评述

中国知名大学及研究院所专栏 中国农业科学院植物保护研究所专辑

植物招募防御微生物与植物保护

刘重喜^{①②}, 宋佳^②, 王相晶^②, 向文胜^{①②*}

① 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

② 东北农业大学生命科学学院, 黑龙江省农业生物功能基因重点实验室, 哈尔滨 150030

* 联系人, E-mail: xiangwensheng@neau.edu.cn

收稿日期: 2015-12-28; 接受日期: 2016-02-09; 网络版发表日期: 2016-05-25

国家重点基础研究发展计划(批准号: 2010CB126102)和国家自然科学基金(批准号: 31225024, 31471832)资助

摘要 植物根部微生物被称为植物的第二基因组, 在植物保护中起到重要的作用. 植物整合环境和生物互作信号, 调控代谢物的合成与分泌, 从而影响根部微生物群落结构. 当病原微生物或昆虫侵袭植物时, 植物能招募有益微生物协助植物防御. 本文对病虫害侵袭植物, 根对有益微生物的招募机制及招募微生物参与植物防御的机制进行了综述, 并展望了未来的研究方向和热点.

关键词 招募微生物, 植物保护, 招募机制, 防御机制

随着现代农业的发展, 农业的生态安全问题已越来越受到生产者和科研人员的重视. 化学农药的大量使用带来了一系列的环境问题, 包括土壤板结、酸化、农药残留毒性、病虫抗(耐)药性上升、次要害虫大发生、环境污染和生态平衡破坏等, 严重威胁着农产品质量和农业生态环境安全. 因此, 需要加快改变农作物对化学农药过分依赖的传统方式, 在稳产增产前提下, 大力发展化学农药替代技术及相关产品研发, 促进传统化学防治向现代绿色防控的转变, 实现农产品产量与质量安全、农业生态环境保护相协调的可持续发展. 微生物对于植物健康的有益影响以及它们在农业中的应用已经被广泛地研究和报道^[1,2]. 因此, 采用微生物防控技术与产品代替有公害的化学农药, 由此不但可改善作物和牲畜的营养, 而且能够协助植物抵御生物(病原菌和害虫)胁迫

和非生物(包括污染物和气候变化)胁迫, 是达到这个目标的理想策略之一.

植物在生长过程中常常将许多营养物质分配至根部, 并通过其根系向周围环境释放大量的单糖、多糖、有机酸、酚类化合物、氨基酸和蛋白质等营养和能源物质, 吸引大量微生物聚集^[3,4]. 这些微生物显著影响着植物的健康, 它们与植物形成相互依赖、相互影响的复杂双边关系. 每克植物的根部约含 10^{11} 个微生物细胞, 这些微生物的总体基因组要远大于植物的基因组, 也被称为植物的第二基因组, 其结构和丰度的改变是植物健康的重要预警器^[5,6]. 然而如何识别一些对植物有促生和抗病作用的有益微生物种群是目前面临的一个重要挑战. 近年研究发现, 植物在受到病虫害攻击时, 会特异招募有益微生物, 这些微生物通过产生抗生素或诱导植物防御等为植物提

引用格式: 刘重喜, 宋佳, 王相晶, 等. 植物招募防御微生物与植物保护. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 491–497

Liu C X, Song J, Wang X J, et al. Recruitment of defensive microbes and plant protection. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 491–497, doi: 10.1360/N052016-00164

供保护^[7,8]. 因此, 对于这些微生物的招募和防御机制的研究具有重要的理论价值和实践意义, 可为植物保护提供新的理论和新的技术.

1 病虫害侵袭植物与植物根招募微生物

1.1 病原菌侵染植物与根招募微生物

近年来, 利用培养及免培养手段对不同植物的健康株和发病株根际和根内微生物群落进行比较研究, 发现病原菌侵染的植株和未被侵染的植株会形成各自不同的微生物群落结构^[9-13], 侵染植株的微生物多样性以及与抗病相关的微生物明显增加, 例如, Reiter 等人^[14]利用末端限制性片段长度多样性 (terminal restriction fragment length polymorphism, T-RFLP) 对软腐欧文氏菌 (*Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*) 侵染和未侵染的马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 植株菌群进行分析, 发现被侵染植株的菌群多样性明显增加, 进一步分离及活性检测, 发现高达 38% 的内生菌具有病原菌拮抗性; Trivedi 等人^[15]利用 rRNA 基因克隆文库及荧光定量 PCR 对柑橘 (*Citrus reticulata* Blanco) 植物根际微生物进行研究, 发现柑橘黄龙病菌 (*Candidatus Liberibacter asiaticus*) 侵染改变了根际微生物群落结构, 增加了可产生多种抗菌化合物的放线菌的招募. Huang 等人^[16]采用分离培养方法对健康和感染茄科雷尔氏菌 (*Ralstonia solanacearum*) 发病的番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 植株进行根际微生物筛选, 共得到 110 株根际细菌. 活体外抑菌活性测试结果显示, 18 株菌对茄科雷尔氏菌有拮抗性, 其中 11 株分离于发病植株. 盆栽试验结果表明, 从发病植株分离得到的拮抗菌对茄科雷尔氏菌的防效显著高于从健康株里得到的拮抗菌. 这些研究结果证明, 植物在面临病原菌侵染时, 植物根可能招募了有益微生物群, 改变了植物根部微生物群落结构, 增强了植物防御病原微生物的能力.

1.2 虫害侵袭植物与根招募微生物

植物持续受到各种虫害侵袭时, 会诱发植物的防御反应, 改变植物根部次级代谢产物的浓度, 从而影响植物与土壤中微生物的相互作用^[17]. 为了探明植物在遭受虫害侵袭时植物根部是否会从土壤中招

募有益微生物参与防御. Yang 等人^[18]利用烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 取食辣椒植物叶片, 采用分离培养方法筛选植物根际微生物群, 并记录叶片和根部的病害情况. 他们发现烟粉虱侵袭后辣椒植物根际显著增加了一些可诱导植物系统抗性的革兰氏阳性细菌和腐生真菌的招募, 同时明显减轻了植物叶片和根部的茄科细菌性斑点病菌 (*Xanthomonas axonopodis* pv. *vesicatoria*) 和青枯雷尔氏菌 (*Ralstonia solanacearum*) 引起的发病症状, 而其中的几株革兰氏阳性的枯草芽孢杆菌可明显诱导植物的系统防御, 减少粉虱在番茄田中的种群数量^[19]. Lee 等人^[20]进一步利用蚜虫取食辣椒植物叶片, 并在植物生长的基质中接种已知的有益菌枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis* GB03)、腐生菌荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens* Pf-5) 以及病原菌青枯雷尔氏菌 (*Ralstonia solanacearum* SL1931). 7 天后调查这 3 种菌的菌群数量, 发现枯草芽孢杆菌的数量显著增加, 荧光假单胞菌的数量未变化, 而青枯雷尔氏菌的数量明显减少, 证实了昆虫侵袭后, 植物可积极招募有益微生物.

2 招募微生物机制

植物根系分泌物由多种化合物组成, 包括糖类、氨基酸、黄酮类化合物、蛋白质、脂肪酸等. 这些化合物作为营养物质和信号分子吸引土壤中的微生物至植物根际, 例如, Somers 等人^[21]发现植物可通过释放碳水化合物和氨基酸招募根际有益菌群. 那么植物在受到病虫害侵袭时是否会分泌特异的化学信号招募有益微生物呢? Rudrappa 等人^[22]用能引起番茄细菌性叶斑病的丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*) 侵染拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 幼苗后, 发现植物的根部会即刻分泌大量 L-苹果酸 (L-malic acid, MA), 特异地吸引有益菌枯草芽孢杆菌 FB17 (*Bacillus subtilis* FB17) 定植到植物根部. 该有益菌可诱发植物产生防御化合物茉莉酸, 帮助植物对抗病原菌的侵染. Lakshmanan 等人^[23,24]进一步对拟南芥的根部转录组进行测序分析, 发现植物叶片在受到病原菌侵染时, 会增加苹果酸转运蛋白 1 (aluminum activated malate transporter 1, ALMT1) 的表达量, 提高根际苹果酸浓度. Liu 等人^[25]发现, 黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 在受到黄瓜枯萎病侵染时, 是通过根部分泌柠檬酸 (citric acid) 招募有益菌解淀粉芽孢杆菌 SQR9 (*Bacillus amyloliquefaciens* SQR9).

特别是近期, 人们发现病虫害侵袭后激活植物的多种防御信号途径在微生物的招募中起到重要作用^[14], 包括茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号途径, 水杨酸(salicylic acid, SA)信号途径, 乙烯(ethylene, ET)信号途径和脱落酸(abscisic acid, ABA)信号途径。

JA 是调节植物生长及防御的重要植物激素^[26,27]。植物在受到死体营养型病原菌和植物组织咀嚼型昆虫攻击时会启动 JA 信号, 并且该信号分子可在植物体内长距离传递^[28,29]。该信号途径的激活可影响植物与根际微生物的相互作用, 从而改变微生物的群落组成^[30]。例如, 菜青虫(*Pieris rapae* L.)和棉铃虫(*Helicoverpa armigera* Hubner)幼虫取食植物会激活 JA 信号途径的一个分支途径, 该分支途径受转录因子 MYC2 调控^[31]。MYC2 正调控黄酮类化合物的生物合成, 而黄酮类化合物又存在于根分泌物中, 决定着根际微生物群的建立^[32]。但是, JA 诱导的黄酮类化合物生物合成是否与植物根部积极招募土壤中微生物有关还有待于进一步研究。

SA 是另一种调节植物防御的重要植物激素。该激素主要用来防御活体营养型病原菌和刺吸式植物昆虫^[33,34]。SA 信号是通过调节蛋白 NRP1(non-expressor of pathogenesis-related genes 1)的介导而激活防御反应^[35]。而 NRP1 需要结合多种有益微生物诱发的诱导系统抗性(induced systemic resistance, ISR)才能发挥抗病作用^[36,37]。因此, SA 依赖信号在植物与根际非致病微生物相互作用中至关重要。

JA 信号途径也通过利用共同的转录子与 ET 信号途径和 ABA 信号途径相互协作。在拟南芥中, JA 途径包括 MYC2 和乙烯应答因子(ethylene responsive factor, ERF)两个主分支, 它们分别激活不同的 JA 应答基因^[27,38]。MYC2 分支与 ABA 信号途径协同作用, 而 ERF 分支则是与 ET 信号途径互通。近期研究显示, ET 和 ABA 信号对有益微生物定植植物起到重要的调控作用^[39,40]。

3 微生物参与的植物防御机制

近年来研究显示, 植物在受到病虫害侵袭时可通过招募土壤中有利益微生物形成复杂的防御机制, 如招募拮抗菌和诱导植物系统抗性。

3.1 招募拮抗菌

植物在受到病原菌侵染时可特异招募有拮抗活性的有益微生物直接杀死病原菌。Mavrodi 等人研究发现, 小麦(*Triticum aestivum*)耕作模式不同, 其根际的主要病原菌也不同。在美国华盛顿州中部, 小麦主要有两种耕作模式: (i) 冬小麦—夏休闲轮作(winter wheat-summer fallow rotation)的旱田; (ii) 每年种植但是需要灌溉的灌溉田。在旱田中, 小麦根际的主要病原菌是丝核菌(*Rhizoctonia solani* AG-8 和 *Rhizoctonia oryzae*), 而在灌溉田中, 小麦根际的主要病原菌为小麦全蚀病菌(*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*)。小麦本身通常缺少抗这些病原菌的抗病基因^[41]。为了生存, 小麦采取了从土壤中招募特异拮抗微生物的防御策略^[42]。Mavrodi 等人^[43]就发现旱田中的小麦根际主要富集对丝核菌有拮抗作用的产吩嗪类抗生素(phenazines)的假单胞菌, 而灌溉田中的小麦根际主要富集对小麦全蚀病菌有拮抗作用的产 2,4-二乙酰基苯三酚(diacetylphloroglucinol, DAPG)的假单胞菌。本实验室发现, 大豆(*Glycine max* (Linn.) Merr.)根部在受到大豆疫霉病菌侵染时也会从土壤中招募特异的拮抗微生物。在大豆疫霉发病严重的地块中取样幸存健康植株并对其根部微生物进行分离, 得到 6 株对大豆疫霉有强拮抗活性的放线菌菌株。进一步进行活性产物分离, 发现这 6 株菌均能产生一种含氰基结构大环内酯类化合物——勃利霉素(borrelidin)。该化合物对大豆疫霉有显著的抑制效果, 在菌丝生长抑制试验中, 与商品化抗大豆疫霉药物甲霜灵相比, 其半抑制浓度(half maximal inhibitory concentration, IC₅₀)和 95%抑制浓度(IC₉₅)值分别是甲霜灵的 1/62 和 1/263^[44,45]。

3.2 诱导植物系统抗性

植物通过与招募的有益微生物发生相互作用, 体内产生诱导信号, 该信号经一定途径传递后, 最终激活与防御相关的基因表达, 对病虫害产生物理或化学屏障^[46]。

(1) 引发 ISR 的微生物诱导子。早期对引发 ISR 微生物诱导子(microbial elicitors)的研究主要集中在脂多糖(lipopolysaccharides, LPS)和脓绿素(pyoverdine)上^[47,48]。近年来, 人们相继发现了许多其他种类的 ISR 诱导子, 如抗生素(绿脓菌素(pyocyanin)和 DAPG)^[49,50]、鞭毛^[51]、N-酰基-高丝氨酸内酯(N-acyl

homoserine lactones)^[46]以及环状脂肽(cyclic lipopeptides, CLPs)^[52,53]。此外,一些挥发性的有机化合物也具有诱导 ISR 的功能,例如,枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis* GB03)产生的 2,3-丁二醇^[54]和多黏类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*)产生的 C13 挥发性物质^[55]。

(2) 启动防御信号途径。JA/ET 是 ISR 主要依赖的防御信号途径^[43]。有益微生物可触发 JA/ET 信号途径,并通过细胞质中的调节蛋白 NPR1 激活防御相关基因的表达,如编码壳多糖酶的 PR-3 基因,编码壳多糖结合蛋白的 PR-4 基因以及编码植物防卫素的 PDF1.2(plant defensin 1.2)基因^[46,56]。SA 依赖防御信号途径主要通过增加内源性 SA 的含量,随之增强发病相关(pathogenesis-related, PR)蛋白的表达,如 PR-1, PR-2 和 PR-5,从而提高植物系统抗性。该信号途径通常被认为是由病原体诱发的系统抗性,被称为系统获得抗性(systemic acquired resistance, SAR)^[46]。近年来研究发现,一些有益微生物同样可启动 SA 依赖防御信号途径, van de Mortel 等人^[37]研究发现,荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens* SS101)可通过 SA 信号途径介导,诱导硫代葡萄糖盐(glucosinolate)和亚麻荠素(camalexin)的生物合成,从而减少甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)对拟南芥的侵害; Alizadeh 等人^[57]将两种有益微生物哈茨木霉菌(*Trichoderma harzianum*)和假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)接种到黄瓜根部,同时激活了黄瓜的 SA 和 JA 依赖的信号途径,增强了黄瓜对黄瓜枯萎病(*Fusarium oxysporum*)的抗性; Kurth 等人^[58]对橡树(*Quercus palustris* Münchh.)叶片的转录组测序数据分析,发现有益微生物(*Streptomyces* sp. AcH 505)是通过同时激活橡树的 SA 和 JA/ET 依赖的信号途径,增强橡树对白粉病(*Microsphaera alphitoides*)的抗性。

(3) 增强植物结构性屏障。有益微生物除增加防御相关基因的表达外,还可通过增强植物结构性屏障(augmenting structural barriers)阻止病原菌侵入。Van der Ent 等人研究发现,拟南芥在受到霜霉菌(*Hyaloperonospora arabidopsidis*)侵染时,其根际有益菌荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens* WCS417r)可诱导病原菌入口位点的胼胝质(callose)沉积量增加,从而阻止病原菌侵入。研究者们进一步选用拟南芥 ABA 突变株 *ibs3* 进行该实验,但并未发现胼胝质沉积量增加,说明荧光假单胞菌 WCS417r

是通过诱导植物激素 ABA 的合成来调控胼胝质的沉积量,从而保护植物免受病原菌的侵染^[59,60]。

许多植物叶片的病原体在植物叶片气孔打开时,可通过气孔进入植物体内进行侵染。Kumar 等人^[61]发现,一些有益微生物可促进植物气孔关闭防止病原菌侵染。他们利用引起番茄细菌性叶斑病的丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*)侵染拟南芥叶片,然后在拟南芥生长的土壤中接种有益枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis* FB17)。当植物根部招募大量的枯草芽孢杆菌 FB17 定植时,调控气孔关闭的 ABA 合成量明显增加。3 h 后,枯草芽孢杆菌 FB17 处理的植物仅有 43% 的气孔是打开的,而对照组中则有 56% 的气孔打开。这种差异明显帮助植物减少疾病的发生率。

4 展望

作为植物微生态系统一部分的植物根部(包括根际和根内)微生物可经受住植物自身的防卫反应,具有更好的环境适应性和定植能力,所以在微生物防控方面具有广阔的应用前景。然而如何从其数量庞大的群体中分离出高活性、具有不同生防作用的有效菌株,是当前限制生防事业发展的关键。因此,对于植物特异招募有益微生物机制的研究,为寻找有效的生防微生物提供了捷径,并将会成为未来研究热点。目前,人们对植物和微生物间复杂的相互作用的理解还处于起步期。虽然越来越多的实验证据显示,植物在受到病虫害侵袭时会选择性地招募有益微生物,但是植物究竟采用何种调控机制(如激素类、转录因子)以及分泌何种关键化合物招募这些微生物还有待于进一步深入研究。此外,植物在启动防御时,可能只招募少量有益微生物与植物特异互作,导致细微的微生物群落差异,因此特异而灵敏分析技术的开发对于检测植物的微生物群系变化至关重要。近几年,高通量测序技术在研究植物根部微生物群落结构和多样性方面的广泛应用和普及^[62-65],为研究植物和微生物间的互作机制提供了新的机遇。通过功能宏基因组学和转录组学研究,洞察微生物的活动和功能,最终揭示何种微生物对植物有益以及微生物如何控制植物健康,为提高农作物的产量和质量提供一个新途径。

参考文献

- 1 Chaparro J M, Sheflin A M, Manter D K, et al. Manipulating the soil microbiome to increase soil health and plant fertility. *Biol Fertil Soils*, 2012, 48: 489–499
- 2 Lakshmanan V, Selvaraj G, Bais H P. Functional soil microbiome: belowground solutions to an aboveground problem. *Plant Physiol*, 2014, 166: 689–700
- 3 Bais H P, Weir T L, Perry L G, et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 233–266
- 4 Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, et al. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64: 1–32
- 5 Schnitzer S A, Klironomos J N, Hillerislambers J, et al. Soil microbes drive the classic plant diversity-productivity pattern. *Ecology*, 2011, 92: 296–303
- 6 Wagg C, Jansa J, Schmid B, et al. Belowground biodiversity effects of plant symbionts support aboveground productivity. *Ecol Lett*, 2011, 14: 1001–1009
- 7 Yi H, Yang J W, Ghim S, et al. A cry for help from leaf to root: aboveground insect feeding leads to the recruitment of rhizosphere microbes for plant self-protection against subsequent diverse attacks. *Plant Signal Behav*, 2011, 6: 1192–1194
- 8 Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science*, 2011, 332: 1097–1100
- 9 Yang C, Crowley D E, Menge J A. 16S rDNA fingerprinting of rhizosphere bacterial communities associated with healthy and *Phytophthora* infected avocado roots. *FEMS Microbiol Ecol*, 2001, 35: 129–136
- 10 McSpadden Gardener B B, Weller D M. Changes in populations of rhizosphere bacteria associated with take-all disease of wheat. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67: 4414–4425
- 11 Schreiner K, Hagn A, Kyselková M, et al. Comparison of barley succession and take-all disease as environmental factors shaping the rhizobacterial community during take-all decline. *Appl Environ Microbiol*, 2010, 76: 4703–4712
- 12 Trivedi P, Duan Y, Wang N. Huanglongbing, a systemic disease, restructures the bacterial community associated with citrus roots. *Appl Environ Microbiol*, 2010, 76: 3427–3436
- 13 Trivedi P, Spann T, Wang N. Isolation and characterization of beneficial bacteria associated with citrus roots in Florida. *Microb Ecol*, 2011, 62: 324–336
- 14 Reiter B, Pfeifer U, Schwab H, et al. Response of endophytic bacterial communities in potato plants to infection with *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*. *Appl Environ Microbiol*, 2002, 68: 2261–2268
- 15 Trivedi P, He Z, Van Nostrand J D, et al. Huanglongbing alters the structure and functional diversity of microbial communities associated with citrus rhizosphere. *ISME J*, 2012, 6: 363–383
- 16 Huang J F, Wei Z, Tan S Y, et al. The rhizosphere soil of diseased tomato plants as a source for novel microorganisms to control bacterial wilt. *Appl Soil Ecol*, 2013, 72: 79–84
- 17 Pangesti N, Pineda A, Pieterse C M J, et al. Two-way plant mediated interactions between root-associated microbes and insects: from ecology to mechanisms. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 414
- 18 Yang J W, Yi H S, Kim H, et al. Whitefly infestation of pepper plants elicits defence responses against bacterial pathogens in leaves and roots and changes the below-ground microflora. *J Ecol*, 2011, 99: 46–56
- 19 Murphy J F, Zehnder G W, Schuster D J, et al. Plant growth-promoting rhizobacterial mediated protection in tomato against Tomato mottle virus. *Plant Disease*, 2000, 84: 779–784
- 20 Lee B, Lee S, Ryu C M. Foliar aphid feeding recruits rhizosphere bacteria and primes plant immunity against pathogenic and non-pathogenic bacteria in pepper. *Ann Bot*, 2012, 110: 281–290
- 21 Somers E, Vanderleyden J, Srinivasan M. Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. *Crit Rev Microbiol*, 2004, 30: 205–240
- 22 Rudrappa T, Czymmek K J, Paré P W, et al. Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria. *Plant Physiol*, 2008, 148: 1547–1556
- 23 Lakshmanan V, Kitto S L, Caplan J L, et al. Microbe-associated molecular patterns-triggered root responses mediate beneficial rhizobacterial recruitment in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2013, 160: 1642–1661
- 24 Lakshmanan V, Castaneda R, Rudrappa T, et al. Root transcriptome analysis of *Arabidopsis thaliana* exposed to beneficial *Bacillus subtilis* FB17 rhizobacteria revealed genes for bacterial recruitment and plant defense independent of malate efflux. *Planta*, 2013, 238:

- 657–668
- 25 Liu Y P, Zhang N, Qiu M H, et al. Enhance rhizosphere colonization of beneficial *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 by pathogen infection. *FEMS Microbiol Lett*, 2014, 353: 49–56
- 26 Browse J. Jasmonate: an oxylipin signal with many roles in plants. *Plant Hormones*, 2005, 72: 431–456
- 27 Pieterse C M, Van Der Does D, Zamioudis C, et al. Hormonal modulation of plant immunity. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2012, 28: 489–521
- 28 De Vos M, Van Oosten V R, Van Poecke R M P, et al. Signal signature and transcriptome changes of *Arabidopsis* during pathogen and insect attack. *Mol Plant Microbe Interact*, 2005, 18: 923–937
- 29 Ankala A, Kelley R Y, Rowe D E, et al. Foliar herbivory triggers local and long distance defense responses in maize. *Plant Sci*, 2013, 201: 103–112
- 30 Carvalhais L C, Dennis P G, Badri D V, et al. Activation of the jasmonic acid plant defence pathway alters the composition of rhizosphere bacterial communities. *PLoS One*, 2013, 8: e56457.10.1371
- 31 Verhage A, Vlaardingerbroek I, Raaymakers C, et al. Rewiring of the jasmonate signaling pathway in *Arabidopsis* during insect herbivory. *Front Plant Sci*, 2011, 2: 47
- 32 Zamioudis C, Pieterse C M. Modulation of host immunity by beneficial microbes. *Mol Plant Microbe Interact*, 2012, 25: 139–150
- 33 Kusnierczyk A, Winge P, Jorstad T S, et al. Towards global understanding of plant defence against aphids: timing and dynamics of early *Arabidopsis* defence responses to cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) attack. *Plant Cell Environ*, 2008, 31: 1097–1115
- 34 Wu J Q, Baldwin I T. New insights into plant responses to the attack from insect herbivores. *Annu Rev Genet*, 2010, 44: 1–24
- 35 Dong X. NPR1, all things considered. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7: 547–552
- 36 Segarra G, Van Der Ent S, Trillas I, et al. MYB72, a node of convergence in induced systemic resistance triggered by a fungal and a bacterial beneficial microbe. *Plant Biol*, 2009, 11: 90–96
- 37 van de Mortel J E, De Vos R C H, Dekkers E, et al. Metabolic and transcriptomic changes induced in *Arabidopsis* by the rhizobacterium *Pseudomonas fluorescens* SS101. *Plant Physiol*, 2012, 160: 2173–2188
- 38 Kazan K, Manners J M. MYC2: the master in action. *Mol Plant*, 2013, 6: 686–703
- 39 Camehl I, Sherameti I, Venus Y, et al. Ethylene signalling and ethylene-targeted transcription factors are required to balance beneficial and nonbeneficial traits in the symbiosis between the endophytic fungus *Piriformospora indica* and *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 2010, 185: 1062–1073
- 40 Martin-Rodriguez J A, Leon-Morcillo R, Vierheilig H, et al. Ethylene-dependent/ethylene-independent ABA regulation of tomato plants colonized by arbuscular mycorrhiza fungi. *New Phytol*, 2011, 190: 193–205
- 41 Schroeder K L. The dynamics of root diseases of wheat and barley in the transition from conventional tillage to direct seeding. Doctor Dissertation. Pullman: Washington State University, 2004
- 42 Cook R J, Thomashow L S, Weller D M, et al. Molecular mechanisms of defense by rhizobacteria against root disease. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 4197–4201
- 43 Mavrodi O V, Mavrodi D V, Parejko J A, et al. Irrigation differentially impacts populations of indigenous antibiotic-producing *Pseudomonas* spp. in the rhizosphere of wheat. *Appl Environ Microbiol*, 2012, 78: 3214–3220
- 44 Liu C X, Zhang J, Wang X J, et al. Antifungal activity of borrelidin produced by a *Streptomyces* strain isolated from soybean. *J Agric Food Chem*, 2012, 60: 1251–1257
- 45 Xiang W S, Wang J D, Wang X J, et al. Effect of borrelidin for controlling soybean phytophthora root rot. WO Patent, 2012, 129760 A1
- 46 Pieterse C M J, Zamioudis C, Berendsen R L, et al. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annu Rev Phytopathol*, 2014, 52: 347–375
- 47 Van Loon L C, Bakker P A H M, Pieterse C M J. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annu Rev Phytopathol*, 1998, 36: 453–483
- 48 De Vleeschauwer D, Höfte M. Rhizobacteria-induced systemic resistance. *Adv Bot Res*, 2009, 51: 223–281
- 49 De Vleeschauwer D, Cornelis P, Höfte M. Redoxactive pyocyanin secreted by *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2 triggers systemic resistance to *Magnaporthe grisea* but enhances *Rhizoctonia solani* susceptibility in rice. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2006, 19: 1406–1419
- 50 Weller D M, Mavrodi D V, Van Pelt J A, et al. Induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis thaliana* against *Pseudomonas syringae* pv. tomato by 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology*, 2012, 102: 403–412
- 51 Meziane H, Van der Sluis I, Van Loon L C, et al. Determinants of *Pseudomonas putida* WCS358 involved in inducing systemic resistance in plants. *Mol Plant Pathol*, 2005, 6: 177–185

- 52 Rahman A, Uddin W, Wenner N G. Induced systemic resistance responses in perennial ryegrass against *Magnaporthe oryzae* elicited by semi-purified surfactin lipopeptides and live cells of *Bacillus amyloliquefaciens*. *Mol Plant Pathol*, 2015, 16: 546–558
- 53 Chowdhury S P, Uhl J, Grosch R, et al. Cyclic lipopeptides of *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* colonizing the lettuce rhizosphere enhance plant defense responses toward the bottom rot pathogen *Rhizoctonia solani*. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2015, 28: 984–995
- 54 Ryu C-M, Farag M A, Hu C H, et al. Bacterial volatiles induce systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2004, 134: 1017–1026
- 55 Lee B, Farag M A, Park H B, et al. Induced resistance by a long-chain bacterial volatile: elicitation of plant systemic defense by a C13 volatile produced by *Paenibacillus polymyxa*. *PLoS One*, 2012, 7: e48744
- 56 Conn V M, Walker A R, Franco C M M. Endophytic actinobacteria induce defense pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2008, 21: 208–218
- 57 Alizadeh H, Behboudi K, Ahmadzadeh M, et al. Induced systemic resistance in cucumber and *Arabidopsis thaliana* by the combination of *Trichoderma harzianum* Tr6 and *Pseudomonas* sp. Ps14. *Biol Control*, 2013, 65: 14–23
- 58 Kurth F, Mailänder S, Bönn M, et al. *Streptomyces*-induced resistance against oak powdery mildew involves host plant responses in defense, photosynthesis, and secondary metabolism pathways. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2014, 27: 891–900
- 59 Ton J, Jakab G, Toquin V, et al. Dissecting the β -aminobutyric acid-induced priming phenomenon in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17: 987–999
- 60 Van der Ent S, Van Hulten M H A, Pozo M J, et al. Priming of plant innate immunity by rhizobacteria and β -aminobutyric acid: differences and similarities in regulation. *New Phytol*, 2009, 183: 419–431
- 61 Kumar A S, Lakshmanan V, Caplan J L, et al. Rhizobacteria *Bacillus subtilis* restricts foliar pathogen entry through stomata. *Plant J*, 2012, 72: 694–706
- 62 Bulgarelli D, Rott M, Schlaeppi K, et al. Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota. *Nature*, 2012, 488: 91–95
- 63 Lundberg D S, Lebeis L, Paredes S H, et al. Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microb. *Nature*, 2012, 488: 86–90
- 64 Peiffer J A, Spor A, Koren O, et al. Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 6548–6553
- 65 Edwards J, Johnson C, Santos-Medellín C, et al. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: E911–E920

Recruitment of Defensive Microbs and Plant Protection

LIU ChongXi^{1,2}, SONG Jia², WANG XiangJing² & XIANG WenSheng^{1,2}

¹ State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China;

² Key Laboratory of Agriculture Biological Functional Gene of Heilongjiang Provincial Education Committee, College of Life Science, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China

Microbes associated with plant roots, also referred to as the second genome of the plant, are crucial for plant health. Plants can determine the composition of the root microbiome by active secretion of compounds according to the signals received from the environment. Upon pathogen or insect attack, plants are able to recruit beneficial microorganisms to aid in defense of the plant. In this review, we summarize the mechanisms of microbial recruitment by plant roots upon attack by pathogens or insects, and discuss future perspectives.

recruitment of defensive microbes, plant protection, recruiting mechanism, defence mechanisms

doi: 10.1360/N052016-00164