

# 植物根际微生物组的研究进展

邵秋雨, 董醇波, 韩燕峰\*, 梁宗琦

(贵州大学生命科学学院生态系真菌资源研究所, 贵州贵阳 550025)

**摘要:** 根际微生物组 (rhizosphere microbiome), 是植物从其种子库土壤微生物组中有选择性地招募在根际聚集的动态微生物集群。随着近年来高通量测序技术、宏基因组学等的飞速发展, 根际微生物组与植物宿主及土壤微生物组间的紧密联系引起了全球关注和研究热潮。根际微生物组被视作植物第二基因组, 其与植物间的互作极为复杂, 有正相也有负相。植物通过从土壤微生物组中招募到根际的某些组分获得积极反馈。正确管理植物根际微生物组不仅能促进宿主营养吸收、抵抗病虫害及适应环境胁迫, 还可能促进健康土壤的形成, 增强土壤生态系统的服务功能。对根际微生物组的定义、驱动因素、研究方法及其与农业生产的关系 4 个方面进行综述, 并重点关注了根际微生物组与植物宿主间的互作过程, 以期为更好的开发利用这类生物资源提供新思路。

**关键词:** 根际微生物组; 根系分泌物; 农业生产; 模式微生物群落

## Research progress in the rhizosphere microbiome of plants

SHAO Qiu-yu, DONG Chun-bo, HAN Yan-feng\*, LIANG Zong-qi

(Institute of Fungus Resources, Department of Ecology, College of Life Sciences,  
Guizhou University, Guiyang 550025, China)

**Abstract:** Rhizosphere microbiome refers in particular to the dynamic microbial consortium that are selectively recruited by plants from the soil microbiome of their seed banks and gathered in the rhizosphere. With the rapid development of high-throughput sequencing technology and metagenomics in recent years, the natural close relationship among rhizosphere microbiome, plant host and soil microbiome have attracted global attention and become research upsurge. The rhizosphere microbiome, regarded as the second genome of plants, has very complex interactions with plants in positive and negative. Many studies have shown that plants can obtain positive feedback by recruiting certain members of the rhizosphere from the soil microbiome. The correct regulation of the rhizosphere microbiome can not only promote the nutrition absorption, resist plant diseases and insect and help the host to adapt environmental stress, but also promote the formation of healthy soils and enhance the service function of soil ecosystem. This paper reviewed the definition, driving factors, research methods of rhizosphere microbiome and the advances in relationship between rhizosphere microbiome and agricultural production. And the interaction between rhizosphere microbiome and plant host was focused. The purpose of the review is to provide new ideas for better exploitation and utilization of these biological resources.

**Key words:** rhizosphere microbiome; root exudates; agricultural production; standard microbial model

早在 1904 年, 德国学者 Hiltner 就提出了“根际”一词, 将其用以描述受植物根系影响的狭窄土壤带<sup>[1]</sup>。有学者基于不同物理、化学和生物特性梯度参数, 将根际范围界定为距根系约 0.5~4 mm 宽的

区域<sup>[2]</sup>。作为直接影响着植株固定、水和养分获取及地上部分形态建成的主要器官—根系<sup>[3]</sup>, 按其相关微生物提供的定殖生态位特性, 可细分为 3 个显著不同的具有独特微生物组的区域, 即根际 (rhizosphere)、

收稿日期: 2020-05-04 接受日期: 2020-09-25

基金项目: 广东省科技创新战略专项资金 (重点领域研发计划) (2018B020205003); 贵州省生物学一流学科建设项目 (GNYL [2017] 009); 贵州省高层次创新型人才培养对象 (黔科合平台人才 [2020] 6005); 国家自然科学基金项目 (31460010)。

联系方式: 邵秋雨 E-mail: 1264893882@qq.com; \* 通信作者 韩燕峰 E-mail: swallow1128@126.com

根表 (rhizoplane) 和根系内部 (endorhiza)<sup>[4-6]</sup>。根际作为植物根系与土壤间进行能量和物质交换的直接界面, 是微生物和无脊椎动物栖息的主要区域, 被认为是地球上最活跃的界面之一<sup>[7-10]</sup>。近年来, 根际微生物组的巨大潜力在相关研究中得到证实。正确调控根际微生物组能促进植物宿主营养吸收、病虫害抵抗及胁迫适应, 减少农药化肥等的投入, 有利于可持续农业的实现。本研究将对根际微生物组的定义、主要驱动因素、研究方法及其与农业生产的关系进行综述, 以期更好地研究和开发利用植物根际微生物组。

## 1 根际微生物组的定义

随着 DNA 测序技术的不断革新与计算机技术的快速发展, 不同生境下的微生物群落多样性、结构及其功能等得到广泛和深入研究。一些用于描述这些微生物菌群及其环境的专业名词, 如微生物群 (microbiota)、微生物组 (microbiome) 等相继产生, 并时常出现混淆与误用。明确微生物群与微生物组二者间的区别与联系是正确理解根际微生物组的前提。微生物群是指在特定环境中存在的微生物集合, 包括细菌、古菌和真菌等; 而微生物组是指特定环境中全部微生物 (即微生物群)、微生物群的基因和基因组以及微生物群的产物与宿主环境, 这个定义包括环境中给定的所有生物和非生物因素<sup>[11-12]</sup>。与微生物群相比, 微生物组是结合了宏基因组学、代谢组学、宏转录组学及宏蛋白组学等环境数据的集合。

与不受根系影响的非根际土壤 (bulk soil) 相比, 根-土壤界面 (root-soil interface, 即根际) 的复杂理化环境提供了一个独特生态位, 在物理、化学及生物因素的共同驱动选择下形成的与根际相关的微生物组, 即为根际微生物组 (rhizosphere microbiome)<sup>[1, 13]</sup>。它们与植物间的互作扩展了宿主的功能范围, 被视作植物的第二基因组, 可通过影响植物性状表达等作用参与植物遗传, 进而影响植物生产力、土壤健康等生态系统功能<sup>[14]</sup>。

## 2 根际微生物组形成的主要驱动因素

根际微生物组是植物从根际外的土壤微生物中有选择性地招募聚集, 受生物和非生物因素共同控制获得的特定集合体<sup>[15-16]</sup>。植物可通过从土壤微生物

中招募到根际的某些成员获得积极反馈。因此, 确定驱动植物根际微生物组菌群结构的关键因素可能是未来优化农业生产的必要步骤<sup>[17-18]</sup>。我们总结了影响根际微生物组的 4 个主要因素, 下面对其进行重点阐述。

### 2.1 植物种类

每种植物都有一个特定的根际微生物组<sup>[6]</sup>。甚至同一物种不同基因型间其根际微生物组成也存在差异<sup>[17]</sup>。一方面, 可能与不同植物物种及同一物种不同基因型间根系分泌物的质和量不同, 为微生物所提供的碳底物不同, 进而促进不同的微生物支系生长有关<sup>[19]</sup>。据报道, 植物固定碳的 40% 能够以根系分泌物的形式释放到根际形成根际沉积<sup>[20]</sup>。这些根系分泌物, 包括碳水化合物、氨基酸和有机酸等, 可引发多种反应, 参与塑造根际微生物组。其中某些特殊分泌物可直接吸引或排斥某类微生物, 从而驱动根际微生物组的建成<sup>[7, 21]</sup>。如 Rudrappa 等<sup>[22]</sup>研究表明, 拟南芥根分泌的三羧酸循环中间产物苹果酸能选择性地向有益的枯草芽孢杆菌 *Bacillus subtilis* 发出信号, 并以剂量依赖的方式招募它。它们还可通过改变土壤理化性质逐渐改变植物根际微生物组。还需特别提到的是, 在植物根际除根系分泌物外, 脱落的根细胞、根毛等, 也可通过为根际微生物提供营养资源而影响其组成<sup>[23]</sup>。

另一方面, 这还可能与存在于植物种子内部和表面的微生物, 也是根际微生物组菌群的潜在物种库, 即所谓的母系效应 (maternal effect) 有关<sup>[7]</sup>。但截至目前, 对种子传播的微生物在根际微生物组组装中的作用仍知之甚少, 值得进一步深入探究。

### 2.2 土壤类型及理化性质

土壤, 由其在物理和化学性质上的异质性为微生物提供了广泛的生态位, 是地球上微生物最丰富的生态系统之一, 被视为根际微生物群落的种子库<sup>[24]</sup>。不少学者将根际微生物组定义为土壤微生物组的一个子集, 土壤类型更被认为是影响根际微生物组菌群组成及结构的关键因素<sup>[25-27]</sup>。

土壤复杂的物理化学性质, 可通过直接改变土壤微生物群落的组成, 造成根际微生物组装配过程中初始微生物群落的差异, 从而影响根际微生物组的组成<sup>[4, 28]</sup>。不同土壤类型, 团聚体大小、孔隙空间及含水率等物理性质不同。有研究表明, 孔隙结构是影响土壤微生物组成和多样性的关键因素<sup>[29]</sup>。大孔隙土壤以好氧微生物为主, 而微孔隙土壤则同时含

有好氧微生物(团聚体表面)和厌氧微生物(团聚体内部缺氧)。土壤含水率则是影响土壤微生物迁移速度和扩散范围的重要因素<sup>[30]</sup>。且土壤水分过高,也可能导致土壤缺氧条件的形成,影响群落组成。不同土壤类型, pH、磷酸盐浓度及有机质含量等化学性质不同。其中, pH 被认为是影响土壤微生物群落结构最重要的化学特性之一<sup>[31-32]</sup>。如 Fierer 等<sup>[31]</sup>研究发现, 土壤 pH 与土壤细菌群落多样性显著相关, 中性土壤细菌多样性最高, 酸性土壤细菌多样性最低; Rousk 等<sup>[32]</sup>研究发现, 真菌在酸性条件下的耐受性高于细菌, 将土壤 pH 从 8.3 调至 4.5, 真菌生长/细菌生长值增加近 30 倍。

土壤复杂的物理化学性质, 还可通过影响植物生理间接改变根际微生物组的组成及相对丰度<sup>[21, 28]</sup>。如在缺氮条件下豆科植物根系会分泌黄酮类物质吸引根瘤菌, 并激活根瘤菌结瘤基因的表达, 最终引起根瘤菌侵染植物根系形成共生关系<sup>[33]</sup>; 在磷酸盐胁迫下, 拟南芥的磷饥饿反应(phosphate starvation responses)被激活, 与有机酸、硫代葡萄糖苷等代谢产物合成相关的基因得到表达<sup>[34]</sup>。此外, 土壤各理化性质间复杂的相互作用同样会影响植物生长状况, 进而驱动根际微生物组组成的变化。如土壤的酸碱环境可影响土壤中植物重要营养元素磷的存在形态与生物有效性<sup>[35]</sup>。

### 2.3 根际微生物组与宿主植物的互作

植物与根际微生物间的互作是极为复杂的, 主要包括正相互作用(如根际微生物促进宿主生长、抗病等)和负相互作用(如根际微生物与宿主竞争营养、侵染宿主引发病害等)<sup>[20]</sup>。这一互作过程可产生一个强大的选择压力, 从而形成微生物进化速率和模式, 影响根际微生物组的形成<sup>[36]</sup>。如当植物宿主受到病原菌攻击后, 能够发出特定的信号招募并富集特定的有益微生物, 这一现象即著名的“求救假说(cry for help)”<sup>[37]</sup>。招募到根际的有益微生物促进宿主抗病的主要机制有抗生作用(antibiosis)、寄生作用(parasitism)、竞争作用(competition)及诱导系统抗性(induced systemic resistance) 4 种<sup>[8]</sup>。由有益微生物产生特异性或广谱抗菌化合物, 与病原菌发生拮抗促进抗病的策略, 即为抗生作用<sup>[38-39]</sup>。如根际微生物荧光假单胞菌 *Pseudomonas fluorescens* 产生的抗菌代谢产物 2, 4-二乙酰基间苯三酚, 对土传植物病原齐整小核菌 *Sclerotium rolfsii* 抑制率高达 75%<sup>[40]</sup>。寄生作用一般发生在拮抗微生物与病原菌之间, 拮抗微生物

寄生于病原菌体表或体内, 并以摄取病原菌营养等方式影响其正常生长。如山冈单胞菌 *Collimonas* 能在真菌菌丝中定殖寄生, 并以真菌为唯一碳源, 抑制真菌生长<sup>[41]</sup>。竞争作用是一种有益微生物与病原菌竞争营养资源和/或空间微位点, 从而抑制病原菌生长减少病害发生的策略。而通过有益菌刺激植物免疫系统影响相关基因表达量的变化, 诱导植物体产生抗病性的策略, 则被称为植物的诱导系统抗性<sup>[42-44]</sup>。如荧光假单胞菌 WCS417r 在拟南芥根际定殖, 可使宿主中与植物病原菌 *Pseudomonas syringae* pv *tomato* 防御相关的基因表达水平上调<sup>[45]</sup>。值得注意的是, 植物宿主释放招募有益菌的这种信号分子也能吸引周围其他有害生物(植物病原、线虫、卵菌等), 为其所劫持危害植物健康<sup>[21]</sup>。如大豆根系分泌的异黄酮在吸引固氮菌大豆慢生根瘤菌 *Bradyrhizobium japonicum* 的同时, 也能吸引大豆疫霉 *Phytophthora sojae* 这一植物病原菌<sup>[46]</sup>。

无论根际微生物与其宿主如何互作, 微生物在根际的成功定殖对宿主而言都是至关重要的。定殖又细分为识别、粘附、入侵(仅内生菌、病原体具有此阶段)、定殖、生长和建立互作几个阶段<sup>[42]</sup>。其中, 识别是定殖过程的关键步骤。在此过程中植物根系通过产生能被微生物识别的信号与土壤微生物进行交流, 这些信号反过来又可作为微生物定殖的信号。根系分泌物因其成分的复杂性和多样性被认为是可以组织根际对话的媒介, 其在建立微生物与植物信号分子通信“高速公路”过程中起着至关重要的作用<sup>[47]</sup>。如 Lebeis 等<sup>[48]</sup>研究表明, 拟南芥根系分泌物中的防御激素水杨酸可通过影响特定的细菌家族在根际的定殖, 从而参与根际微生物群落的组装建成。

### 2.4 微生物组内及组间的互作

根际微生物组内及与其他微生物组间的互作也在微生物组组装中发挥重要作用<sup>[36]</sup>。微生物间互作方式包括营养依赖(nutritional interdependencies)、协助扩散(enhanced dispersal)及群体感应(quorum sensing)等类型。营养依赖, 是群落中营养缺陷型微生物, 通过交换胞外代谢物(如氨基酸、维生素等)弥补自身代谢缺陷, 促进自身生长的一种互作形式<sup>[49]</sup>。如蜡芽芽孢杆菌 *Bacillus cereus* 代谢产物肽聚糖, 可促进根际微生物约氏黄杆菌 *Flavobacterium johnsoniae* 的生长<sup>[50]</sup>。这一互作形式可扩展微生物的基本生态位(fundamental niches), 使它们能够在贫营养环境中生

存<sup>[51]</sup>。特定细菌以真菌菌丝作为媒介, 即利用所谓的“真菌高速公路 (fungal highway)”来提高其在土壤环境中的迁移速度, 是微生物间协助扩散的最好实例<sup>[51]</sup>。这一互作策略在构建土壤微生物网络中发挥重要作用。群体感应, 是一种信号传导机制。它依赖于微生物的群体密度, 调控菌群成员特定基因的表达及代谢等生理过程<sup>[52]</sup>。除群体感应机制外, 许多微生物化合物如挥发性有机物、草酸、葡萄糖等也可作为信号分子, 触发微生物间的互作。其中, 挥发性有机物 (包括烯烃、醇类、酮类和苯类等), 以其分子量低、易蒸发等特性, 可在土壤孔隙中扩散, 被认为是微生物长距离互作中最为重要的分子信号<sup>[53]</sup>。挥发物不仅可诱导特定基因表达, 触发某些次生代谢产物的产生, 还可作为根际微生物成员的生长基质, 影响根际微生物组组成<sup>[54]</sup>。如深绿木霉 *Trichoderma atroviride* 释放的挥发性有机物可增加荧光假单胞菌中编码抗生素 2,4-二乙酰基间苯酚合成基因 *phlA* 的表达<sup>[55]</sup>。这些互作过程涉及的微生物众多, 它们的总和决定了根际微生物组的组成及功能<sup>[49]</sup>。遗憾的是, 由于受可培养方法的限制, 许多低丰度的稀有微生物成员无法培养, 以至目前尚处于以高丰度物种为主进行的互作研究阶段, 对它们在群落组装中的具体作用及机制仍不明确<sup>[36, 56]</sup>。

根际微生物组是一个高度复杂且动态变化的群落集群。除已做讨论的众多因素外, 微生物组装配过程中不同物种出现的先后顺序及光照、温度、湿度等环境变化也可能显著改变群落组成, 导致其向不同的方向发展<sup>[57-58]</sup>。

### 3 根际微生物组的研究方法

#### 3.1 可培养法

对根际微生物组菌群多样性及结构功能的研究, 传统上主要用可培养方法将微生物进行分离纯化, 再根据微生物的菌落形态及菌落数来获得可培养微生物的种类和数量信息<sup>[59]</sup>。传统的可培养法包括纯培养 (pure culture) 和共培养 (coculture) 两种。其中, 纯培养技术摆脱了自然界多物种共存的局面, 使研究者们能够不受干扰的对目标菌株进行研究, 清楚认识菌株形态、生理及遗传特性<sup>[60]</sup>。共培养则能在一定程度增加微生物次生代谢物产量及多样性, 允许初步探索微生物间的互作<sup>[61]</sup>。然而, 由于根际土壤环境的复杂性, 以至于实验室难以重现微生物的适合培养条件, 绝大多数土壤微生物因无法培养而

得不到详细研究<sup>[62]</sup>。

近年来, 随着研究的不断深入, 学者们发现可培养微生物的数量和种类比传统观点认为的要多得多。不断优化培养条件和使用多种培养基配方是目前扩大可培养微生物种类的常见手段。VanInsberghe 等<sup>[63]</sup>使用 8 种不同的微生物培养基, 分离培养出了森林土壤样本测序所得序列约 22% 的微生物; Zhang 等<sup>[64]</sup>通过改进后的微生物分离培养和鉴定体系, 成功分离培养了水稻根系约 70% 的细菌种类, 建立了首个系统的水稻根系细菌资源库。此外, 新兴的原位培养法 (situ cultivation) 在可培养中潜力巨大。Nichols 等<sup>[65]</sup>设计的由上百个“微型扩散室 (miniature diffusion chambers)”组成的分离芯片 (isolation chip) 允许对环境微生物进行高通量原位培养。通过将分离芯片浸入土壤悬液或埋入目标微生物栖居的土壤环境, 直接利用自然环境条件及其中的化合物来满足微生物的生长和营养需求, 成功培养出许多新物种。甚至, 有学者认为在正确的培养条件及培养基上所有微生物均可培养<sup>[66]</sup>。发展更为有效、经济的分离培养技术, 必将是今后根际微生物组研究中的一个重要方向。

#### 3.2 高通量测序技术与宏基因组学方法

为克服可培养方法的局限性, 许多不依赖于培养的技术应运而生。如 DNA 指纹图谱技术、磷脂脂肪酸分析法等, 允许对整个微生物群落 (包括不可培养部分) 的多样性和结构进行研究。虽然, 早期出现这些方法能快速处理大量样品, 也能在不同深度获得部分不能分离培养的土壤微生物信息, 但较近年发展起来的高通量测序技术 (high-throughput sequencing) 和宏基因组学 (metagenomics) 而言, 还是存在通量低和信息量小的缺点, 不能全面反映微生物多样性, 对物质的代谢活性预测也局限于分类所知道的一般功能<sup>[67-68]</sup>。

高通量测序技术, 以其数据产出通量高、速度快为最大特点, 完全改变了过去对土壤微生物群落的研究模式, 其不断发展为宏基因组学在根际微生物组的研究中奠定了基础<sup>[69]</sup>。宏基因组学与传统研究的最大区别在于可直接对环境中的所有微生物进行研究, 避开对单个微生物的纯培养步骤。再借助高通量测序技术的优点, 直接测定根际土壤的总 DNA 获取数千乃至数百万条序列。将测得的序列与已知数据库进行生物信息学比对分析, 即可确定序列对应的菌群来源, 发现大量免培养微生物以及新的功能

基因或基因簇<sup>[68, 70]</sup>。据此, 我们可更为准确地确定群落各成员 (即使是低丰度的稀有或休眠微生物) 的相对丰度, 同时探明其结构与功能潜力。如 Sessitsch 等<sup>[71]</sup>通过宏基因组分析揭示了水稻根系内生菌的功能特征, 证明根的内部细菌群有可能执行植物体内氮循环的关键步骤。

在微生物多样性研究中, 深度测序还引入了可操作分类单元 OTU (operational taxonomic unit), 这一概念降低扩增及测序等过程中引入的偏差, 一般将序列按 0.97 的相似度进行聚类后再根据需要利用相关软件或平台进行注释解析。如基于 FUNGuild 软件可不依赖测序平台或分析流程, 而借助生态功能群 (ecological guild) 从分类学上解析真菌的 OTUs, 将分类上复杂的真菌群落按其营养方式解析为 3 大类 (致病营养型、共生营养型和腐生营养型), 12 小类 (包括动物病原、植物病原和木腐菌等)<sup>[72]</sup>。需特别提到的是, 虽然高通量测序因其显著优势在植物根际微生物组的相关研究中被广泛使用, 但它通常只关注菌群的相对丰度, 而很难确定其中某些微生物类群的富集是由于其绝对丰度的增加还是其他类群丰度的降低。HA-QAP (host-associated quantitative abundance profiling) 是一种可定量检测根际微生物组的新方法<sup>[73]</sup>。通过向根际微生物组样品 DNA (包括植物 DNA 和微生物 DNA) 中添加一定量的 spike-in 质粒, 再用植物标记基因通过 qPCR 测量植物 DNA, 并确定 spike-in 量与植物 DNA 之间的关系, 然后基于这种关系将微生物数据标准化为相同量的植物 DNA<sup>[73]</sup>。利用此方法, 不仅可降低基于相对丰度数据分析产生的偏差, 将根际微生物组与其宿主联系起来; 还可比较不同环境条件下植物根际微生物组的总量差异, 将根际微生物组的定量特征与植物表型性状、生理特征等进行关联分析, 为未来通过调节根际微生物组促进精准农业提供技术与思路<sup>[73-74]</sup>。

### 3.3 可培养法与免培养技术的有机结合

尽管技术的进步使研究人员能够快速测定环境样本中几乎全部的微生物序列, 并将其多样性细分到一种前所未有的水平, 但其存在着一个严重缺陷, 即不可获取实体微生物菌株资源。近期 Oberhardt 等<sup>[75]</sup>指出, 可直接根据微生物的 16S rDNA 序列利用 KOMODO (the known media database, <http://komodo.modelseed.org/>) 平台来预测其培养基配方, 将基于深度测序的微生物多样性数据与目标菌株的分离培养有机衔接起来。如 Chai 等<sup>[76]</sup>根据梭菌纲 *Clostridia*

特异性 16S rRNA 基因序列, 利用 KOMODO 平台所预测的培养基, 成功从发酵谷物中分离出 *Clostridium* 菌株。对目前已知培养基进行分类 (平台包括的培养基配方超过 18000 多种), 并对它们的确切营养成分进行整理和标准化是建立这一平台的关键。培养基配方的预测原理包括传递预测 (transitive prediction) 和协同过滤预测 (collaborative filtering predictor) 两种<sup>[75]</sup>。具体而言, 传递预测是基于逻辑学中的传递性 (transitivity) 进行推断的。如 A、B 和 C 分别代表 3 种不同的微生物, m1、m2 和 m3 分别代表 3 种不同的培养基。其中, 微生物 A、B 可利用培养基 m1, B、C 可利用培养基 m2, C 可利用培养基 m3。通过传递性假设, 即可推断出微生物 A 也可能利用培养基 m3。协同过滤预测则是基于 16S rDNA 的系统进化相似性, 根据已知培养基的物种来推断与其相似性较高的近缘物种的培养基。此外, 平台还可给定一个合作分数 (collab scores) 来表示所预测出的培养基配方的可信度。但截止目前, 该平台的有效性可能仍需更多证据支持。未来, 我们必须将可培养与免培养方法技术紧密联系起来、取长补短, 从更深层次挖掘利用根际微生物组。

## 4 根际微生物组与农业生产

越来越多的证据表明, 植物根际微生物组在促进宿主生长、健康和耐受方面发挥着重要作用。如豆科植物能与其根际微生物组成员根瘤菌形成共生关系高效固氮, 为植物宿主提供氮源, 增加其产量<sup>[77]</sup>。丛枝菌根真菌能与绝大多数陆生植物建立共生体系, 其外部菌丝网络可显著促进宿主对水分和养分的吸收, 增强植物抗性<sup>[78]</sup>。Kwak 等<sup>[43]</sup>利用宏基因组方法对抗病、易感两个品种番茄的根际微生物组进行测序, 再通过挖掘其得到的数据, 成功发现两个品种的根际微生物存在差异, 抗性品种根际中存在更加丰富的黄杆菌基因组信息, 这一发现对田间番茄青枯病 *Ralstonia solanacearum* 的防治具有指导作用。Zhang 等<sup>[64]</sup>通过比较田间生长的亚洲栽培稻两亚种籼、粳稻 (相比粳稻, 籼稻通常表现出更高的氮肥利用效率), 发现二者形成了截然不同的根际微生物组, 籼稻根际微生物组的多样性明显高于粳稻, 且籼稻根际比粳稻富集更多与氮循环相关的微生物种类, 证实了根际微生物组与植物氮肥利用效率的关系。挖掘利用根际微生物组的有益成员并加工制成微生物菌剂或肥料, 将是一种十分具有前景的新型

农药、化肥制剂<sup>[79]</sup>。遗憾的是, 尽管目前许多研究已经证明了根际微生物接种剂的潜力, 但仍面临着其往往只在受控的实验室条件下表现良好, 而在复杂的自然农业环境中不能充分发挥作用的挑战<sup>[79-80]</sup>。一种可能的解释是, 实验室试验通常使用的是无菌土壤基质, 且大多仍处于一对一的互作研究, 只有少数在受控实验室条件下结合了复杂的微生物群落来重建植物根际微生物组, 而当微生物菌剂接种到天然土壤时其细胞数量通常较少, 在与原生土壤微生物群落竞争生态位时处于劣势, 以至于其往往在田间试验时不能介导或需要某些特定条件才可介导对宿主的有益影响<sup>[51, 74, 80]</sup>。甚至, 在特定的环境条件下, 微生物菌剂还可能对植物产生不利影响。如当土壤中铁充足时, 在拟南芥根际定殖的植物根际促生菌 *Pseudomonas simiae* WCS417 可诱导植物对铁的吸收、刺激植物生长和提高植株地上部分鲜重; 而在铁缺乏时, WCS417 能产生铁螯合载体确保微生物对铁的获取, 与植物争夺营养, 导致植物黄化<sup>[81]</sup>。据此, 现阶段仍需要改善可变的田间条件下的微生物菌剂的定殖效果和功能效果来增加有益作用的可再现性, 以期更好地在农业实践中操纵和管理微生物群落, 增强农业生态系统的服务功能<sup>[74, 82]</sup>。

此外, 一些土壤对植物病原菌表现出的显著抑病作用, 也要归因于植物的根际微生物组<sup>[83]</sup>。抑病土壤是通过土壤微生物群落的改变而不是直接拮抗病害进行抑制<sup>[84]</sup>。如 Yuan 等<sup>[37]</sup>通过对相同土壤上连续种植 5 季的拟南芥叶际接种病原菌 *Pseudomonas syringae* pv *tomato*, 然后在第 6 季拟南芥种植过程中评估其生长状况 (如发病率、生长速度等) 和抗逆激素水平 (如茉莉酸、水杨酸等), 再基于高通量测序追踪土体土壤、根际土壤细菌群落的变化, 同时利用非靶向代谢组学技术鉴定根系分泌物差异并评估差异分泌物在促进土壤抗病性方面的作用, 证明了被病原菌侵染的植株通过改变根系分泌物成分招募、富集有益微生物群落形成土壤记忆 (即形成抑病土壤), 促进后代植物对病原菌的抗病能力。正确操纵和管理根际微生物组或将为减轻土传病害、改善土壤健康等提供一种新的有力手段。

## 5 展望

植物根际-相关微生物组为一种共生功能体 (holobiont), 对其研究和开发的巨大潜力方兴未艾<sup>[85]</sup>! 尽管它们在促进宿主营养吸收、病虫害抵抗及

胁迫适应等方面的作用得到广泛证实, 但目前仍处于管理和操纵植物根际微生物组的早期阶段<sup>[10, 86]</sup>。充分认识根际微生物组装配过程的驱动因素, 并探明其与植物宿主间的互作关系, 是更好地利用其去解决农业生产、土壤健康等问题的前提。

现阶段, 不少研究都是仅集中在一个或几个时间点上分析单个驱动因子对根际微生物的影响<sup>[1, 87]</sup>。这已不足以揭示高度复杂且动态变化的根际微生物组。结合模式植物寻找模式微生物群落可能是实现上述目标的关键<sup>[58, 74]</sup>。具体而言, 模式微生物群落包括基于环境样本构建的微宇宙 (microcosm) 和根据已有物种构建的合成群落 (synthetic community)。与自然环境相比, 微宇宙具可控性与重复性, 使得其能够用于特定生态机制的研究, 完整重现群落动态演化过程等优势<sup>[58]</sup>。植物根际微生物组, 虽然其菌群组成丰富, 但并非所有成员都参与宿主功能的发挥。核心微生物组 (core microbiome) 被认为是根际微生物组的关键组成部分, 是一个更有可能影响宿主生理和表型的稳定类群<sup>[88-90]</sup>。或许, 通过着重探究这些可能介导关键功能的核心微生物组成员 (即合成群落) 在可控环境 (即微宇宙) 中的预期效果, 将根际微生物组数据与植物机能联系起来, 将是未来从更深层次挖掘利用根际微生物组的重要途径。

## 参 考 文 献:

- [1] Bakker P A H M, Berendsen R L, Doornbos R F, *et al.* The rhizosphere revisited: Root microbiomics[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 165.
- [2] Kuzyakov Y, Razavi B S. Rhizosphere size and shape: Temporal dynamics and spatial stationarity[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 343–360.
- [3] 肖爽, 刘连涛, 张永江, 等. 植物微根系原位观测方法研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(2): 370–385.  
Xiao S, Liu L T, Zhang Y J, *et al.* Review on new methods of in situ observation of plant micro-roots and interpretation of root images[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26(2): 370–385.
- [4] Winston M E, Hamptonmarcell J T, Zarraonaindia I, *et al.* Understanding cultivar-specificity and soil determinants of the Cannabis microbiome[J]. *PLoS One*, 2014, 9(6): e99641.
- [5] Edwards J, Johnson C, Santos-Medellin C, *et al.* Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(8): E911–920.
- [6] Zhang Y, Xu J, Riera N, *et al.* Huanglongbing impairs the rhizosphere-to-rhizoplane enrichment process of the citrus root-associated microbiome[J]. *Microbiome*, 2017, 5(1): 97.
- [7] Philippot L, Raaijmakers J M, Lemanceau P, *et al.* Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere[J]. *Nature Reviews*

- [Microbiology](#), 2013, 11(11): 789–799.
- [8] Mendes R, Garbeva P, Raaijmakers J M. The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms[J]. [FEMS Microbiology Reviews](#), 2013, 37(5): 634–663.
- [9] Zeng M, Zhong Y, Cai S, *et al.* Deciphering the bacterial composition in the rhizosphere of *Baphicacanthus cusia* (NeeS) Bremek[J]. [Scientific Reports](#), 2018, 8(1): 15831.
- [10] Zhang B, Zhang J, Liu Y, *et al.* Co-occurrence patterns of soybean rhizosphere microbiome at a continental scale[J]. [Soil Biology & Biochemistry](#), 2018, 118: 178–186.
- [11] Eisen J. What does the term microbiome mean? And where did it come from? A bit of a surprise[J]. [The Winnower](#), 2015. Doi: 10.15200/winn.142971.16196.
- [12] Julian R M, Jacques R. The vocabulary of microbiome research: A proposal[J]. [Microbiome](#), 2015, 3: 31.
- [13] Hinsinger P, Bengough A G, Vetterlein D, *et al.* Rhizosphere: Biophysics, biogeochemistry and ecological relevance[J]. [Plant and Soil](#), 2009, 321(1–2): 117–152.
- [14] Berendsen R L, Pieterse C M J, Bakker P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. [Trends in Plant Science](#), 2012, 17(8): 478–486.
- [15] Köberl M, Schmidt R, Ramadan E M, *et al.* The microbiome of medicinal plants: Diversity and importance for plant growth, quality and health[J]. [Frontiers in Microbiology](#), 2013, 4: 400.
- [16] Deveau A, Bonito G, Uehling J, *et al.* Bacterial-fungal interactions: ecology, mechanisms and challenges[J]. [FEMS Microbiology Reviews](#), 2018, 42(3): 335–352.
- [17] Pérez-Jaramillo J E, Mendes R, Raaijmakers J M. Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions[J]. [Plant Molecular Biology](#), 2016, 90(6): 635–644.
- [18] Floc'h J B, Hamel C, Harker K N, *et al.* Fungal communities of the Canola rhizosphere: Keystone species and substantial between-year variation of the rhizosphere microbiome[J]. [Microbial Ecology](#), 2020, 80(4). Doi: 10.1007/500248-019-01475-8.
- [19] Coats V C, Rumphe M E. The rhizosphere microbiota of plant invaders: An overview of recent advances in the microbiomics of invasive plants[J]. [Frontiers in Microbiology](#), 2014, 5: 368.
- [20] Bais H P, Weir T L, Perry L G, *et al.* The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms[J]. [Annual Review of Plant Biology](#), 2006, 57: 233–266.
- [21] Lareen A, Burton F, Schäfer P. Plant root-microbe communication in shaping root microbiomes[J]. [Plant Molecular Biology](#), 2016, 90(6): 575–587.
- [22] Rudrappa T, Czymmek K J, Paré P W, *et al.* Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria[J]. [Plant Physiology](#), 2008, 148(3): 1547–1556.
- [23] Turner T R, James E K, Poole P S. The plant microbiome[J]. [Genome Biology](#), 2013, 14(6): 209.
- [24] Vandenkoornhuyse P, Quaiser A, Duhamel M, *et al.* The importance of the microbiome of the plant holobiont[J]. [New Phytologist](#), 2015, 206(4): 1196–1206.
- [25] Bulgarelli D, Rott M, Schlaeppi K, *et al.* Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota[J]. [Nature](#), 2012, 488(7409): 91–95.
- [26] Lundberg D S, Lebeis S L, Paredes S H, *et al.* Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome[J]. [Nature](#), 2012, 488(7409): 86–90.
- [27] Schlaeppi K, Dombrowski N, Oter R G, *et al.* Quantitative divergence of the bacterial root microbiota in *Arabidopsis thaliana* relatives[J]. [Proceedings of the National Academy of Sciences](#), 2014, 111(2): 585–592.
- [28] Liu F, Hewezi T, Lebeis S L, *et al.* Soil indigenous microbiome and plant genotypes cooperatively modify soybean rhizosphere microbiome assembly[J]. [BMC Microbiology](#), 2019, 19(1). Doi: 10.1186/S12866-019-1572-X.
- [29] Gupta V V S R, Germida J J. Soil aggregation: Influence on microbial biomass and implications for biological processes[J]. [Soil Biology & Biochemistry](#), 2015, 80: A3–A9.
- [30] Tecon R, Or D. Biophysical processes supporting the diversity of microbial life in soil[J]. [FEMS Microbiology Reviews](#), 2017, 41(5): 599–623.
- [31] Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities[J]. [Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America](#), 2006, 103(3): 626–631.
- [32] Rousk J, Brookes P C, Baath E. Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggest functional redundancy in carbon mineralization[J]. [Applied & Environmental Microbiology](#), 2009, 75(6): 1589–1596.
- [33] Peters N K, Frost J W, Long S R, *et al.* A plant flavone, luteolin, induces expression of *Rhizobium meliloti* nodulation genes[J]. [Science](#), 1986, 233(4767): 977–980.
- [34] Castrillo G, Teixeira P J P L, Paredes S H, *et al.* Root microbiota drive direct integration of phosphate stress and immunity[J]. [Nature](#), 2017, 543(7646): 513–518.
- [35] 向万胜, 黄敏, 李学垣. 土壤磷素的化学组分及其植物有效性[J]. [植物营养与肥料学报](#), 2004, 10(6): 663–670.
- Xiang W S, Huang M, Li X Y. Progress on fractioning of soil phosphorous and availability of various phosphorous fractions to crops in soil[J]. [Journal of Plant Nutrition and Fertilizers](#), 2004, 10(6): 663–670.
- [36] Cossetta C M, Wolfe B E. Causes and consequences of biotic interactions within microbiomes[J]. [Current Opinion in Microbiology](#), 2019, 50: 35–41.
- [37] Yuan J, Zhao J, Wen T, *et al.* Root exudates drive the soil-borne legacy of aboveground pathogen infection[J]. [Microbiome](#), 2018, 6(1): 156.
- [38] Doornbos R F, Loon L C V, Bakker P A H M. Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere. A review[J]. [Agronomy for Sustainable Development](#), 2012, 32(1): 227–243.
- [39] Raaijmakers J M, Mazzola M. Diversity and natural functions of antibiotics produced by beneficial and plant pathogenic bacteria[J]. [Annual Review of Phytopathology](#), 2012, 50(1): 403–424.
- [40] Asadhi S, Reddy Bhaskara B V, Sivaprasad Y, *et al.* Characterisation, genetic diversity and antagonistic potential of 2, 4-diacetylphloro-

- glucinol producing *Pseudomonas fluorescens* isolates in groundnut-based cropping systems of Andhra Pradesh, India[J]. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 2013, 46(16): 1966–1977.
- [41] Ballhausen M B, Vandamme P, de Boer W. Trait differentiation within the fungus-feeding (mycophagous) bacterial genus *Collimonas*[J]. *PLoS ONE*, 2016, 11(6): e0157552.
- [42] Berg G. Plant-microbe interactions promoting plant growth and health: Perspectives for controlled use of microorganisms in agriculture[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2009, 84(1): 11–18.
- [43] Kwak M J, Kong H G, Choi K, *et al.* Rhizosphere microbiome structure alters to enable wilt resistance in tomato[J]. *Nature Biotechnology*, 2018, 36(11): 1100–1109.
- [44] 陈峰. 微生物诱导的植物系统抗性[J]. *工业微生物*, 2007, (5): 51–53.  
Chen F. Systemic resistance of plant to microbial infection[J]. *Industrial Microbiology*, 2007, (5): 51–53.
- [45] Wees S C M V, Luijendijk M, Smoorenburg I, *et al.* Rhizobacteria-mediated induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis* is not associated with a direct effect on expression of known defense-related genes but stimulates the expression of the jasmonate-inducible gene *Atvsp* upon challenge[J]. *Plant Molecular Biology*, 1999, 41(4): 537–549.
- [46] Cameron D D, Neal A L, Van Wees S C, *et al.* Mycorrhiza-induced resistance: More than the sum of its parts?[J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(10): 539–545.
- [47] Zhalnina K, Louie K B, Hao Z, *et al.* Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3(4): 470–480.
- [48] Lebeis S L, Paredes S H, Lundberg D S, *et al.* Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa[J]. *Science*, 2015, 349(6250): 860–864.
- [49] Zengler K, Zaramela L S. The social network of microorganisms-how auxotrophies shape complex communities[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(6): 383–390.
- [50] Peterson S B, Dunn A K, Klimowicz A K, *et al.* Peptidoglycan from *Bacillus cereus* mediates commensalism with rhizosphere bacteria from the *Cytophaga-Flavobacterium* group[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(8): 5421–5427.
- [51] Hassani M A, Duran P, Hacquard S, *et al.* Microbial interactions within the plant holobiont[J]. *Microbiome*, 2018, 6(1): 58–58.
- [52] Qu Q, Zhang Z, Peijnenburg W J G M, *et al.* Rhizosphere microbiome assembly and its impact on plant growth[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68: 5024–5038.
- [53] Westhoff S, Van Wezel G P, Rozen D E. Distance-dependent danger responses in bacteria[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2017, 36: 95–101.
- [54] Garbeva P, Hordijk C, Gerards S, *et al.* Volatile-mediated interactions between phylogenetically different soil bacteria[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 289.
- [55] Lutz M, Wenger S, Maurhofer M, *et al.* Signaling between bacterial and fungal biocontrol agents in a strain mixture[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 48(3): 447–455.
- [56] Hsu R H, Clark R L, Tan J W, *et al.* Microbial interaction network inference in microfluidic droplets[J]. *Cell Systems*, 2019, 9(3): 229–242.
- [57] Prosser J I. Dispersing misconceptions and identifying opportunities for the use of 'omics' in soil microbial ecology[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2015, 13(7): 439–446.
- [58] Widder S, Allen R J, Pfeiffer T, *et al.* Challenges in microbial ecology: Building predictive understanding of community function and dynamics[J]. *The ISME Journal*, 2016, 10(11): 2557–2568.
- [59] 章家恩, 蔡燕飞, 高爱霞, 等. 土壤微生物多样性实验研究方法概述[J]. *土壤*, 2004, (4): 346–350.  
Zhang J E, Cai Y F, Gao A X, *et al.* Review on laboratory methods for soil microbial diversity[J]. *Soils*, 2004, (4): 346–350.
- [60] 姜滢滢, 朱双双, 章苗, 等. 微生物共培养研究进展[J]. *中国微生态学杂志*, 2017, 29(2): 239–244.  
Jiang Y Y, Zhu S S, Zhang M, *et al.* Progress in research on microbial co-culturing[J]. *Chinese Journal of Microecology*, 2017, 29(2): 239–244.
- [61] 徐德阳, 王莉莉, 杜春梅. 微生物共培养技术的研究进展[J]. *微生物学报*, 2015, 55(9): 1089–1096.  
Xu D Y, Wang L L, Du C M. Progress in microbial co-culture—A review[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2015, 55(9): 1089–1096.
- [62] Hill G T, Mitkowski N A, Aldrich-Wolfe L, *et al.* Methods for assessing the composition and diversity of soil microbial communities[J]. *Applied Soil Ecology*, 2000, 15(1): 25–36.
- [63] VanInsberghe D, Hartmann M, Stewart G R, *et al.* Isolation of a substantial proportion of forest soil bacterial communities detected via pyrotag sequencing[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79(6): 2096–2098.
- [64] Zhang J, Liu Y X, Zhang N, *et al.* NRT1.1B is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(6): 676–684.
- [65] Nichols D, Cahoon N, Trakhtenberg E M, *et al.* Use of Ichip for high-throughput in situ cultivation of "uncultivable" microbial species[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(8): 2445–2450.
- [66] Melhem B, Jean-Charles D, Jean-Christophe L, *et al.* The contribution of culturomics to the repertoire of isolated human bacterial and archaeal species[J]. *Microbiome*, 2018, 6(1): 94.
- [67] 楼骏, 柳勇, 李延. 高通量测序技术在土壤微生物多样性研究中的应用[J]. *中国农学通报*, 2014, 30(15): 256–260.  
Lou J, Liu Y, Li Y. Review of high-throughput sequencing techniques in studies of soil microbial diversity[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, 30(15): 256–260.
- [68] 魏娜, 李香真, 陶勇, 等. 元基因组和元转录组学在环境微生物中的应用[J]. *环境科学与技术*, 2014, 37(10): 48–54.  
Wei N, Li X Z, Tao Y, *et al.* New application of metagenomics and metatranscriptomics in environmental microbial research[J]. *Environmental Science & Technology*, 2014, 37(10): 48–54.
- [69] 秦楠, 栗东芳, 杨瑞馥. 高通量测序技术及其在微生物学研究中的应用[J]. *微生物学报*, 2011, 51(4): 445–457.  
Qin N, Li D F, Yang R F. Next-generation sequencing technologies and the application in microbiology[J]. *Acta Microbiologica Sinica*,

- 2011, 51(4): 445–457.
- [70] Gaiero J R, McCall C A, Thompson K A, *et al.* Inside the root microbiome: Bacterial root endophytes and plant growth promotion[J]. *American Journal of Botany*, 2013, 100(9): 1738–1750.
- [71] Sessitsch A, Hardoim P, Döring J, *et al.* Functional characteristics of an endophyte community colonizing rice roots as revealed by metagenomic analysis[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2012, 25(1): 28–36.
- [72] Nguyen N H, Song Z, Bates S T, *et al.* FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild[J]. *Fungal Ecology*, 2016, 20: 241–248.
- [73] Guo X, Zhang X, Qin Y, *et al.* Host-associated quantitative abundance profiling reveals the microbial load variation of root microbiome[J]. *Plant Communications*, 2020, 1(1): 100003.
- [74] Mitter B, Brader G, Pfaffenbichler N, *et al.* Next generation microbiome applications for crop production-limitations and the need of knowledge-based solutions[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2019, 49: 59–65.
- [75] Oberhardt M A, Zarecki R, Gronow S, *et al.* Harnessing the landscape of microbial culture media to predict new organism-media pairings[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 8493.
- [76] Chai L, Lu Z, Zhang X, *et al.* Zooming in on butyrate-producing clostridial *Consortia* in the fermented grains of baijiu via gene sequence-guided microbial isolation[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1397.
- [77] Oldroyd G E D, Murray J D, Poole P S, *et al.* The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis[J]. *Annual Review of Genetics*, 2011, 45: 119–144.
- [78] 李芳, 郝志鹏, 陈保冬. 菌根植物适应低磷胁迫的分子机制[J]. *植物营养与肥料学报*, 2019, 25(11): 1989–1997.
- Li F, Hao Z P, Chen B D. Molecular mechanism for the adaption of arbuscular mycorrhizal symbiosis to phosphorus deficiency[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2019, 25(11): 1989–1997.
- [79] Hu J, Wei Z, Friman V P, *et al.* Probiotic diversity enhances rhizosphere microbiome function and plant disease suppression[J]. *MBIO*, 2016, 7(6): e01790–16.
- [80] Schlaeppi K, Bulgarelli D. The plant microbiome at work[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2015, 28(3): 212–217.
- [81] Verbon E H, Trapet P L, Kruijs S, *et al.* Rhizobacteria-mediated activation of the Fe deficiency response in *Arabidopsis* roots: Impact on Fe status and signaling[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 909.
- [82] Jiao S, Yang Y, Xu Y, *et al.* Balance between community assembly processes mediates species coexistence in agricultural soil microbiomes across eastern China[J]. *The ISME Journal*, 2020, 14(1): 202–216.
- [83] Carrión V J, Perez-Jaramillo J, Cordovez V, *et al.* Pathogen-induced activation of disease-suppressive functions in the endophytic root microbiome[J]. *Science*, 2019, 366(6465): 606–612.
- [84] Xiong W, Guo S, Jousset A, *et al.* Bio-fertilizer application induces soil suppressiveness against fusarium wilt disease by reshaping the soil microbiome[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 114: 238–247.
- [85] Simon J C, Marchesi J R, Mougel C, *et al.* Host-microbiota interactions: From holobiont theory to analysis[J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 5.
- [86] Hu J, Wei Z, Kowalchuk G A, *et al.* Rhizosphere microbiome functional diversity and pathogen invasion resistance build up during plant development[J]. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(12), Doi: 10.1111/1462–2920.15097.
- [87] Chaparro J M, Badri D V, Vivanco J M, *et al.* Rhizosphere microbiome assemblage is affected by plant development[J]. *The ISME Journal*, 2014, 8(4): 790–803.
- [88] Busby P E, Soman C, Wagner M R, *et al.* Research priorities for harnessing plant microbiomes in sustainable agriculture[J]. *Plos Biology*, 2017, 15(3): e2001793.
- [89] 董醇波, 张芝元, 韩燕峰, 等. 核心微生物组的研究及利用现状[J]. *菌物学报*, 2019, 38(1): 1–10.
- Dong C B, Zhang Z Y, Han Y F, *et al.* Research and application prospects of core microbiome[J]. *Mycosystema*, 2019, 38(1): 1–10.
- [90] Compant S, Samad A, Faist H, *et al.* A review on the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application[J]. *Journal of Advanced Research*, 2019: 29–37.