

## 環境変動がもたらす植物根圏微生物の集団・個体レベルでの動的変化

椎名 昭斗<sup>1</sup>, Yuniar Devi Utami<sup>2</sup>, 晝間 敬<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> 東京大学教養学部統合自然科学科

〒153-8902 東京都目黒区駒場 3 丁目 8-1

<sup>2</sup> 東京大学大学院 総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系

〒153-8902 東京都目黒区駒場 3 丁目 8-1

### Transitions in plant-associated microorganisms at the population and individual level induced by environmental changes

Akito Shiina<sup>1</sup>, Yuniar Devi Utami<sup>2</sup>, Kei Hiruma<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Department of Integrated Sciences, School of Arts and Sciences, The University of Tokyo

3-8-1 Komaba, Meguro-ku, 153-8902, Tokyo, Japan

<sup>2</sup>Department of Life Sciences, Graduate School of Arts and Sciences,

The University of Tokyo

3-8-1 Komaba, Meguro-ku, 153-8902, Tokyo, Japan

Keywords: Plant-Microbe interactions, Endophytes, Environmental changes, Microbiome, Rhizosphere

DOI: 10.24480/bsj-review.14a6.00241

#### 1. はじめに

土中に根を張る植物は、さまざまな土壌微生物と絶え間ない相互作用をしながら生息する。微生物が存在する領域は、土壌、根からの様々な影響を受ける根圏土壌や、根の表層・内部等多様であり、主に真菌、卵菌、細菌、古細菌が集団を形成している。これらの微生物は植物の成長を促すなどの共生性を示すものから、植物の成長を阻害し最悪の場合死滅させる病原性を示すものまで多彩であり、植物の生存および生育に非常に大きな影響を与える。病原菌は作物に深刻な被害を及ぼす可能性があり、植物に対する感染様式や病原性の発揮に重要な遺伝子などの理解や植物の病原菌に対する免疫応答の理解が進んできた。一方、共生性を示す微生物は窒素固定を介して窒素源を植物に供給する根粒細菌や菌糸を介してリンなどの栄養素を植物へと供給する菌根菌などがよく研究されてきた。これらの研究の多くは特定の制御された環境条件での単独の微生物の振る舞いを対象としているが、実際の自然環境において

植物と微生物はあらゆる環境変化に晒されているとともに多種多様な微生物集団が共存している。また、最近の研究から植物—微生物相互作用の実態は環境の変化に応じて動的かつ連続的に変化していくことがわかってきた (Cheng et al. 2019)。そこで、本稿では、環境変動に応じて微生物が集団と個体という二つの次元で動的に変化することを紹介し、変動する環境下の植物—微生物相互作用を研究する意義を考える。

## 2. 集団の組成の変化

植物は土中に根を張り固着した生活を営んでおり、様々なストレスに晒されている。気候変動による熱ストレスや乾燥ストレスは植物に致命的となりうるが、植物は有益な微生物と協力することで種々のストレスに対する耐性を強化している (Kumar and Verma 2018)。さらに植物と共生する微生物の一部は植物の栄養吸収にも寄与しており、植物の生育における重要な役割を果たしている (Vandenkoornhuyse et al. 2015)。しかし、これらの微生物集団(微生物集団)も環境変動の影響を受け、時に不可逆的な変化を起こすことがわかってきた。微生物集団の研究は第二世代シーケンサーの登場により活発化し、様々な植物種や環境における微生物カタログ情報やメタゲノム情報が蓄積されてきている。これらの情報を比較することで、環境変動による微生物集団の組成の変化や、さらには、その変化が植物に与える影響との関連性についての解析が可能となる (Cheng et al. 2019)。これらの解析の結果、環境変動によって母集団である土壌微生物集団の組成が変化し、さらに環境変動に植物が応答することでも根圏や根内部に存在する微生物集団が変化することがわかってきた。

### 2-1. 環境変動による土壌微生物集団の変化

土壌微生物集団は環境変化によってその組成が変化し、その結果植物との相互作用が異なる様相を呈することがある。熱は自然環境下において普遍的なストレスであり、土壌微生物集団の組成を変化させる重要な要素の一つである。Mendes らは病原糸状菌である *Rhizoctonia solani* の病原性発揮が、特定の土壌で植物を栽培した場合に抑制されるが、50°C及び80°Cで1時間処理した土壌では病害耐性が低下することを発見した (Mendes et al. 2011)。van der Voort らはこのデータを解析することで、短時間の比較的低温の熱ストレスにより土壌の微生物集団の素性が劇的に変化すること、および、熱ストレスによりその存在量が低下した細菌の一部は、病害耐性に寄与することが知られている共生菌であることを明らかにした (van der Voort et al. 2016)。したがって、短時間の熱ストレスであっても根の微生物集団を劇的に変化させ、その結果、土壌が持つ病害耐性の度合いが変化することがわかった。このような熱ストレスとして、自然環境下では山火事が発生し、土壌微生物集団の多様性を大幅に減少させ、その組成も変化させることが知られている (Nelson et al. 2022)。

植物にとって水分は生育に必要不可欠であるため、乾燥ストレスは植物の生存や生育に甚大な影響を及ぼす。そこで、共生性の微生物が浸透圧の調整や水の吸収効率を上昇させることで、植物の乾燥耐性を向上させている (Poudel et al. 2021)。しかし一方で、乾燥ストレスは根における微生物集団の組成やその機能にも影響を及ぼすことがわかってきた (Naylor and

Coleman-Derr 2018)。例えば、乾燥した夏を経ると、土壌細菌集団の多様性は変わらないものの、集団内の *Actinobacteria* の相対的な存在比が上昇し、*Acidobacteria* の存在比が減少する (Barnard et al. 2013)。さらに、この土壌を再び湿らせることで集団の組成が乾燥前と同様に戻ったことから、土壌微生物集団は乾燥に対して頑健性を持つことが示唆された (Barnard et al. 2013)。しかし一方で、植物における微生物集団は乾燥に対して必ずしも頑健性は示さない可能性がある。Santos-Medellín らは、一時的に灌漑を止めることでイネに乾燥ストレスを一過的に与えた後に、乾燥ストレスが微生物集団の組成に与える時系列変化について解析した (Santos-Medellín et al. 2017)。その結果、より長期間の乾燥ストレスを受けたイネの根の内部に存在する微生物集団では、様々な植物の病害耐性を向上させる *Actinobacteria* の占める割合が高まっていたことを明らかにした。一方で、給水により乾燥ストレスを解除した後においても、乾燥ストレスで変化した微生物集団の組成は通常時のものには戻らないことを発見した。水を通常量与えているイネの微生物集団の組成はその他の生育環境に依存することなく一定で安定していることが明らかになっているが、乾燥ストレスはその微生物集団の組成に不可逆的な大きな影響を与えることを示唆しており、それが乾燥ストレスの緩和後にどのような影響を植物に与えるかについてさらなる研究が望まれる。

さらに詳細な集団変化として、種内集団の変化が考えられる。パンゲノムは、種内の多様性を表す言葉として登場した (McCarthy and Fitzpatrick 2019)。様々な微生物の同種内での比較ゲノム解析より、どの株も保存しているコア領域に加えて、特定の株が特異的に持つアクセサリー領域に分けられることが分かってきており (Ma et al. 2010)、パンゲノムは、種内株でのコア領域と各株のアクセサリー領域のセット全体を表していると言える。植物と相互作用する微生物の一部は、同種と言っても植物感染戦略の異なる様々な株が存在する (Badet and Croll 2020; Alouane et al. 2021)。例えば、我々が研究対象としている糸状菌 *Colletotrichum tofieldiae* (Ct) は世界中の幅広い植物種から様々な株が単離されており、シロイヌナズナの植物成長に与える影響は共生性から病原性まで多様であるとともに、シロイヌナズナに対してそれぞれ病原性および共生性を示す菌株が同一環境下で生育する同じ植物種から単離されている (Hiruma et al. 2022)。この発見は、植物の環境においては、複数の同種株が共存・競合している可能性を示唆する。故に、様々な性質を持つ株の総体として微生物種を捉える必要があると考えている。そこで、分岐群内の全ての株からの遺伝子セット全体であるパンゲノムに注目することで、さらに詳細な植物-微生物相互作用を捉えることができる。例えば、同じ種の中である環境では共生性の株が支配的な効果を発揮する一方で、別の環境では病原性の株が支配的になる可能性もある。さらには、ある環境では、単独の株の解析からは想像できないような新たな効果が発揮される (創発現象の検出の) 可能性もあるのではないかと考えている。我々は現在、感染戦略の異なる Ct 株を同時に植物の根に接種した際の植物への影響を様々な栄養環境や植物の遺伝子型で調査しており、そのモデルを起点に、種内での動的変化とそのメカニズムを捉えたいと考えている。

## 2-2. 環境変動に対する植物応答がもたらす微生物集団の変化

植物は周囲の環境変動に対して応答し、その構造や代謝を変化させる。この応答の一環として、根の微生物集団も変化させていることがわかってきた。例えば、成長に欠かせない物質であり三大栄養素の一つであるリンが不足している時、植物の根の微生物集団の組成が変化することが明らかになっている (Castrillo et al. 2017)。他にも窒素や鉄の栄養環境によって根の微生物集団の組成が変化することがわかっている (Ikeda et al. 2014; Harbort et al. 2020)。また、上で説明した乾燥ストレス時の微生物集団組成の変化は、土壌と比較して根圏や根の内部にてより顕著に観察されたことも、植物由来の応答が微生物集団の組成の決定に重要な役割を果たしていることを示唆する (Santos-Medellín et al. 2017)。

植物は免疫応答を介して微生物集団の組成を変化させていることがわかってきており、環境変動に対する植物応答の一部ではこの経路に則っているようだ。植物は微生物関連分子パターン (Microbe-associated molecular patterns, MAMP) を感知することでパターン誘導性免疫 (Pattern-triggered immunity, PTI) を誘起させ、様々な抗菌物質を産生するなどして抵抗性を発揮する。サリチル酸 (SA), ジャスモン酸 (JA), エチレンは PTI を制御する植物ホルモンとして知られているが、Lebeis らはこれらの経路に関する遺伝子を欠損した *dde1 ein2 pad4 sid2* 変異体や SA 経路の免疫が過剰に機能している *cpr5* 変異体などにおける根の内生細菌集団の組成が野生型のそれに比べ、界から科まで様々な分類階級において変化していることを明らかにした (Lebeis et al. 2015)。また、SA 自体を代謝する微生物が存在することも示唆されており、植物の免疫機能は根の細菌集団に多様な影響を及ぼしていることが考えられる (Lebeis et al. 2015)。リン環境の変動に植物が応答して微生物集団を変化させる時、免疫機能を低下させることで微生物集団を変化させていることが近年の研究によって明らかになった (Tang et al. 2022)。PSR の制御やリンの吸収・輸送に関するシロイヌナズナの遺伝子が欠損した変異体では、根の微生物集団が野生型と大きく変化する (Castrillo et al. 2017)。一方で、根の微生物集団は植物の PSR 関連遺伝子の変異と比べると土壌のリン濃度の変化による影響はあまり受けなかったという報告も存在している (Finkel et al. 2019)。これは、植物体内のリンの蓄積量に応じて植物が PSR 応答を介して根の微生物集団を変化させていることを示唆している。PSR 応答の中核を担う制御因子である PHR1 (PHOSPHATE STARVATION RESPONSE 1) は細菌の鞭毛構成タンパク質フラジェリンにより誘起される PTI を負に制御することがわかっており (Castrillo et al. 2017), その分子の経路の一端も明らかになっている (Tang et al. 2022)。MAMP を感知し PTI を活性化させるパターン認識受容体 (Pattern recognition receptor, PRR) は共受容体と複合体を形成し、シグナル伝達を行う。FERONIA (FER) は受容体キナーゼであり、ペプチドホルモンである RALF (Rapid Alkalinization factors) の一部と結合すると PRR と共受容体の複合体形成を妨害し、免疫を低下させることが知られている (Stegmann et al. 2017)。Tang らはリン欠乏環境下で PHR1 が RALF の転写を活性化し、RALF が FER に結合することでフラジェリンを認識する受容体キナーゼである FLS2 とその共受容体である BAK1 の複合体形成を阻害し、免疫を抑制することを明らかにした (Tang et al. 2022)。さらに、免疫の抑制により植物のリン欠乏を緩和する機能を持つ微生物の感染を促進したことから、植物はリン欠乏環境下において、リン欠乏を緩和する微生物集団を免疫機能の抑制を介して構築することが示唆された (Tang et al. 2022)。同様に、熱、乾燥、栄養枯渇などの環

境変動を植物は感知して、その結果、植物免疫機能は変化するため(Saijo and Loo 2020)、微生物集団に何らかの影響を与えると考えられる。

植物が微生物に影響を与える化学物質を分泌することにより微生物集団を変化させることもわかってきた (Pascale et al. 2019)。そのような化学物質の一つに、植物が分泌する二次代謝物であるクマリン類がある。クマリン類は周囲に鉄が欠乏している際に分泌され、周囲の鉄を利用可能な状態に直接変化させる (Schmid et al. 2014)。しかし最近の研究によって、この二次代謝物は微生物集団を操作する役割も果たしていることがわかってきた (Stringlis et al. 2018; Voges et al. 2019; Harbort et al. 2020)。調査された限りは病原菌に対して抗菌活性を特に示したため、結果的に、クマリン類存在下では、クマリン類に非感受性であり、植物の鉄吸収を助ける有益な微生物が選択的に根圏に定着する。このように、植物は抗菌活性を持つクマリン類化合物を用いることで鉄欠乏環境下で有益な微生物をおそらく優先的に誘因している。他にもベンゾキサジノイドやカマレキシン、トリテルペンなど様々な二次代謝物が様々な作用で微生物集団の組成に影響を与えることがわかっている (Hu et al. 2018; Huang et al. 2019; Koprivova et al. 2019)。

### 3. 微生物個体が植物に及ぼす影響の変化

微生物集団の組成（構成員）が変化するだけでなく、微生物それ自体の生育や植物感染能、感染戦略も環境に依存して変化しうる。病原菌は植物も含めた環境に依存して病害を発露することはよく知られており、そのメカニズムも研究が進んできた (Velásquez et al. 2018) が、共生菌でも同様に環境依存性が認められることがわかってきた。例えば、植物の共生菌としてよく研究されているアーバスキュラー菌根菌 (AMF) は、地球温暖化で予測される現状よりも若干高い温度と高 CO<sub>2</sub> 濃度の条件下では、通常環境と比較して、菌糸が長くなり、植物感染能力も上昇する (Compant et al. 2010)。植物微生物相互作用において、植物に及ぼす効果に変化する微生物も存在する。例えば、*Colletotrichum tofieldiae* はリン十分条件では植物の成長を促さないが、リン欠乏条件では植物の成長を促進する (Hiruma et al. 2016)。さらには、植物のトリプトファン由来の二次代謝物の合成能が欠損した植物変異体に対しては病原性を示し植物を枯死させる。さらに日本で単離された *Colletotrichum tofieldiae* 3 (Ct3) は、接種した植物を 22°C で栽培した場合には植物の成長を阻害するが、26°C で栽培した場合には植物の PSR の制御因子 PHR1 と PHL1 に依存する形で植物の成長を促進する (Hiruma et al. 2022)。一方で、微生物そのものではなく微生物から作られる物質の植物の作用が環境条件に応じて変化する例も報告されている。根圏細菌である *Bacillus amyloliquefaciens* は揮発性物質を介して植物の成長を促進することが知られていたが、Morcillo らはこの揮発性物質がリン十分条件では植物の成長を促進する共生性を示すが、リン欠乏条件では植物に過敏反応を起こし、その結果、植物に対してストレス症状を誘導することを明らかにした (Morcillo et al. 2020)。以上のことから、微生物の成長やそれに伴って植物に対して示される共生性や病原性の仕組みは多様であることが伺えるが、いずれの場合においても環境や植物に依存して連続的に変化しうるということが推察される。

微生物個体が植物への振る舞いを変化させる遺伝子レベルでのメカニズムも一部明らかになりつつある。Ct3 は温度依存的に共生性から病原性まで植物に与える影響を変化させるが、Ct3 のゲノム上の同一領域にクラスターとして存在する植物ホルモン ABA および類縁代謝物である Botrydial の合成酵素遺伝子群の発現が、病原性を発揮する 22°C で有意に上昇していたことがわかった。これらの遺伝子を破壊した菌変異体をシロイヌナズナに接種したところ、22°C でも植物の成長を促進することがわかった (Hiruma et al. 2022)。これは、単一の遺伝子クラスターが Ct3 の性質を決定していることを示唆している。二次代謝物クラスターはどのように微生物の植物に対する振る舞いを対照的に変化させるスイッチとして働いている可能性があるが、多くの二次代謝物産生遺伝子クラスターは通常の実験室条件では休眠状態である (Brakhage 2013)。これらの遺伝子は特定の環境の刺激によって発現することが考えられており、植物-微生物相互作用における二次代謝物クラスター遺伝子の役割の解明が待たれる。

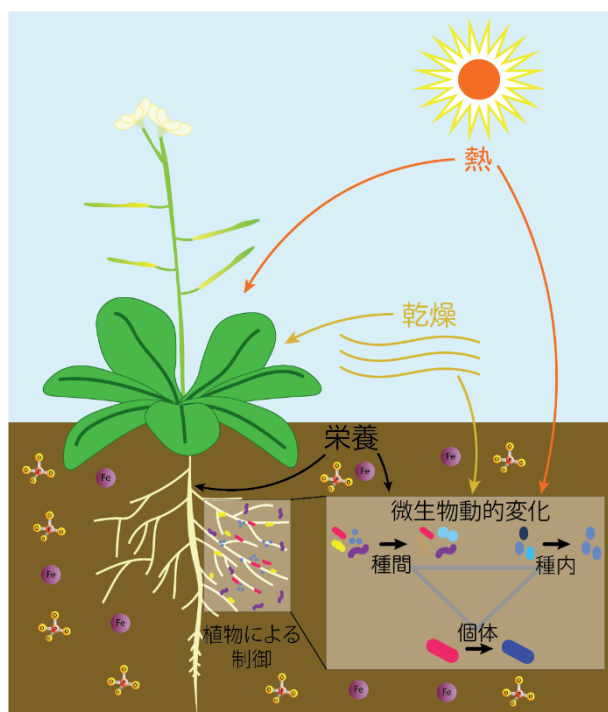


図. 土壌や植物圏での微生物集団の組成や微生物個体の行動およびそれが植物に及ぼす影響は環境（熱、乾燥、栄養）変動によって直接的、もしくは植物を介して変化する。微生物集団の組成の変化は、種間および種内での変化に大別される。一方で、個体レベルでも、環境変動により、その個体の行動が遺伝子発現変動を介して動的に変化しその結果植物に及ぼす影響も連続的に変化する。

#### 4. 展望

微生物は宿主の植物の熱や乾燥などの環境ストレス耐性を向上させ、さらに栄養吸収にも寄与しており、植物の生存や生育に重要である。そして、環境変動によってその微生物集団の組成が変化することがわかってきた (図)。しかし、微生物集団の組成の変化が植物に及ぼす



影響とそのメカニズムは今後明らかにすべき課題である。例えば、熱や乾燥などのストレスを受けることで植物根に存在する微生物集団の構成は変化するが、この変化が植物のストレス耐性を向上させるのか、さらにはそのメカニズムを解明する為にはさらなる研究が必要であろう。この時、微生物個体の動態も変化しうることで、さらにパンゲノムの挙動を考慮する必要がある。AMFの生育や植物感染能力は温度によって変化するが、一方で植物成長促進効果は菌株によって異なることから、微生物の生育と植物に与える影響は単純な相関関係にあるわけではないことが示唆されている (Compant et al. 2010)。さらに、個体を集団化した際には、微生物間相互作用も起きうるため、植物への影響は独立に起きるわけではないかもしれない。複雑な動的振る舞いを見せる植物—微生物相互作用についての理解を深める為には、これらの個体・集団レベルでの動的変化の遺伝的メカニズムを明らかにしていくと同時に、集団レベルでの組成の変化のデータを蓄積することが重要になるだろう。

一方で、将来的にこれらの知見を応用することで、微生物を植物に成長促進効果やストレス耐性を与える資源として利用できると考えられる。持続的な農業を実現する上で、化成肥料の使用量の縮小は必要不可欠である。土壌微生物は化成肥料の代替としての潜在能力を秘めているが、実用に向けて解決すべき問題がある。その一つはその成長促進効果が化成肥料（植物が直接吸収できる可溶性の栄養素からなる）を通常量施肥した際と比べると小さいことであり、かつ、現代の農業において行われている化成肥料の大量施肥が共生性を示す微生物の感染を阻害する例や、阻害につながる植物応答を誘導する例も知られており (Kobae et al. 2016; Hacquard et al. 2016) , しばしば同時に活用できない点が挙げられる。したがって、化成肥料の施肥を減らすとともに、微生物による植物の成長促進効果を最大限まで引き出し活用する方策を考えるべきである。その際に考慮すべき点として、上記のように微生物は集団と個体の二つの次元で動的であることが挙げられる。環境に応答して生じる微生物集団の変化や、その内部で起きているであろう微生物個体の性質の変化に対する深い理解をそれが及ぼす植物の変化の理解に加えて得ることが、微生物の農業利用実現への第一歩となるだろう。

## 謝辞

本研究は、科研費 JP21B307, JP21H05150, および、JST の JPMJFR200A の助成を受けたものです。

## 引用文献

- Alouane T, Rimbart H, Bormann J, González-Montiel GA, Loesgen S, Schäfer W, Freitag M, Langin T, Bonhomme L (2021) Comparative Genomics of Eight *Fusarium graminearum* Strains with Contrasting Aggressiveness Reveals an Expanded Open Pangenome and Extended Effector Content Signatures. *International Journal of Molecular Sciences* 22:6257. doi: 10.3390/ijms22126257
- Badet T, Croll D (2020) The rise and fall of genes: origins and functions of plant pathogen pangenomes. *Curr Opin Plant Biol* 56:65–73. doi: 10.1016/j.pbi.2020.04.009
- Barnard RL, Osborne CA, Firestone MK (2013) Responses of soil bacterial and fungal communities to extreme desiccation and rewetting. *The ISME Journal* 7:2229–2241. doi:10.1038/ismej.2013.104
- Brakhage AA (2013) Regulation of fungal secondary metabolism. *Nature Reviews Microbiology* 11:21–32. doi:10.1038/nrmicro2916

- Castrillo G, Teixeira PJ, Paredes SH, Law TF, de Lorenzo L, Feltcher ME, Finkel OM, Breakfield NW, Mieczkowski P, Jones CD, et al. (2017) Root microbiota drive direct integration of phosphate stress and immunity. *Nature* 543:513–518. doi: 10.1038/nature21417.
- Cheng YT, Zhang L, He SY (2019) Plant-Microbe Interactions Facing Environmental Challenge. *Cell Host Microbe* 26:183–192. doi: 10.1016/j.chom.2019.07.009.
- Compant S, van der Heijden MGA, Sessitsch A (2010) Climate change effects on beneficial plant-microorganism interactions. *FEMS Microbiol Ecol* 73:197–214. doi:10.1111/j.1574-6941.2010.00900.x
- Finkel OM, Salas-González I, Castrillo G, Spaepen S, Law TF, Teixeira PJ, Jones CD, Dangl JL (2019) The effects of soil phosphorus content on plant microbiota are driven by the plant phosphate starvation response. *PLoS Biol* 17:e3000534. doi: 10.1371/journal.pbio.3000534.
- Hacquard S, Kracher B, Hiruma K, Münch PC, Garrido-Oter R, Thon MR, Weimann A, Damm U, Dallery JF, Hainaut M, et al. (2016) Survival trade-offs in plant roots during colonization by closely related beneficial and pathogenic fungi. *Nat Commun* 7:11362. doi: 10.1038/ncomms11362.
- Harbort CJ, Hashimoto M, Inoue H, Niu Y, Guan R, Rombolà AD, Kopriva S, Voges MJEE, Sattely ES, Garrido-Oter R, et al. (2020) Root-Secreted Coumarins and the Microbiota Interact to Improve Iron Nutrition in Arabidopsis. *Cell Host Microbe* 28:825–837.e6. doi: 10.1016/j.chom.2020.09.006.
- Hiruma K, Gerlach N, Sacristán S, Nakano RT, Hacquard S, Kracher B, Neumann U, Ramírez D, Bucher M, O'Connell RJ, et al. (2016) Root Endophyte *Colletotrichum tofieldiae* Confers Plant Fitness Benefits that Are Phosphate Status Dependent. *Cell* 165:464–474. doi: 10.1016/j.cell.2016.02.028.
- Hiruma K, Aoki S, Utami YD, Okamoto M, Kawamura N, Nakamura M, Ohmori Y, Sugita R, Tanoi K, Sato T, et al. (2022) A fungal secondary metabolism gene cluster enables mutualist-pathogen transition in root endophyte *Colletotrichum tofieldiae*. *bioRxiv* 2022.07.07.499222. doi: 10.1101/2022.07.07.499222.
- Huang AC, Jiang T, Liu YX, Bai YC, Reed J, Qu B, Goossens A, Nützmann HW, Bai Y, Osbourn A (2019) A specialized metabolic network selectively modulates root microbiota. *Science* 364. Doi:10.1126/science.aau6389
- Hu L, Robert CAM, Cadot S, Zhang X, Ye M, Li B, Manzo D, Chervet N, Steinger T, van der Heijden MGA, et al. (2018) Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nat Commun* 9:2738. doi: 10.1038/s41467-018-05122-7.
- Ikeda S, Sasaki K, Okubo T, Yamashita A, Terasawa K, Bao Z, Liu D, Watanabe T, Murase J, Asakawa S, et al. (2014) Low nitrogen fertilization adapts rice root microbiome to low nutrient environment by changing biogeochemical functions. *Microbes Environ* 29:50–59. doi: 10.1264/jsme2.me13110.
- Kobae Y, Ohmori Y, Saito C, Yano K, Ohtomo R, Fujiwara T (2016) Phosphate Treatment Strongly Inhibits New Arbuscule Development But Not the Maintenance of Arbuscule in Mycorrhizal Rice Roots. *Plant Physiol* 171:566–579. doi: 10.1104/pp.16.00127.
- Koprivova A, Schuck S, Jacoby RP, Klinkhammer I, Welter B, Leson L, Martyn A, Nauen J, Grabenhorst N, Mandelkow JF, et al. (2019) Root-specific camalexin biosynthesis controls the plant growth-promoting effects of multiple bacterial strains. *Proc Natl Acad Sci U S A* 116:15735–15744. doi: 10.1073/pnas.1818604116.
- Kumar A, Verma JP (2018) Does plant—Microbe interaction confer stress tolerance in plants: A review? *Microbiological Research* 207:41–52. doi: 10.1016/j.micres.2017.11.004.
- Lebeis SL, Paredes SH, Lundberg DS, Breakfield N, Gehring J, McDonald M, Malfatti S, Glavina del Rio T, Jones CD, Tringe SG, et al. (2015) Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa. *Science* 349:860–864. doi: 10.1126/science.aaa8764.
- Ma LJ, van der Does HC, Borkovich KA, Coleman JJ, Daboussi MJ, Di Pietro A, Dufresne M, Freitag M, Grabherr M, Henrissat B, et al. (2010) Comparative genomics reveals mobile pathogenicity chromosomes in *Fusarium*. *Nature* 464:367–373. doi: 10.1038/nature08850.
- McCarthy CGP, Fitzpatrick DA (2019) Pan-genome analyses of model fungal species. *Microb Genom* 5. doi: 10.1099/mgen.0.000243.
- Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, Dekkers E, van der Voort M, Schneider JH, Piceno YM, DeSantis TZ, Andersen GL, Bakker PA, et al. (2011) Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science* 332:1097–1100. doi: 10.1126/science.1203980.
- Morcillo RJ, Singh SK, He D, An G, Vilchez JI, Tang K, Yuan F, Sun Y, Shao C, Zhang S, et al. (2020)



- Rhizobacterium-derived diacetyl modulates plant immunity in a phosphate-dependent manner. *EMBO J* 39:e102602. doi: 10.15252/embj.2019102602.
- Naylor D, Coleman-Derr D (2018) Drought Stress and Root-Associated Bacterial Communities. *Frontiers in Plant Science* 8. doi: 10.3389/fpls.2017.02223.
- Nelson AR, Narrowe AB, Rhoades CC, Feghel TS, Daly RA, Roth HK, Chu RK, Amundson KK, Young RB, Steindorff AS, et al. (2022) Wildfire-dependent changes in soil microbiome diversity and function. *Nat Microbiol* 7:1419–1430. doi: 10.1038/s41564-022-01203-y.
- Pascale A, Proietti S, Pantelides IS, Stringlis IA (2019) Modulation of the Root Microbiome by Plant Molecules: The Basis for Targeted Disease Suppression and Plant Growth Promotion. *Front Plant Sci* 10:1741. doi: 10.3389/fpls.2019.01741.
- Poudel M, Mendes R, Costa LAS, Bueno CG, Meng Y, Folimonova SY, Garrett KA, Martins SJ (2021) The Role of Plant-Associated Bacteria, Fungi, and Viruses in Drought Stress Mitigation. *Front Microbiol* 12:743512. doi: 10.3389/fmicb.2021.743512.
- Saijo Y, Loo EP-I (2020) Plant immunity in signal integration between biotic and abiotic stress responses. *New Phytol* 225:87–104. doi: 10.1111/nph.15989.
- Santos-Medellín C, Edwards J, Liechty Z, Nguyen B, Sundaresan V (2017) Drought Stress Results in a Compartment-Specific Restructuring of the Rice Root-Associated Microbiomes. *mBio* 8. doi: 10.1128/mBio.00764-17.
- Schmid NB, Giehl RF, Döll S, Mock HP, Strehmel N, Scheel D, Kong X, Hider RC, von Wirén N (2014) Feruloyl-CoA 6'-Hydroxylase1-dependent coumarins mediate iron acquisition from alkaline substrates in Arabidopsis. *Plant Physiol* 164:160–172. doi: 10.1104/pp.113.228544.
- Stegmann M, Monaghan J, Smakowska-Luzan E, Rovenich H, Lehner A, Holton N, Belkhadir Y, Zipfel C (2017) The receptor kinase FER is a RALF-regulated scaffold controlling plant immune signaling. *Science* 355:287–289. doi: 10.1126/science.aal2541.
- Stringlis IA, Yu K, Feussner K, de Jonge R, Van Bentum S, Van Verk MC, Berendsen RL, Bakker PAHM, Feussner I, Pieterse CMJ (2018) MYB72-dependent coumarin exudation shapes root microbiome assembly to promote plant health. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115:E5213–E5222. doi: 10.1073/pnas.1722335115.
- Tang J, Wu D, Li X, Wang L, Xu L, Zhang Y, Xu F, Liu H, Xie Q, Dai S, et al. (2022) Plant immunity suppression via PHR1-RALF-FERONIA shapes the root microbiome to alleviate phosphate starvation. *EMBO J* 41:e109102. doi: 10.15252/embj.2021109102.
- Vandenkoornhuyse P, Quaiser A, Duhamel M, Le Van A, Dufresne A (2015) The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytologist* 206:1196–1206. doi: 10.1111/nph.13312.
- van der Voort M, Kempenaar M, van Driel M, Raaijmakers JM, Mendes R (2016) Impact of soil heat on reassembly of bacterial communities in the rhizosphere microbiome and plant disease suppression. *Ecol Lett* 19:375–382. doi: 10.1111/ele.12567.
- Velásquez AC, Castroverde CDM, He SY (2018) Plant-Pathogen Warfare under Changing Climate Conditions. *Curr Biol* 28:R619–R634. doi: 10.1016/j.cub.2018.03.054.
- Voges MJEEE, Bai Y, Schulze-Lefert P, Sattely ES (2019) Plant-derived coumarins shape the composition of an synthetic root microbiome. *Proc Natl Acad Sci U S A* 116:12558–12565. doi: 10.1073/pnas.1820691116.