生物膜。

除了外部根际微生物群落外,植物体内还存在大量内生微生物,其定殖过程同样受到根系分泌物的调控。这些内生菌在农业和生态学中具有重要作用。印度梨形霉(*Piriformospora indica*)能够显著提高植物的磷吸收能力,并增强其对盐胁迫和病原菌的抵抗力[27],而且该研究发现印度梨形霉的环孢素 A 样蛋白在烟草中过表达后可增强其耐盐性。当印度梨形霉与褐球固氮菌(*Azotobacter chroococcum*)共同作用时,两者可以表现出协同效应来促进养分获取。此外,在番茄中,非致病性尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)可有效降低根结线虫的发生率[28],而对番茄施用生物炭能够吸附根系分泌物,并对青枯假单胞菌(*Ralstonia solanacearum*)产生趋化信号来抑制其群体运动。类似的现象也在水稻[29]和拟南芥[30]等模式植物中被发现,这表明了根际与内生菌群在病害抑制中的重要作用。

3. 植物根系与微生物相互作用

植物的根系和微生物主要有两种相互作用,分别是共生与寄生,如根际细菌-豆科植物、放线菌-根系、菌根真菌-根系和其他根-微生物[13][31]。其中最为典型的是豆科植物与根际固氮细菌之间的共生关系,豆科植物与根瘤菌之间的相互作用是典型的互利共生模式。根瘤菌通过分泌结瘤因子(Nod factors)被宿主植物识别来诱导中柱鞘和皮层细胞发生分化来形成根瘤[32]。在这一器官内,细菌将大气氮(N_2)转化为氨,并供宿主用于氨基酸和蛋白质合成。但是该过程受到氮素充足条件下的反馈抑制来避免不必要的能量消耗。

由于根瘤菌与宿主的专一性,不同模式生物成为研究其分子机制的经典系统,如蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)-草木樨中华根瘤菌(*Sinorhizobium meliloti*) [33]、百脉根(*Lotus japonicus*)-百脉根根瘤菌(*Mesorhizobium loti*) [34]、大豆(*Glycine max*)-慢生型大豆根瘤菌(*Bradyrhizobium japonicum*) [35]。研究发现豆科植物根部分泌的黄酮类化合物可激活 NodD 蛋白,诱导 Sym 质粒上的结瘤基因表达,这也是根瘤菌宿主专一性的重要分子基础[35]。在结瘤过程中,根瘤菌能够调节宿主信号通路和防御反应。在蒺藜苜蓿中乙烯信号通路突变体表现出过度结瘤现象,这表明乙烯在调控共生与免疫反应平衡中具有关键作用[33]。此外,根瘤菌诱导的钙依赖性蛋白激酶(Calcium-dependent protein kinase, CDPK)、过氧化物酶、脂氧合酶、磷脂酶和凝集素等蛋白质被认为参与了早期侵染与信号转导。虽然宿主需抑制免疫反应以保证结瘤成功,但在草木樨中华根瘤菌定殖的根系中仍检测到病程相关蛋白(Pathogenesis-related proteins, PR10),表明防御相关信号在共生关系中被精细调控[36]。

除根瘤菌外,放线菌也能与宿主形成固氮共生,主要见于桉木科、木麻黄科等植物[37]。蛋白质组学研究发现桉木弗兰克氏菌(*Frankia alni*)在与桉木形成共生时分泌大量水解酶类蛋白质[37],表明其在根际侵染及养分交换中发挥重要作用。菌根真菌广泛存在于被子植物和裸子植物中,其中丛枝菌根(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)在农业生态系统中最为重要[38]。AMF 能够侵入根皮层细胞,形成特化结构以实现养分交换。植物为其提供碳源和脂质,而 AMF 则反馈提供磷等关键营养。除传统的固氮菌与菌根真菌外,植物根系还与木霉(*Trichoderma*)等真菌形成互利关系。木霉作为典型的生防真菌,能够通过分泌几丁质酶、蛋白酶等降解病原菌细胞壁来抑制其生长[39]。此外,木霉还可诱导植物免疫相关通路,促进抗性蛋白和激素合成来提升植物整体抗病性与生长潜力。

4. 根际微生物的功能

土壤微生物通过多种机制参与植物的生长发育、养分获取以及对生物和非生物胁迫的响应,这些作用主要依赖于复杂的相互作用与化学信号调控。近年来,越来越多的研究从分子机制和群落生态学层面揭示了根际微生物在植物健康与土壤生态系统稳定性中的核心功能。

4.1. 植物激素与生长发育

根际微生物最突出的功能之一是通过分泌植物激素及其类似物来促进宿主生长。研究发现假单胞菌、伯克霍尔德菌和泛菌等促生菌能够合成生长素(Indole-3-acetic acid, IAA)、赤霉素、细胞分裂素和 1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶来调控根系发育与胁迫响应[21] [40]。IAA 在根毛伸长和根瘤形成中起关键作用,而病原体中过量的 IAA 与毒力密切相关,如根癌农杆菌(*Agrobacterium tumefaciens*)诱导肿瘤形成的过程依赖于 IAA 的分泌[41]。

乙烯在植物-微生物互作中也具有双重作用,它不仅在植物防御和胁迫管理中发挥作用,乙烯水平的改变会影响根际微生物群落结构[42]。利用乙烯信号缺陷型拟南芥突变体的研究发现乙烯与细菌群落多样性之间存在密切联系,但其机制受到其他激素交互作用的调控而更为复杂[42]。此外,1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶产生菌能够缓解乙烯对植物生长的抑制作用来帮助植物在盐胁迫和干旱条件下维持正常发育[43]。

4.2. 营养获取与土壤养分循环

根际微生物在土壤养分的循环和吸收中具有核心作用,是天然的生物肥料。促生根际细菌(Plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)能通过固氮、磷溶解、钾释放和铁载体分泌等机制提高植物养分获取[44]。结瘤因子与受体样激酶的相互作用能够启动信号级联,促进固氮菌与豆科植物之间的共生关系[32]。而且 IAA 分泌菌株可增强根毛形成来增加养分吸收表面积[45]。

一些细菌还通过次生代谢产物影响养分获取与植物防御。枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)菌株在分泌铁的同时激活植物缺铁应答来提高叶片中的铁积累[43]。副丝状芽孢杆菌和苏云金芽孢杆菌也能通过磷溶解、固氮及 IAA 产生促进宿主生长,其作用通常依赖于多种代谢物的协同效应[46]。这表明营养获取不仅依赖于单一菌株,而是由整个微生物群落共同调控的结果。

4.3. 微生物防御与抗病机制

根际菌群在植物防御中发挥了微生物盾牌的功能,它们通过产生抗生素、铁载体、挥发性有机化合物和信号分子抑制病原体定殖来减少化学农药的使用[47]。假单胞菌产生的 2,4-二乙酰基苯并呋喃可诱导系统抗性,而芽孢杆菌与假单胞菌产生的环状脂肽(如表面活性素和伊枯草菌素)则能直接抑制真菌病原体。此外,群体感应调控的酶在病害抑制中发挥重要作用[26]。放线菌、沙雷氏菌等土壤微生物也能通过

获得性抗性和系统抗性共同增强宿主的系统性抗性[48]。这些研究表明微生物不仅通过竞争和拮抗作用抑制病原体，还能通过激活植物内源防御机制形成持久的保护效果。

5. 新兴植物病原体的挑战

植物与微生物的相互作用兼具双重性，不仅有助于促进植物生长和增强抗逆性，还可能导致疾病暴发[49]。当前农业面临的一个突出挑战是新兴植物病原体的不断涌现，它们通过快速进化形成新的毒力机制能够逃避宿主的先天免疫系统。已有研究表明植物病原体与宿主之间长期处于军备竞赛状态，这一共同进化过程使部分病原体能够扩展宿主范围，并在原有宿主和新宿主中引发疾病[50]。黄单胞菌属(*Xanthomonas*)细菌和镰刀菌属(*Fusarium*)真菌在近年来的扩散过程中均表现出宿主谱的扩大和致病力的增强[51]。

新兴病原体的出现机制多种多样，主要有 4 种表现形式，分别是潜在的内生菌或地方性微生物在特定条件下转变为病原体；病原体通过突变或基因水平转移获得新的毒力因子；微生物被引入新的生态系统并在无抗性植物上引发流行病；昆虫或线虫等媒介生物传播病原体加速了疾病的扩散[52]。此外，病害的发生常常涉及复杂的三方或多方互作关系，如病原体之间的互作、植物-病原体互作以及植物-昆虫-病原体互作，这些过程均可能受到环境因子的显著影响[53]。

全球化贸易与农业产品的跨境流动也为病原体传播提供了途径，即使在严格的检疫制度下，新的有害生物仍不断出现[54]。近年来，随着组学技术的快速发展，大规模的基因组与转录组数据为揭示新兴病原体的进化和适应机制提供了新的视角。比较基因组学与群体基因组学的应用表明，许多病原体基因组表现出快速的进化速率，尤其是在编码效应蛋白和毒力因子的区域[55]。这种快速进化不仅加剧了宿主-病原体互作的不确定性，也为病害管理提出了新的挑战。因此，未来在植物保护领域，结合群体基因组学、转录组学和代谢组学等多组学手段，有助于从分子水平揭示病原体的适应性进化机制，并为制定更精准病害防控策略提供理论依据。

6. 农业微生物的应用

微生物在农业系统中承担着多重生态功能，它们调控着土壤的物理、化学与生物过程来影响作物的养分获取、生长发育和病害防控。近年来，越来越多的研究关注如何利用有益微生物群落实现农业生产的高效化与可持续化，但在菌株筛选、稳定性保持和田间应用等方面仍存在挑战[56]。土壤微生物在氮、磷、钾及微量元素的转化和循环中发挥关键作用。固氮微生物通过生物固氮作用满足作物氮需求，溶磷和解钾菌则改善难溶养分的可利用性。这些过程不仅保证了植物必需营养元素的持续供给，也减少了化肥依赖。有研究提出通过基因改造提高关键代谢通路的效率来增强特定营养循环过程的潜力[7]。

与病原体竞争资源位点、产生拮抗物质、诱导宿主抗性是有益微生物抑制病害的三大主要机制[52]。芽孢杆菌、假单胞菌和木霉属真菌等，均被证实能够有效控制多种真菌性病害。生物防治剂不仅减少了化学农药的使用，还能降低环境污染并增强作物健康。而植物生长促进菌(Plant growth-promoting bacteria, PGPB)可通过合成植物激素、铁载体及次级代谢物来刺激作物发育，并提升其在干旱、盐胁迫和重金属污染等环境下的耐受性[57]。利用基因工程手段改造 PGPB，使其具备更强的激素合成、抗性蛋白表达和代谢物产能，已成为提升作物适应性的研究热点。

近年来，生物肥料、生物农药及土壤改良剂的研发取得了显著进展，但如何实现从实验室到田间的高效转化仍是瓶颈。影响因素包括菌株在复杂环境中的稳定性、施用剂量与频率，以及本土群落的互作。相比化学投入品，微生物制剂在成本、生态安全性和作物长期收益方面更具优势，因此在未来农业可持续发展中具有广阔应用前景。

7. 总结

以往的研究者们主要依赖显微观察、分子标记、培养方法以及高通量测序等手段来探究土壤和植物相关微生物群落的组成与功能。但是在复杂多变的生态条件下,单一方法难以完整揭示植物与微生物之间复杂的动态网络关系,尤其是在多重胁迫环境中,无法准确反映植物与微生物的动态互作。本研究系统性回顾了植物微生物组在不同生态位(叶际、根际)的分布和功能,重点强调了根系分泌物在选择性招募有益微生物,以及在免疫诱导和营养循环中的核心调控作用。植物-微生物互作构建了一个由根系分泌物选择性驱动的复杂生态网络,其功能发挥依赖于群落内部的交叉供养和群体感应调控,而多组学和群落建模是解析这种复杂动态互作机制的必要工具。

为了将组学知识转化为可控的农业应用,未来的研究需要结合时空动态监测、群落建模与实验验证,以全面阐释植物-微生物互作的生态学意义与应用价值。我们在此提出两个可验证的科学假说,为未来的精准调控策略提供理论基础。关于地上-地下信号互补假说,在植食性昆虫或地上病原体胁迫下,植物防御信号的改变会特异性地影响根系分泌物组分,这会缓解胁迫对根系生长的抑制,实现地上与地下防御的信号互补和功能耦合。其次是代谢物-免疫诱导分子机制假说,特定的根系分泌次级代谢物(如玉米的苯并恶唑类化合物)在直接抑制病原体的同时,还能作为信号分子诱导生防真菌(如木霉)分泌关键的细胞壁降解酶,这种双重调控机制是植物获得持久系统性抗性的关键分子基础。通过对上述假说的深入研究,有望设计更精准、高效的微生物制剂和构建可持续的农业系统提供坚实的理论支撑。

基金项目

科技特派员服务乡村振兴项目(2024RC8257)。

参考文献

- [1] Sivakumar, N., Sathishkumar, R., Selvakumar, G., Shyamkumar, R. and Arjunekumar, K. (2020) Phyllospheric Microbiomes: Diversity, Ecological Significance, and Biotechnological Applications. In: Yadav, A., Singh, J., Rastegari, A. and Yadav, N. Eds., *Sustainable Development and Biodiversity*, Springer International Publishing, 113-172. https://doi.org/10.1007/978-3-030-38453-1_5
- [2] Nadarajah, K.K. (2017) Rhizosphere Interactions: Life Below Ground. In: Choudhary, D., Varma, A. and Tuteja, N., Eds., *Plant-Microbe Interaction: An Approach to Sustainable Agriculture*, Springer, 3-23. https://doi.org/10.1007/978-981-10-2854-0_1
- [3] Hacquard, S. and Schadt, C.W. (2015) Towards a Holistic Understanding of the Beneficial Interactions across the *populus* Microbiome. *New Phytologist*, **205**, 1424-1430. <https://doi.org/10.1111/nph.13133>
- [4] Abdul Rahman, N.S.N., Abdul Hamid, N.W. and Nadarajah, K. (2021) Effects of Abiotic Stress on Soil Microbiome. *International Journal of Molecular Sciences*, **22**, 9036. <https://doi.org/10.3390/ijms22169036>
- [5] Santos, M.S., Nogueira, M.A. and Hungria, M. (2019) Microbial Inoculants: Reviewing the Past, Discussing the Present and Previewing an Outstanding Future for the Use of Beneficial Bacteria in Agriculture. *AMB Express*, **9**, Article No. 205. <https://doi.org/10.1186/s13568-019-0932-0>
- [6] Bhattacharyya, P.N. and Jha, D.K. (2012) Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR): Emergence in Agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **28**, 1327-1350. <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0979-9>
- [7] Manzoni, C., Kia, D.A., Vandrovcova, J., Hardy, J., Wood, N.W., Lewis, P.A., et al. (2016) Genome, Transcriptome and Proteome: The Rise of Omics Data and Their Integration in Biomedical Sciences. *Briefings in Bioinformatics*, **19**, 286-302. <https://doi.org/10.1093/bib/bbw114>
- [8] Compant, S., Cambon, M.C., Vacher, C., Mitter, B., Samad, A. and Sessitsch, A. (2021) The Plant Endosphere World—Bacterial Life within Plants. *Environmental Microbiology*, **23**, 1812-1829. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15240>
- [9] Gong, T. and Xin, X. (2021) Phyllosphere Microbiota: Community Dynamics and Its Interaction with Plant Hosts. *Journal of Integrative Plant Biology*, **63**, 297-304. <https://doi.org/10.1111/jipb.13060>
- [10] Krysenko, S. and Wohlleben, W. (2024) Role of Carbon, Nitrogen, Phosphate and Sulfur Metabolism in Secondary Metabolism Precursor Supply in *Streptomyces* Spp. *Microorganisms*, **12**, Article 1571.

- <https://doi.org/10.3390/microorganisms12081571>
- [11] Howarth, G. and Wang, H. (2013) Role of Endogenous Microbiota, Probiotics and Their Biological Products in Human Health. *Nutrients*, **5**, 58-81. <https://doi.org/10.3390/nu5010058>
 - [12] Massimi, M., Radócz, L. and Csótó, A. (2023) Impact of Organic Acids and Biological Treatments in Foliar Nutrition on Tomato and Pepper Plants. *Horticulturae*, **9**, Article 413. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9030413>
 - [13] Dong, C., Wang, L., Li, Q. and Shang, Q. (2019) Bacterial Communities in the Rhizosphere, Phyllosphere and Endosphere of Tomato Plants. *PLOS ONE*, **14**, e0223847. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223847>
 - [14] Rastogi, G., Coaker, G.L. and Leveau, J.H.J. (2013) New Insights into the Structure and Function of Phyllosphere Microbiota through High-Throughput Molecular Approaches. *FEMS Microbiology Letters*, **348**, 1-10. <https://doi.org/10.1111/1574-6968.12225>
 - [15] Campisano, A., Antonielli, L., Pancher, M., Yousaf, S., Pindo, M. and Pertot, I. (2014) Bacterial Endophytic Communities in the Grapevine Depend on Pest Management. *PLOS ONE*, **9**, e112763. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112763>
 - [16] Aleklett, K., Hart, M. and Shade, A. (2014) The Microbial Ecology of Flowers: An Emerging Frontier in Phyllosphere Research. *Botany*, **92**, 253-266. <https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0166>
 - [17] Trouvelot, S., HÃ©loir, M., Poinssot, B., Gauthier, A., Paris, F., Guillier, C., *et al.* (2014) Carbohydrates in Plant Immunity and Plant Protection: Roles and Potential Application as Foliar Sprays. *Frontiers in Plant Science*, **5**, Article No. 592. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00592>
 - [18] Ma, A., Lv, D., Zhuang, X. and Zhuang, G. (2013) Quorum Quenching in Culturable Phyllosphere Bacteria from Tobacco. *International Journal of Molecular Sciences*, **14**, 14607-14619. <https://doi.org/10.3390/ijms140714607>
 - [19] Monier, J.-. and Lindow, S.E. (2003) Differential Survival of Solitary and Aggregated Bacterial Cells Promotes Aggregate Formation on Leaf Surfaces. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 15977-15982. <https://doi.org/10.1073/pnas.2436560100>
 - [20] Vorholt, J.A. (2012) Microbial Life in the Phyllosphere. *Nature Reviews Microbiology*, **10**, 828-840. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2910>
 - [21] Pascale, A., Proietti, S., Pantelides, I.S. and Stringlis, I.A. (2020) Modulation of the Root Microbiome by Plant Molecules: The Basis for Targeted Disease Suppression and Plant Growth Promotion. *Frontiers in Plant Science*, **10**, Article ID: 1741. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01741>
 - [22] Jacoby, R., Peukert, M., Succurro, A., Koprivova, A. and Kopriva, S. (2017) The Role of Soil Microorganisms in Plant Mineral Nutrition—Current Knowledge and Future Directions. *Frontiers in Plant Science*, **8**, Article ID: 1617. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01617>
 - [23] Nadarajah, K.K. (2016) Induced Systemic Resistance in Rice. In: houdhary, D.K. and Varma, A., Eds., *Microbial-Mediated Induced Systemic Resistance in Plants*, Springer, 103-124. https://doi.org/10.1007/978-981-10-0388-2_7
 - [24] Mendes, L.W., Kuramae, E.E., Navarrete, A.A., van Veen, J.A. and Tsai, S.M. (2014) Taxonomical and Functional Microbial Community Selection in Soybean Rhizosphere. *The ISME Journal*, **8**, 1577-1587. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.17>
 - [25] Li, T., Wu, S., Yang, W., Selosse, M. and Gao, J. (2021) How Mycorrhizal Associations Influence Orchid Distribution and Population Dynamics. *Frontiers in Plant Science*, **12**, Article ID: 647114. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.647114>
 - [26] Ma, Y., Oliveira, R.S., Freitas, H. and Zhang, C. (2016) Biochemical and Molecular Mechanisms of Plant-Microbe-Metal Interactions: Relevance for Phytoremediation. *Frontiers in Plant Science*, **7**, Article ID: 918. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00918>
 - [27] Gill, S.S., Gill, R., Trivedi, D.K., Anjum, N.A., Sharma, K.K., Ansari, M.W., *et al.* (2016) Piriformospora Indica: Potential and Significance in Plant Stress Tolerance. *Frontiers in Microbiology*, **7**, Article ID: 332. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00332>
 - [28] Eschweiler, J., van Holstein-Saj, R., Kruidhof, H.M., Schouten, A. and Messelink, G.J. (2019) Tomato Inoculation with a Non-Pathogenic Strain of Fusarium Oxysporum Enhances Pest Control by Changing the Feeding Preference of an Omnivorous Predator. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **7**, Article ID: 213. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00213>
 - [29] Cheng, T., Yao, X., Wu, C., Zhang, W., He, W. and Dai, C. (2020) Endophytic Bacillus Megaterium Triggers Salicylic Acid-Dependent Resistance and Improves the Rhizosphere Bacterial Community to Mitigate Rice Spikelet Rot Disease. *Applied Soil Ecology*, **156**, Article 103710. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103710>
 - [30] Kudjordjie, E.N., Hooshmand, K., Sapkota, R., Darbani, B., Fomsgaard, I.S. and Nicolaisen, M. (2022) Fusarium Oxysporum Disrupts Microbiome-Metabolome Networks in Arabidopsis Thaliana Roots. *Microbiology Spectrum*, **10**, e01226-22. <https://doi.org/10.1128/spectrum.01226-22>

- [31] Lakshmanan, V., Selvaraj, G. and Bais, H.P. (2014) Functional Soil Microbiome: Belowground Solutions to an Above-ground Problem. *Plant Physiology*, **166**, 689-700. <https://doi.org/10.1104/pp.114.245811>
- [32] Vishwakarma, K., Kumar, N., Shandilya, C., Mohapatra, S., Bhayana, S. and Varma, A. (2020) Revisiting Plant-Microbe Interactions and Microbial Consortia Application for Enhancing Sustainable Agriculture: A Review. *Frontiers in Microbiology*, **11**, Article ID: 560406. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.560406>
- [33] Larrainzar, E. and Wienkoop, S. (2017) A Proteomic View on the Role of Legume Symbiotic Interactions. *Frontiers in Plant Science*, **8**, Article ID: 1267. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01267>
- [34] Lorite, M.J., Estrella, M.J., Escaray, F.J., Sannazzaro, A., Videira e Castro, I.M., Monza, J., *et al.* (2018) The Rhizobia-Lotus Symbioses: Deeply Specific and Widely Diverse. *Frontiers in Microbiology*, **9**, Article ID: 2055. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02055>
- [35] Wan, J., Torres, M., Ganapathy, A., Thelen, J., DaGue, B.B., Mooney, B., *et al.* (2005) Proteomic Analysis of Soybean Root Hairs after Infection by *Bradyrhizobium japonicum*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **18**, 458-467. <https://doi.org/10.1094/mpmi-18-0458>
- [36] van Loon, L.C., Rep, M. and Pieterse, C.M.J. (2006) Significance of Inducible Defense-Related Proteins in Infected Plants. *Annual Review of Phytopathology*, **44**, 135-162. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143425>
- [37] Sellstedt, A. and Richau, K.H. (2013) Aspects of Nitrogen-Fixing *Actinobacteria*, in Particular Free-Living and Symbiotic *Frankia*. *FEMS Microbiology Letters*, **342**, 179-186. <https://doi.org/10.1111/1574-6968.12116>
- [38] Begum, N., Qin, C., Ahanger, M.A., Raza, S., Khan, M.I., Ashraf, M., *et al.* (2019) Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Growth Regulation: Implications in Abiotic Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science*, **10**, Article ID: 1068. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01068>
- [39] Nadarajah, K.K. (2017) Induction of Systemic Resistance for Disease Suppression. In: Abdullah, S., Chai-Ling, H. and Wagstaff, C. Eds., *Crop Improvement*, Springer International Publishing, 335-357. https://doi.org/10.1007/978-3-319-65079-1_15
- [40] Lin, C. and Sauter, M. (2020) Control of Root System Architecture by Phytohormones and Environmental Signals in Rice. *Israel Journal of Plant Sciences*, **67**, 98-109. <https://doi.org/10.1163/22238980-20191108>
- [41] Li, S., Peng, M., Liu, Z. and Shah, S.S. (2017) The Role of Soil Microbes in Promoting Plant Growth. *Molecular Microbiology Research*, **7**, 30-37. <https://doi.org/10.5376/mmr.2017.07.0004>
- [42] Iqbal, N., Khan, N.A., Ferrante, A., Trivellini, A., Francini, A. and Khan, M.I.R. (2017) Ethylene Role in Plant Growth, Development and Senescence: Interaction with Other Phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, **8**, Article ID: 475. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00475>
- [43] Backer, R., Naidoo, S. and van den Berg, N. (2019) The Nonexpressor of Pathogenesis-Related Genes 1 (NPR1) and Related Family: Mechanistic Insights in Plant Disease Resistance. *Frontiers in Plant Science*, **10**, Article ID: 102. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00102>
- [44] Rashid, M.I., Mujawar, L.H., Shahzad, T., Almeelbi, T., Ismail, I.M.I. and Oves, M. (2016) Bacteria and Fungi Can Contribute to Nutrients Bioavailability and Aggregate Formation in Degraded Soils. *Microbiological Research*, **183**, 26-41. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.11.007>
- [45] Olanrewaju, O.S., Glick, B.R. and Babalola, O.O. (2017) Mechanisms of Action of Plant Growth Promoting Bacteria. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **33**, Article No. 197. <https://doi.org/10.1007/s11274-017-2364-9>
- [46] Vishwakarma, K., Kumar, V., Tripathi, D.K. and Sharma, S. (2018) Characterization of Rhizobacterial Isolates from Brassica Juncea for Multitrait Plant Growth Promotion and Their Viability Studies on Carriers. *Environmental Sustainability*, **1**, 253-265. <https://doi.org/10.1007/s42398-018-0026-y>
- [47] Velásquez, A.C., Castroverde, C.D.M. and He, S.Y. (2018) Plant—Pathogen Warfare under Changing Climate Conditions. *Current Biology*, **28**, R619-R634. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.054>
- [48] Köhl, J., Kolnaar, R. and Ravensberg, W.J. (2019) Mode of Action of Microbial Biological Control Agents against Plant Diseases: Relevance Beyond Efficacy. *Frontiers in Plant Science*, **10**, Article ID: 845. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00845>
- [49] Fiorilli, V., Catoni, M., Lanfranco, L. and Zabet, N.R. (2020) Interactions of Plants with Bacteria and Fungi: Molecular and Epigenetic Plasticity of the Host. *Frontiers Media SA*, 274.
- [50] Masri, L., Branca, A., Sheppard, A.E., Papkou, A., Laehnemann, D., Guenther, P.S., *et al.* (2015) Host-Pathogen Coevolution: The Selective Advantage of *Bacillus Thuringiensis* Virulence and Its Cry Toxin Genes. *PLOS Biology*, **13**, e1002169. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002169>
- [51] Nishad, R., Ahmed, T., Rahman, V.J. and Kareem, A. (2020) Modulation of Plant Defense System in Response to Microbial Interactions. *Frontiers in Microbiology*, **11**, Article ID: 1298. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01298>
- [52] Avila-Quezada, G.D., Melgoza-Castillo, A., Esquivel, J.F., Silva-Rojas, H.V., Leyva-Mir, S.G., De Jesús García-Avila,

- C., Quezada-Salinas, A., Noriega-Orozco, L., Rivas-Valencia, P. and Ojeda-Barrios, D. (2018) Emerging Plant Diseases under a Changing Climate Scenario: Threats to Our Global Food Supply. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, **30**, 443-450.
- [53] Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., *et al.* (2010) A Global Overview of Drought and Heat-Induced Tree Mortality Reveals Emerging Climate Change Risks for Forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660-684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- [54] Goss, E.M. (2015) Genome-Enabled Analysis of Plant-Pathogen Migration. *Annual Review of Phytopathology*, **53**, 121-135. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080614-115936>
- [55] Thynne, E., McDonald, M.C. and Solomon, P.S. (2015) Phytopathogen Emergence in the Genomics Era. *Trends in Plant Science*, **20**, 246-255. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.01.009>
- [56] Rashid, M.H., Kamruzzaman, M., Haque, A.N.A. and Krehenbrink, M. (2019) Soil Microbes for Sustainable Agriculture. In: Meena, R., Kumar, S., Bohra, J. and Jat, M. Eds., *Sustainable Management of Soil and Environment*, Springer, 339-382. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8832-3_10
- [57] Glick, B.R. (2012) Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and Applications. *Scientifica*, **2012**, Article ID: 963401. <https://doi.org/10.6064/2012/963401>