

· 专题论坛 ·

种子际微生物研究展望

任晓童¹, 张冉冉¹, 魏绍巍¹, 罗晓峰¹, 徐佳慧², 舒凯^{1*}

¹西北工业大学生态环境学院, 西安 710012; ²中国农业大学农学院, 北京 100193

摘要 种子际是围绕在种子表面, 受到种子萌发影响而使微生物活性增强的狭窄土壤区域。萌发期间的种子和微生物相互影响, 对种子萌发和随后的幼苗生长具有促进或抑制作用; 同时也通过垂直传播参与植物根际和叶际微生物群落构建, 影响植物后续发育及生物/非生物胁迫响应。尽管种子际对于植物生长发育影响很大, 但由于种子萌发持续时间短、种子际的空间范围小且微生物量较小, 种子际研究要比根际和叶际更为复杂。通过基因组学和多组学联合分析等方法对种子际微生物群落组成进行深入探究, 有助于理解植物与土壤生态系统的相互作用和生态过程。该文综述了种子际微生物对种子生物学的影响、种子际微生物与根际和叶际微生物的关系以及相关研究方法, 并展望了未来的研究方向。

关键词 种子际微生物, 萌发, 生物胁迫, 非生物胁迫, 多组学联合分析

任晓童, 张冉冉, 魏绍巍, 罗晓峰, 徐佳慧, 舒凯 (2023). 种子际微生物研究展望. 植物学报 58, 499–509.

植物与微生物作为陆地生态系统中的两大重要组成部分, 二者之间的相互作用在自然界中普遍存在。微生物的定殖往往发生在3个主要植物区系中, 即根际(rhizosphere)、叶际(phyllosphere)和种子际(spermosphere) (Lemanceau et al., 2017)。其中, 根际最早被提出。100多年前, 德国科学家 Hiltner (1904)首次提出根际的概念, 他认为根际是受到植物根影响的土壤区域, 在根际中土壤细菌吸收并固定可利用的氮, 进而促进根瘤固氮和土壤氮素的富集, 并指出植物营养的吸收和利用在很大程度上受到根际微生物组成的影响。而现在一般认为, 围绕根系的狭窄土壤区域为根际(Walker et al., 2003), 根际微生物则是指一系列能够在根际定居并繁殖的微生物。自该概念被提出后, 100多年以来, 有关根际的研究一直是国内外植物生理学、土壤学、微生物学以及其它许多交叉学科的研究热点(王孝林和王二涛, 2019; Lin et al., 2021)。

植物地上部分的叶际概念于1955年由 Last (1955)首次提出, 他认为植物的叶部也存在类似于根际的狭窄区域并提出“叶际”的概念。1956年, Ruiner (1956)将叶际定义为“为微生物提供生长环境的植物

叶部外表面”。随后, 叶际的概念被人们广泛接受, 并很快受到了研究者的关注, 众多学者对叶面微生物的种类、分布和功能等进行了深入研究(Remus-Emsermann and Schlechter, 2018; Shakir et al., 2021)。

相对于根际和叶际微生物, 种子际微生物的研究还相当欠缺。Slykhuis (1947)发现萌发期间的种子能够引起区域微生物特征的改变, 并首次提出种子际这一概念。直到20世纪50年代末60年代初, 德国科学家 Verona (1963)才首次对萌发期间的种子、周围的土壤以及微生物三者之间特定的相互作用进行了初步探究, 定义“种子际是在萌发的种子周围, 微生物生存繁殖高度活跃的区域”, 种子际微生物具有特殊的群落结构和功能, 并对根际与叶际微生物的群落建成有重要影响。2004年, Nelson (2004)将其定义为“受种子积碳影响的种子周围微生物相互作用的区域”。1966年, Watson (1966)将种子表面也归入种子际的概念中。目前, 一般认为种子际是受种子萌发直接影响的土壤区域, 是植物和微生物之间进行有益或有害相互作用的关键接触面(Schiltz et al., 2015)。而且种子的不同组织(如种皮、胚、胚乳和外胚乳)有着不同的微生物群落(Shade et al., 2017)。种子上的微生物

收稿日期: 2022-01-01; 接受日期: 2022-08-25

基金项目: 国家自然科学基金(No.31872804)和中央高校基本科研业务费(No.22GH0306, No.D5000230089)

* 通讯作者。E-mail: kshu@nwpu.edu.cn

是植物微生物区系的初始接种源,对种子乃至整个植物的生长、发育和健康具有有利或有害的影响(Singh et al., 2011)。因此,研究种子表面和周围微生物的多样性和功能具有重要意义。虽然对种子际的研究时间较短,但植物根际和叶际的丰富研究进展为未来种子际的研究提供了大量的经验与方法。

本文首先探讨了种子际微生物对种子萌发及植物后续生长的影响,然后将种子际微生物与根际、叶际微生物进行比较,分析其研究进展缓慢的原因,并指出多组学联合分析应用于种子际微生物研究的可行性。最后,对该领域未来的研究方向进行了展望。

1 种子际微生物对种子生物学的影响

种子际微生物群落影响种子生物学的许多方面(表1),包括种子发育、休眠、萌发、储存和传播(Aziz et al., 2021)。植物与其体内外的微生物存在共生关系(de Vries et al., 2020),微生物对植物的生长和健康具有重要意义。这些微生物群落与植物的联系非常紧密,甚至可以与植物宿主形成一个全生物体(Hassani et al., 2018)。这种紧密的互作关系对于种子萌发、植物的生长以及抗性和恢复能力至关重要(Esther Puente et al., 2009)。

1.1 种子际微生物对种子萌发与幼苗发育的调控

种子萌发是植物生长发育和农业生产的重要环节。萌发过程起始于水分吸收(吸胀),结束于胚轴的伸出,胚根突破周围结构(Thevenot and Thomas, 1983),这时被称为“可见萌发”。干燥种子吸收水分的过程分为3个阶段:第1阶段为快速吸水(即吸胀)期;第2阶段是平台期;第3阶段种子恢复吸水、胚乳破裂和胚轴伸长导致胚根突起,这一阶段也标志着萌发的结束(Weitbrecht et al., 2011)。但在后续的生长过程中,第3阶段和水分吸收仍会持续。

过去几十年,根际的植物生长促进细菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)等土壤微生物促进植物生长的各种机制被深入研究(Korir et al., 2017; dos Santos et al., 2020; Khan et al., 2020)。然而截至目前,很少有研究阐明种子际微生物影响植物的具体机制。种子际中存在的有益微生物可以促进种子萌发,提高萌发速率和最终萌发率,以及幼苗的

活力(Lopez-Velasco et al., 2013; Chanratana et al., 2018; Nelson, 2018)。这是由于种子际中的有益微生物代谢产生的植物激素分泌到种子周围,适宜浓度的植物激素引起种子组织形态变化和生理活动增强(Dodd et al., 2010)。

种子萌发或休眠由复杂的生理过程决定,从休眠到萌发状态的转变是植物生命周期中至关重要的发育阶段(Shu et al., 2016)。种子的休眠和萌发受内源信号和外界环境的联合调控,具有协同或拮抗效应(Finkelstein et al., 2008)。其中,植物激素在种子休眠、萌发、发育直至成熟等复杂生物学过程中发挥重要调节作用(Oracz and Karpinski, 2016)。植物内源激素可诱导种子贮藏物质的分解及代谢物质的合成,从而为种胚的生长发育提供营养和能量。其中,赤霉素和脱落酸是种子休眠和萌发的重要调控因子,这2种激素在多种信号通路中相互拮抗,使植物体内激素达到平衡,从而诱导种子休眠或萌发。脱落酸促进种子休眠,抑制萌发;相反,赤霉素打破种子休眠,促进种子萌发(Shu et al., 2015)。细胞分裂素和生长素则对植物生长发育起正向调控作用(Vega et al., 2019)。在菠菜(*Spinacia oleracea*)的子叶和3–4叶阶段,种子际中存在大量甲基营养细菌(甲基杆菌属(*Methylobacterium*))菌株。植物体内的甲基营养细菌可以产生大量植物激素(细胞分裂素和生长素),从而促进植物生长(Lopez-Velasco et al., 2013)。泛菌属、芽孢杆菌属和变形杆菌属等的菌株对种子萌发、幼苗建成以及非生物胁迫的响应产生积极影响(Dai et al., 2020)。种子际微生物还可以防止种子在土壤中腐烂,促进发芽,并提高幼苗活力(Nelson, 2018)。小麦(*Triticum aestivum*)种子际微生物群的某些细菌能够在种子萌发和幼苗早期生长过程中调节细胞外氧化还原环境(Gerna et al., 2020)。

1.2 种子际微生物对种子老化的调控

种子在长期储藏和运输过程中不可避免且不可逆地老化或劣变,造成种子活力下降、植物产量和品质降低。延缓种子老化或修复老化种子一直是种子生态学和农业科学面临的难题。快速萌发与萌发期种子的健康状况与环境条件有关,老化相关的种皮微生物区系是导致种皮退化的重要原因(Kalia et al., 2020)。种子活力和萌发潜力也受储存种子表面附生微生物多样

性和总生物量的影响(da Costa et al., 2013)。

研究表明, 土壤中的巴西固氮螺菌(*Azospirillum brasilense*)是能够大量分泌赤霉素的代表性菌种之一。柳旭(2018)发现, 巴西固氮螺菌可以修复高羊茅(*Festuca arundinacea*)、鸭茅(*Dactylis glomerata*)和新麦草(*Psathyrostachys juncea*)的老化种子, 提高老化种子的发芽率, 促进胚根和胚芽伸长。此外, 微生物的不同群落组成也影响种子的保存, 细菌群落组成影响种子腐烂, 而真菌群落组成影响不明显(Chee-Sanford et al., 2006)。

1.3 种子际微生物对植物生物/非生物胁迫响应的影响

植物通过与定殖微生物的营养协调和复杂的分子信号转导途径来调节微生物群落的组成和生理活动(Lemanceau et al., 2017)。种子和微生物的互作可以促进有益微生物并抑制有害微生物(Lopez-Velasco et al., 2013)。植物-微生物共生增强了对生物/非生物

胁迫的耐受性(Mastouri et al., 2010)。

对于生物胁迫, 有益微生物通常可以通过直接抵抗病原体抑制病原体生长(Ab Rahman et al., 2018), 或者通过激活宿主植物的内在免疫反应以保护植物免受病原体的攻击(Noman et al., 2021)。此外, 微生物还通过与病原体的生态位重叠和竞争资源抑制其繁殖(Stringlis et al., 2019)。种子携带的微生物群落可以减少种子传播疾病, 增强植物的抗病性(Santhanam et al., 2015; Ritpitakphong et al., 2016)。玉米(*Zea mays*)种子际微生物对玉米病原菌(*Fusarium oxysporum*和*Macrophomina phaseolina*)表现出拮抗作用(Ravichandran et al., 2021)。种子际微生物既可以促进种子萌发又可以控制种子病害的传播, 因此在种子际中接种有益的微生物群落非常有益, 对植物生长和作物产量有积极影响, 未来可能替代化学生防材料。

种子际微生物在非生物胁迫中同样发挥作用。在渗透胁迫、盐胁迫或非最适温度胁迫下, 用哈茨曼氏

表1 主要种子际微生物的功能与作用机制

Table 1 Functions and mechanisms of spermosphere microorganisms involved in seed biology

寄主植物	种子际微生物	功能与作用机制	参考文献
		种子萌发相关	
苜蓿	泛菌属(<i>Pantoea</i>)和芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)等	盐胁迫下通过促进生长素合成、抵抗真菌以及提高渗透胁迫耐受性促进种子萌发	Dai et al., 2020
高羊茅、鸭茅和新麦草	巴西固氮螺菌(<i>Azospirillum brasilense</i>)	通过降低丙二醛含量和提高抗氧化酶活性修复种子老化损伤, 提高老化种子萌发率	柳旭, 2018
番茄	米甲基杆菌(<i>Methylobacterium oryzae</i> (CBMB20))	通过促进植物激素合成、氮固定、磷酸盐增溶和铁载体产生等途径促进种子萌发和植株生长	Chanratana et al., 2018
拟南芥	铜绿假单胞菌(<i>Pseudomonas aeruginosa</i>)	通过释放可触发萌发抑制的生物化合物AMB (L-2-amino-4-methoxy-trans-3-butenoic acid)抑制种子萌发, 增强胁迫耐受性	Chahtane et al., 2018
小麦和禾本科牧草	头孢霉菌属(<i>Acremonium</i>)、胶枝菌属(<i>Gliocladium</i>)和瓶霉菌属(<i>Phialophora</i>)	通过与镰刀菌(<i>Fusarium culmorum</i>)拮抗性竞争种子际生态位抑制镰刀菌生长, 降低镰刀菌枯萎病发病率	Slykhuis, 1947
小麦	假单胞菌属(<i>Pseudomonas</i>)	在种子萌发和幼苗早期生长阶段分解过氧化氢, 调节植物细胞外氧化还原环境	Gerna et al., 2020
番茄	哈茨曼氏菌(<i>Trichoderma harzianum</i>)	减少受胁迫植物中活性氧的积累, 保护植物免受氧化损伤, 增强幼苗活力	Mastouri et al., 2010
复活蕨	芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)等	通过促进植物激素合成、氮固定、次生代谢物分泌和诱导植物系统抗性促进幼苗生长和植物发育	Jackson et al., 2006
玉米	贝莱斯芽孢杆菌(<i>B. velezensis</i>)	帮助植物抵抗轮枝镰刀菌(<i>F. verticillioides</i>), 促进玉米种子萌发和幼苗生长	Pal et al., 2022
花生	芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)	协助植物产生特定磷酸酶, 将有机磷转化为无机磷, 提高花生种子萌发期的耐盐能力	Xu et al., 2020
豌豆和四季豆	芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)	分泌抗真菌化合物, 帮助植物抵抗灰葡萄孢菌(<i>Botrytis cinerea</i>)和腐霉属(<i>Pythium</i>)真菌的侵染	Walker et al., 1998

菌(*T. harzianum*)菌株T22处理后的种子比对照种子萌发更快、更均匀(Mastouri et al., 2010)。种子周围的微生物可以通过诱导植物对氧化损伤的生理保护来促进种子在渗透胁迫、盐胁迫或非最适温度下的萌发。近年的研究表明,花生(*Arachis hypogaea*)种子际的芽孢杆菌(*Bacillus*)在盐处理后种群数量增加,种子际土壤中的磷酸酶活性增强,导致*Bacillus*的聚集,*Bacillus*可以产生特定的磷酸酶,将有机磷矿化成无机磷,进而抵抗盐胁迫(Xu et al., 2020)。还有研究表明,许多芽孢杆菌可以增强植物对真菌和渗透胁迫的耐受能力(Malfanova et al., 2011; Martinez-Rodriguez et al., 2019)。

2 种子际与根际和叶际微生物之间的关系

微生物群落存在于植物发育的各个阶段(Andrews and Harris, 2000)。植物积极地从周围的微生物库中招募微生物,如根际、叶际、花际(花的外部环境)、种子际(萌发种子的外部环境)和果际(果实的外部环境)(Hardoim et al., 2015)。过去10年的研究揭示了与不同植物和特定植物器官相关的复杂微生物组成(Vorholt, 2012; Reinhold-Hurek et al., 2015)。这些微生物的丰富度取决于植物有机化合物的释放,植物分泌物的营养成分有利于微生物的生长繁殖(Hayat et al., 2010)。

种子际是直接受到种子及种子分泌物影响的土壤区域,这使种子际成为植物与微生物之间发生相互作用的关键起始场所。种子际是萌发种子周围土壤中一个短暂且快速变化的区域。它类似于根际,主要是由于种子开始吸胀后向土壤中释放碳水化合物而形成的(Nelson, 2004)。这些种子分泌物驱动种子际微生物中的生理活动,其中许多活动可能对植物生长发育以及植物健康产生持久的影响。根际微生物也受到根际分泌物的影响,根系分泌到土壤中的化学物质通常被称为根系分泌物,根系分泌的化合物对土壤微生物群落多样性和代谢发挥化学引诱剂的作用(Dakora and Phillips, 2002)。化合物的渗出改变了土壤的化学和物理性质,从而调节紧邻根表面的土壤微生物群落结构(Dakora and Phillips, 2002)。种子际的机制与根际类似,种子分泌物一般由低浓度的碳水化合物、氨基酸、维生素、有机酸及其它杂合化合物组成(Schiltz

et al., 2015)。通常在体外和无菌条件下研究种子分泌物,先对种子进行表面消毒,吸胀开始后收集其渗液进行组成分析(Short and Lacy, 1976; Kageyama and Nelson, 2003; Schiltz et al., 2015)。

微生物在种子际、根际和叶际3个主要的植物区系中生长,它们并非独立存在,而是相互联系(Abdelfattah et al., 2021)。植物微生物群落的成员既可以水平传播(从周围环境中获得),也可以垂直传播(直接从亲本植株中获得)(Gundel et al., 2011)。一般认为,环境是植物微生物群落的主要起源,而种子作为垂直传播微生物的初始接种源及其潜在作用尚未受到足够的重视(Abdelfattah et al., 2021; Johnston-Monje et al., 2021)。种子微生物群落主要受植物种类、土壤和气候因素的影响(Adam et al., 2018),尤其土壤是微生物的主要来源(Gopal and Gupta, 2016; Yeoh et al., 2017)。而近期研究表明,大部分种子际微生物被传递到根际、叶际和发育中的幼苗(Abdelfattah et al., 2021),这为微生物从种子到幼苗的垂直传播提供了明确的证据,并强调了垂直传播在植物微生物群落构建过程中的重要作用。植物不同区系的微生物组成有重叠现象,因种子微生物群的许多成员与根际土壤、非根际土壤、植物系统组织和空气中常见的微生物重叠(Bulgarelli et al., 2013; Dai et al., 2020),而种子际微生物也能够能够在叶或根上异位定殖(Bai et al., 2015)。

3 种子际相关研究方法

种子际可以通过萌发种子表面和周围的微生物组成来表征(Buyer et al., 1999; Ofek et al., 2011)。然而,由于微生物种群的多样性以及这些群落与种子和环境之间的相互作用,天然土壤中微生物组成和功能的表征极为复杂(Sahadevan et al., 2019)。加之种子萌发持续时间短(<72小时)、范围小(<10 mm),迄今为止还未有专门的方法来研究种子际中的微生物群落。

直到21世纪初高通量测序技术的出现,植物相关微生物的丰富多样性才开始被科学界广泛了解,发现了许多新的与植物相关的有益细菌和真菌的功能(Busby et al., 2017)。技术的改进使我们能够更精确地研究微生物群落的多样性,进而对微生物群落组成的理解发生革命性的变化。本文总结了近年来种子际微生物群落结构主要研究方法的原理和优缺点(表2)。

3.1 分子生物学方法

在过去几十年中, 微生物生态学已经取得了巨大的进步, 发展出多种分子技术来描述和表征微生物的系统发育和功能多样性。生物体的主要信息来源是生物分子, 如核酸、脂质和蛋白质。可通过分析从土壤中提取的DNA/RNA分子来评价微生物群落的结构和功能。例如, 可以通过测定DNA中鸟嘌呤+胞嘧啶(G+C)含量的差异来评估土壤细菌群落的多样性(Nusslein and Tiedje, 1999)。磷脂脂肪酸分析(phospholipid fatty acid analysis, PLFA)可用于表征微生物群落结构的总体变化。

环境样本中保守基因(如16S rRNA)的PCR扩增在微生物生态学中得到了广泛应用, 主要原因包括: (1) 这些基因普遍存在于所有原核生物中; (2) 基因结构和功能保守; (3) 包含可变区域和高度保守的区域。16S rRNA基因序列分析是微生物生态学研究的常用方法。细菌16S rRNA基因通常包含9个“高变区”, 表明不同细菌物种之间有丰富的序列多样性, 可用于物种鉴定(van de Peer et al., 1996)。然而,

16S rRNA基因作为一种高度保守的分子, 在物种和菌株水平上不能提供足够的分辨率(Konstantinidis et al., 2006)。

分子检测技术可以表征群落组成, 确定相对丰度和物种多样性。可以使用DNA探针或选择性标记(抗生素抗性基因和显色标记)在自然环境中发现微生物。从土壤中提取DNA或RNA, 然后用PCR或RT-PCR扩增目标基因(Hirsch et al., 2010)。扩增的基因通过多种指纹图谱方法进行分离, 如常用的变性/温度梯度凝胶电泳(denaturant gradient gel electrophoresis/temperature gradient gel electrophoresis, DGGE/TGGE)或末端限制性片段长度多态性(terminal restriction fragment length polymorphism, T-RFLP)。例如, Green等(2006)利用PCR-DGGE扩增和分离16S rRNA基因, 研究了堆肥改良和生长阶段对黄瓜(*Cucumis sativus*)种子际细菌群落组成和根系表面群落的影响。细菌保守的“管家”基因序列常用于细菌在门水平上的分类鉴定(Janssen, 2006)。稳定同位素探测(stable isotope probing, SIP)使功能

表2 研究种子际微生物群落结构的方法

Table 2 Methods for studying the structure of spermosphere microbial communities

方法	原理	特点	局限性	参考文献
分子生物学分析技术				
G+C含量测定	不同物种所携带的鸟嘌呤(G)+胞嘧啶(C)含量不同, 通过研究DNA中G+C含量的差异, 可以评估微生物群落的多样性	原位检测; 具有特异性, 不受菌龄和外界环境的影响; 简便、快速、灵敏且成本低	单独推断物种存在或物种丰度不准确, 应与表型特征或其它分类依据结合起来分析	Griffiths et al., 1997
磷脂脂肪酸分析(PLFA)	磷脂是活性微生物生物量的重要指标; 特定的脂肪酸表示特定的生物种群	易提取	不能精确到物种水平; 严重依赖特征脂肪酸	Haack et al., 1994
变性/温度梯度凝胶电泳(DGGE/TGGE)	利用DNA分子在具有DNA变性梯度或温度梯度的聚丙烯酰胺凝胶中迁移率的差异分离DNA	可靠、重复性好、快速且成本低	只能检测出环境样本中1%–2%的代表优势种的微生物种群	Macnaughton et al., 1996; Muhling et al., 2008
末端限制性片段长度多态性(T-RFLP)	用限制性内切酶切割带有荧光标记引物的PCR扩增产物, 由于不同微生物物种存在核苷酸序列差异, 会产生不同长度的末端限制性片段	结果可靠; 可用于比较不同样本之间的关系和检测微生物群落的时空变化	只能检测到一定数量的优势物种; 受限于通用引物的选择; 受限制性内切酶种类的影响	Marsh, 1999; Rudi et al., 2007
稳定同位素探测(SIP)	追踪特定底物中重稳定同位素与微生物同化底物相关的系统发育信息生物标记物(PLFA、DNA、RNA和蛋白质)的结合	将功能与微生物群落结构联系起来, 可用于研究植物与微生物的相互作用	可用性有限、成本高、低通量	Uhlik et al., 2013
荧光原位杂交(FISH)	通过荧光标记的寡核苷酸探针与特异的互补核酸序列杂交, 利用荧光显微镜直接观察特定微生物的分布与数量	原位无损检测, 敏感度高	环境样品自发荧光; 寡核苷酸探针特异性差	Ahmad et al., 2011; Marschner et al., 2011
高通量分析技术				
多组学联合分析	通过基因组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学和具有原位环境特征的微生物组学研究各个层次的信息	将功能、活性和相互作用联系起来; 高通量	常用的二代测序错误率高; 遗传数据库不完备	Abram, 2015

活动与微生物群落结构联系起来,并研究植物与微生物的相互作用(Uhlik et al., 2013)。染色体荧光原位杂交(fluorescence *in situ* hybridization, FISH)结合荧光显微镜和系统发育探针,可以同时检测和定量同一样本中不同系统发育组的单个细胞(Ahmad et al., 2011; Marschner et al., 2011)。

3.2 组学研究方法

40多年前,Sanger测序技术的出现是基因研究的第一场革命,利用该技术首次破译了完整的基因组序列(Behjati and Tarpey, 2013)。第2次革命使得基因组测序更经济、快速。然而,二代测序最明显的缺点是读长较短导致错误率较高。近年来,第三代/长读长测序可以实现高质量的基因组组装(van Dijk et al., 2018)。此外,测序可以直接检测DNA的表观遗传修饰,并可在不需要组装的情况下进行完整测序,这标志着测序技术的第3次革命。长读长测序技术提供了一种前所未有的研究基因组、转录组和宏基因组(宏基因组学是研究环境样本的集体微生物基因组)的高分辨率方法,为各种寄主植物的地上和地下微生物群落组成和动态变化提供了更全面、深入的信息(Bodenhausen et al., 2013; Bai et al., 2015)。

多组学联合分析方法也大量用于环境微生物研究。微生物群落被认为是代谢生物,每个层次的生物信息(DNA、RNA、蛋白质和代谢物)都可以在环境特征范围内进行研究。多组学方法(即基因组学、转录组学、蛋白质组学和代谢组学)可用于协同研究功能、活性和相互作用(Abram, 2015)。微生物组学是指将组学技术应用于与植物种子际、种子内生菌、根际和叶际相关的微生物群落,是研究种子际作为一个包括种子、土壤、微生物及其相互作用在内的生态系统的方法。这种系统生物学方法使得管理、组织和整合海量多层次分子数据的构想成为可能。例如,这些方法可用于描述芸薹属植物相关的微生物群落(Witzel et al., 2015),并理解植物与丛枝菌根真菌之间复杂的相互作用。

现有的依赖于培养的技术和单基因组测序方法均有其自身局限,只能检测到实验室培养的微生物。然而,在环境中发现的微生物中仅0.1%是可培养的,其它均不可培养(Ramadurai et al., 2021)。一种新的非培养的现代技术——“宏基因组测序”可以解决不

可培养微生物的检测和分析问题,样本中微生物的基因组包含了该群落多样性的所有信息。宏基因组学通过识别微生物基因组中的相关序列取代现有的传统分析技术,这种方法可以研究自然生态系统中所有的微生物(Ramadurai et al., 2021)。

4 总结与展望

种子际作为一种微生物十分丰富的生境,具有丰富的微生物多样性。尽管种子际具有范围小、时间短的特点,但它对于植物种子萌发及根系建立具有重要意义,对植物的生长发育产生长远的影响。

种子际对植物的种子萌发、营养与生殖发育以及逆境胁迫响应等非常重要,但与根际和叶际相比,对种子际的研究仍然很少。由于种子渗出物的代谢途径复杂且这些化合物可能在环境中降解或被微生物群落利用,对其渗出时段瞬时状况的了解还不清楚。物种、基因型和土壤气候条件的强烈影响也限制了这些化合物释放的精确时间。凭借技术优势以及在根际、叶际和其它环境微生物(如沉积物微生物)中的应用,高通量测序技术为揭示种子际微生物生物多样性与生态功能以及微生物、植物与土壤的互作关系带来了前所未有的机遇。种子际未来的研究方向有以下3方面。(1) 种子际的概念拓展,种子际分泌物的作用量化和范围确定。例如,种子际不一定局限于萌发期间定殖的微生物,在种子发育以及贮藏期间与其互作的微生物也可定义为种子际微生物。不同物种的种子际分泌物及微生物种类构成的差异及其分子调控机制,将是未来研究的重点。(2) 研究垂直传播的微生物群落在世代之间的连续性。种子在萌发期间招募和定殖的微生物,如何垂直传播到叶际和根际?此外,除了种子际、叶际和根际之间的垂直传播,不同物种之间的种子际/叶际/根际微生物是否存在水平方向的转移?(3) 种子际的应用。了解种子际中微生物的种类构成及遗传机制,鉴定促进种子萌发及幼苗建成、延长种子贮藏寿命、促进种子发育进而提高产量与品质等方面的有益微生物,有助于更好地理解它们在植物发育与逆境响应过程中的功能,可促进植物健康与农业生产。

参考文献

柳旭 (2018). 植物根际促生细菌与种子引发技术对老化种子

- 萌发和幼苗生长的影响. 硕士论文. 杨凌: 西北农林科技大学. pp. 18–22.
- 王孝林, 王二涛 (2019). 根际微生物促进水稻氮利用的机制. *植物学报* **54**, 285–287.
- Ab Rahman SFS, Singh E, Pieterse CMJ, Schenk PM (2018). Emerging microbial biocontrol strategies for plant pathogens. *Plant Sci* **267**, 102–111.
- Abdelfattah A, Wisniewski M, Schena L, Tack AJM (2021). Experimental evidence of microbial inheritance in plants and transmission routes from seed to phyllosphere and root. *Environ Microbiol* **23**, 2199–2214.
- Abram F (2015). Systems-based approaches to unravel multi-species microbial community functioning. *Comput Struct Biotechnol J* **13**, 24–32.
- Adam E, Bernhart M, Müller H, Winkler J, Berg G (2018). The *Cucurbita pepo* seed microbiome: genotype-specific composition and implications for breeding. *Plant Soil* **422**, 35–49.
- Ahmad F, Husain FM, Ahmad I (2011). Rhizosphere and root colonization by bacterial inoculants and their monitoring methods: a critical area in PGPR research. In: Ahmad I, Ahmad F, Pichtel J, eds. *Microbes and Microbial Technology: Agricultural and Environmental Applications*. New York: Springer. pp. 363–391.
- Andrews JH, Harris RF (2000). The ecology and biogeography of microorganisms on plant surfaces. *Annu Rev Phytopathol* **38**, 145–180.
- Aziz U, Rehmani MS, Wang L, Luo XF, Xian BS, Wei SW, Wang GD, Shu K (2021). Toward a molecular understanding of rhizosphere, phyllosphere, and spermosphere interactions in plant growth and stress response. *Crit Rev Plant Sci* **40**, 479–500.
- Bai Y, Müller DB, Srinivas G, Garrido-Oter R, Potthoff E, Rott M, Dombrowski N, Münch PC, Spaepen S, Remus-Emsermann M, Hüttel B, McHardy AC, Vorholt JA, Schulze-Lefert P (2015). Functional overlap of the *Arabidopsis* leaf and root microbiota. *Nature* **528**, 364–369.
- Behjati S, Tarpey PS (2013). What is next generation sequencing? *Arch Dis Child Educ Pract Ed* **98**, 236–238.
- Bodenhausen N, Horton MW, Bergelson J (2013). Bacterial communities associated with the leaves and the roots of *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One* **8**, e56329.
- Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, van Themaat EVL, Schulze-Lefert P (2013). Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu Rev Plant Biol* **64**, 807–838.
- Busby PE, Soman C, Wagner MR, Friesen ML, Kremer J, Bennett A, Morsy M, Eisen JA, Leach JE, Dangl JL (2017). Research priorities for harnessing plant microbiomes in sustainable agriculture. *PLoS Biol* **15**, e2001793.
- Buyer JS, Roberts DP, Russek-Cohen E (1999). Microbial community structure and function in the spermosphere as affected by soil and seed type. *Can J Microbiol* **45**, 138–144.
- Chahtane H, Füller TN, Allard PM, Marcourt L, Queiroz EF, Shanmugabalaji V, Falquet J, Wolfender JL, Lopez-Molina L (2018). The plant pathogen *Pseudomonas aeruginosa* triggers a DELLA-dependent seed germination arrest in *Arabidopsis*. *eLife* **7**, e37082.
- Chanratana M, Han GH, Joe MM, Choudhury AR, Sundaram S, Halim A, Sa T (2018). Evaluation of chitosan and alginate immobilized *Methylobacterium oryzae* CBMB20 on tomato plant growth. *Arch Agron Soil Sci* **64**, 1489–1502.
- Chee-Sanford JC, Williams II MM, Davis AS, Sims GK (2006). Do microorganisms influence seed-bank dynamics? *Weed Sci* **54**, 575–587.
- da Costa DS, Bonassa N, da Luz Coelho Novembre AD (2013). Incidence of storage fungi and hydropriming on soybean seeds. *J Seed Sci* **35**, 35–41.
- Dai Y, Li XY, Wang Y, Li CX, He Y, Lin HH, Wang T, Ma XR (2020). The differences and overlaps in the seed-resident microbiome of four *Leguminous* and three *Gramineous* forages. *Microb Biotechnol* **13**, 1461–1476.
- Dakora FD, Phillips DA (2002). Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant Soil* **245**, 35–47.
- de Vries FT, Griffiths RI, Knight CG, Nicolitch O, Williams A (2020). Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production. *Science* **368**, 270–274.
- Dodd IC, Zinovkina NY, Safronova VI, Belimov AA (2010). Rhizobacterial mediation of plant hormone status. *Ann Appl Biol* **157**, 361–379.
- dos Santos RM, Escobar Diaz PA, Bentes Lobo LL, Rigobelo EC (2020). Use of plant growth-promoting rhizobacteria in maize and sugarcane: characteristics and applications. *Front Sustain Food Syst* **4**, 136.
- Finkelstein R, Reeves W, Ariizumi T, Steber C (2008). Molecular aspects of seed dormancy. *Annu Rev Plant Biol* **59**, 387–415.
- Gerna D, Roach T, Mitter B, Stöggli W, Kranner I (2020). Hydrogen peroxide metabolism in interkingdom interaction between bacteria and wheat seeds and seedlings. *Mol Plant Microbe Interact* **33**, 336–348.

- Gopal M, Gupta A** (2016). Microbiome selection could spur next-generation plant breeding strategies. *Front Microbiol* **7**, 1971.
- Green SJ, Inbar E, Michel FC Jr, Hadar Y, Minz D** (2006). Succession of bacterial communities during early plant development: transition from seed to root and effect of compost amendment. *Appl Environ Microbiol* **72**, 3975–3983.
- Griffiths BS, Díaz-Raviña M, Ritz K, McNicol JW, Ebbelwhite N, Bååth E** (1997). Community DNA hybridisation and %G+C profiles of microbial communities from heavy metal polluted soils. *FEMS Microbiol Ecol* **24**, 103–112.
- Gundel PE, Rudgers JA, Ghera CM** (2011). Incorporating the process of vertical transmission into understanding of host-symbiont dynamics. *Oikos* **120**, 1121–1128.
- Haack SK, Garchow H, Odelson DA, Forney LJ, Klug MJ** (1994). Accuracy, reproducibility, and interpretation of fatty acid methyl ester profiles of model bacterial communities. *Appl Environ Microbiol* **60**, 2483–2493.
- Hardoim PR, van Overbeek LS, Berg G, Pirttilä AM, Compant S, Campisano A, Döring M, Sessitsch A** (2015). The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiol Mol Biol Rev* **79**, 293–320.
- Hassani MA, Durán P, Hacquard S** (2018). Microbial interactions within the plant holobiont. *Microbiome* **6**, 58.
- Hayat R, Ali S, Amara U, Khalid R, Ahmed I** (2010). Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. *Ann Microbiol* **60**, 579–598.
- Hiltner L** (1904). Über neuere erfahrungen und probleme auf dem gebiet der bodenbakteriologie und unter besonderer berucksichtigung der grundung und brache. *Arb Dtsch Landwirtschaft Ges* **98**, 59–78.
- Hirsch PR, Mauchline TH, Clark IM** (2010). Culture-independent molecular techniques for soil microbial ecology. *Soil Biol Biochem* **42**, 878–887.
- Jackson EF, Echlin HL, Jackson CR** (2006). Changes in the phyllosphere community of the resurrection fern, *Polypodium polypodioides*, associated with rainfall and wetting. *FEMS Microbiol Ecol* **58**, 236–246.
- Janssen PH** (2006). Identifying the dominant soil bacterial taxa in libraries of 16S rRNA and 16S rRNA genes. *Appl Environ Microbiol* **72**, 1719–1728.
- Johnston-Monje D, Gutiérrez JP, Lopez-Lavalle LAB** (2021). Seed-transmitted bacteria and fungi dominate juvenile plant microbiomes. *Front Microbiol* **12**, 737616.
- Kageyama K, Nelson EB** (2003). Differential inactivation of seed exudate stimulation of *Pythium ultimum* sporangium germination by *Enterobacter cloacae* influences biological control efficacy on different plant species. *Appl Environ Microbiol* **69**, 1114–1120.
- Kalia A, Sharma SP, Devi S** (2020). Effect of surface microbiome and osmo-conditioning on restoration of storage-induced losses of seed viability in muskmelon (*Cucumis melo* L.). *J Agric Sci Technol* **22**, 221–233.
- Khan N, Bano A, Ali S, Babar A** (2020). Crosstalk amongst phytohormones from planta and PGPR under biotic and abiotic stresses. *Plant Growth Regul* **90**, 189–203.
- Konstantinidis KT, Ramette A, Tiedje JM** (2006). The bacterial species definition in the genomic era. *Philos Trans Roy Soc B Biol Sci* **361**, 1929–1940.
- Korir H, Mungai NW, Thuita M, Hamba Y, Masso C** (2017). Co-inoculation effect of rhizobia and plant growth promoting rhizobacteria on common bean growth in a low phosphorus soil. *Front Plant Sci* **8**, 141.
- Last FT** (1955). Seasonal incidence of *Sporobolomyces* on cereal leaves. *Trans Br Mycol Soc* **38**, 221–239.
- Lemanceau P, Barret M, Mazurier S, Mondy S, Pivato B, Fort T, Vacher C** (2017). Plant communication with associated microbiota in the spermosphere, rhizosphere and phyllosphere. *Adv Bot Res* **82**, 101–133.
- Lin H, Liu CJ, Li B, Dong YB** (2021). *Trifolium repens* L. regulated phytoremediation of heavy metal contaminated soil by promoting soil enzyme activities and beneficial rhizosphere associated microorganisms. *J Hazard Mater* **402**, 123829.
- Lopez-Velasco G, Carder PA, Welbaum GE, Ponder MA** (2013). Diversity of the spinach (*Spinacia oleracea*) spermosphere and phyllosphere bacterial communities. *FEMS Microbiol Lett* **346**, 146–154.
- Macnaughton SJ, Booth T, Embley TM, O'Donnell AG** (1996). Physical stabilization and confocal microscopy of bacteria on roots using 16S rRNA targeted, fluorescent-labeled oligonucleotide probes. *J Microbiol Methods* **26**, 279–285.
- Malfanova N, Kamilova F, Validov S, Shcherbakov A, Chebotar V, Tikhonovich I, Lugtenberg B** (2011). Characterization of *Bacillus subtilis* HC8, a novel plant-beneficial endophytic strain from giant hogweed. *Microb Biotechnol* **4**, 523–532.
- Marschner P, Crowley D, Rengel Z** (2011). Rhizosphere interactions between microorganisms and plants govern iron and phosphorus acquisition along the root axis-model and research methods. *Soil Biol Biochem* **43**, 883–894.

- Marsh TL** (1999). Terminal restriction fragment length polymorphism (T-RFLP): an emerging method for characterizing diversity among homologous populations of amplification products. *Curr Opin Microbiol* **2**, 323–327.
- Martinez-Rodriguez A, Macedo-Raygoza G, Huerta-Robles AX, Reyes-Sepulveda I, Lozano-Lopez J, Garcia-Ochoa EY, Fierro-Kong L, Medeiros MHG, di Mascio P, White Jr JF, Beltran-Garcia MJ** (2019). Agave seed endophytes: ecology and impacts on root architecture, nutrient acquisition, and cold stress tolerance. In: Verma SK, White Jr JF, eds. *Seed Endophytes: Biology and Biotechnology*. Cham: Springer. pp. 139–170.
- Mastouri F, Björkman T, Harman GE** (2010). Seed treatment with *Trichoderma harzianum* alleviates biotic, abiotic, and physiological stresses in germinating seeds and seedlings. *Phytopathology* **100**, 1213–1221.
- Mühling M, Woolven-Allen J, Murrell JC, Joint I** (2008). Improved group-specific PCR primers for denaturing gradient gel electrophoresis analysis of the genetic diversity of complex microbial communities. *ISME J* **2**, 379–392.
- Nelson EB** (2004). Microbial dynamics and interactions in the spermosphere. *Annu Rev Phytopathol* **42**, 271–309.
- Nelson EB** (2018). The seed microbiome: origins, interactions, and impacts. *Plant Soil* **422**, 7–34.
- Noman M, Ahmed T, Ijaz U, Shahid M, Azizullah, Li DY, Manzoor I, Song FM** (2021). Plant-microbiome crosstalk: dawning from composition and assembly of microbial community to improvement of disease resilience in plants. *Int J Mol Sci* **22**, 6852.
- Nusslein K, Tiedje JM** (1999). Soil bacterial community shift correlated with change from forest to pasture vegetation in a tropical soil. *Appl Environ Microbiol* **65**, 3622–3626.
- Ofek M, Hadar Y, Minz D** (2011). Colonization of cucumber seeds by bacteria during germination. *Environ Microbiol* **13**, 2794–2807.
- Oracz K, Karpiński S** (2016). Phytohormones signaling pathways and ROS involvement in seed germination. *Front Plant Sci* **7**, 864.
- Pal G, Kumar K, Verma A, Verma SK** (2022). Seed inhabiting bacterial endophytes of maize promote seedling establishment and provide protection against fungal disease. *Microbiol Res* **255**, 126926.
- Puente ME, Li CY, Bashan Y** (2009). Endophytic bacteria in cacti seeds can improve the development of cactus seedlings. *Environ Exp Bot* **66**, 402–408.
- Ramadurai S, Moorthy A, Balasundaram U** (2021). Metagenomic approach in relation to plant-microbe and microbe-microbe interactions. In: Pudake RN, Sahu BB, Kumari M, Sharma AK, eds. *Omics Science for Rhizosphere Biology*. Singapore: Springer. pp. 21–40.
- Ravichandran A, Thangavel K, Rangasamy A** (2021). Maize spermosphere bacterial endophytes and their biotic and abiotic stress tolerance traits. *Pharma Innovation* **10**, 47–53.
- Reinhold-Hurek B, Büniger W, Burbano CS, Sabale M, Hurek T** (2015). Roots shaping their microbiome: global hotspots for microbial activity. *Annu Rev Phytopathol* **53**, 403–424.
- Remus-Emsermann MNP, Schlechter RO** (2018). Phyllosphere microbiology: at the interface between microbial individuals and the plant host. *New Phytol* **218**, 1327–1333.
- Ritpitakphong U, Falquet L, Vimoltust A, Berger A, Metraux JP, L'Haridon F** (2016). The microbiome of the leaf surface of *Arabidopsis* protects against a fungal pathogen. *New Phytol* **210**, 1033–1043.
- Rudi K, Zimonja M, Trosvik P, Naes T** (2007). Use of multivariate statistics for 16S rRNA gene analysis of microbial communities. *Int J Food Microbiol* **120**, 95–99.
- Ruinen J** (1956). Occurrence of *beijerinckia* species in the 'phyllosphere'. *Nature* **177**, 220–221.
- Sahadevan N, Radhakrishnan EK, Mathew J** (2019). Mechanism of interaction of endophytic microbes with plants. In: Verma SK, White JF Jr, eds. *Seed Endophytes: Biology and Biotechnology*. Cham: Springer. pp. 237–257.
- Santhanam R, Luu VT, Weinhold A, Goldberg J, Oh Y, Baldwin IT** (2015). Native root-associated bacteria rescue a plant from a sudden-wilt disease that emerged during continuous cropping. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, E5013–E5020.
- Schiltz S, Gaillard I, Pawlicki-Jullian N, Thiombiano B, Mesnard F, Gontier E** (2015). A review: what is the spermosphere and how can it be studied? *J Appl Microbiol* **119**, 1467–1481.
- Shade A, Jacques MA, Barret M** (2017). Ecological patterns of seed microbiome diversity, transmission, and assembly. *Curr Opin Microbiol* **37**, 15–22.
- Shakir S, Zaidi SSEA, de Vries FT, Mansoor S** (2021). Plant genetic networks shaping phyllosphere microbial community. *Trends Genet* **37**, 306–316.
- Short GE, Lacy ML** (1976). Carbohydrate exudation from pea seeds: effect of cultivar, seed age, seed color, and temperature. *Phytopathology* **66**, 182–187.
- Shu K, Liu XD, Xie Q, He ZH** (2016). Two faces of one

- seed: hormonal regulation of dormancy and germination. *Mol Plant* **9**, 34–45.
- Shu K, Meng YJ, Shuai HW, Liu WG, Du JB, Liu J, Yang WY** (2015). Dormancy and germination: how does the crop seed decide? *Plant Biol* **17**, 1104–1112.
- Singh JS, Pandey VC, Singh DP** (2011). Efficient soil microorganisms: a new dimension for sustainable agriculture and environmental development. *Agric Ecosyst Environ* **140**, 339–353.
- Slykhuis JT** (1947). Studies on *Fusarium culmorum* blight of crested wheat and brome grass seedlings. *Can J Res* **25c**, 155–180.
- Stringlis IA, de Jonge R, Pieterse CMJ** (2019). The age of coumarins in plant-microbe interactions. *Plant Cell Physiol* **60**, 1405–1419.
- Thevenot C, Thomas F** (1983). Physiology of apple-embryo cotyledons in relation to dormancy. 1. Influence of germination conditions on their morphological development. *Bull Soc Bot Fr Actual Bot* **130**, 89–100.
- Uhlik O, Leewis MC, Strejcek M, Musilova L, Mackova M, Leigh MB, Macek T** (2013). Stable isotope probing in the metagenomics era: a bridge towards improved bioremediation. *Biotechnol Adv* **31**, 154–165.
- van de Peer Y, Chapelle S, De Wachter R** (1996). A quantitative map of nucleotide substitution rates in bacterial rRNA. *Nucleic Acids Res* **24**, 3381–3391.
- van Dijk EL, Jaszczyszyn Y, Naquin D, Thermes C** (2018). The third revolution in sequencing technology. *Trends Genet* **34**, 666–681.
- Vega A, Antonio O'Brien J, Gutiérrez RA** (2019). Nitrate and hormonal signaling crosstalk for plant growth and development. *Curr Opin Plant Biol* **52**, 155–163.
- Verona O** (1963). Interaction between germinating seeds and telluric microorganisms. *Ann Inst Pasteur* **105**, 75–98.
- Vorholt JA** (2012). Microbial life in the phyllosphere. *Nat Rev Microbiol* **10**, 828–840.
- Walker R, Powell AA, Seddon B** (1998). *Bacillus* isolates from the spermosphere of peas and dwarf French beans with antifungal activity against *Botrytis cinerea* and *Pythium* species. *J Appl Microbiol* **84**, 791–801.
- Walker TS, Bais HP, Grotewold E, Vivanco JM** (2003). Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiol* **132**, 44–51.
- Watson AG** (1966). Seasonal variation in the inoculum potentials of spermosphere fungi. *New Z J Agric Res* **9**, 956–963.
- Weitbrecht K, Müller K, Leubner-Metzger G** (2011). First off the mark: early seed germination. *J Exp Bot* **62**, 3289–3309.
- Witzel K, Neugart S, Ruppel S, Schreiner M, Wiesner M, Baldermann S** (2015). Recent progress in the use of 'omics technologies in brassicaceous vegetables. *Front Plant Sci* **6**, 244.
- Xu Y, Zhang D, Dai LX, Ding H, Ci DW, Qin FF, Zhang GC, Zhang ZM** (2020). Influence of salt stress on growth of spermosphere bacterial communities in different peanut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars. *Int J Mol Sci* **21**, 2131.
- Yeoh YK, Dennis PG, Paungfoo-Lonhienne C, Weber L, Brackin R, Ragan MA, Schmidt S, Hugenholtz P** (2017). Evolutionary conservation of a core root microbiome across plant phyla along a tropical soil chronosequence. *Nat Commun* **8**, 215.

Research Progress of Spermosphere Microorganisms

Xiaotong Ren¹, Ranran Zhang¹, Shaowei Wei¹, Xiaofeng Luo¹, Jiahui Xu², Kai Shu^{1*}

¹College of Ecological and Environmental, Northwestern Polytechnical University, Xi'an 710012, China

²College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract The spermosphere is a narrow area of soil surrounding the seed surface where microbial activity is enhanced by seed germination processes. Interaction between seeds and microorganisms promotes or inhibits seed germination and subsequent seedling establishment, and also participates in plant rhizosphere and phyllosphere microbial community building through vertical dispersal, and finally influences subsequent plant development and biotic/abiotic stress response. Although the spermosphere has a great influence on plant growth and development, it is more complex to study than rhizosphere and phyllosphere due to the short duration of seed germination, the small spatial extent of the spermosphere, and the small amount of microorganisms involved. To explore the composition of spermosphere microbial community by genomic analysis and multi-omics joint analysis, will facilitate understanding the interactions and ecological processes between plants and soil ecosystems. In this paper, we review the influence of spermosphere microorganisms on the biological processes of seed germination, the comparative meta-genomics of spermosphere with rhizosphere and phyllosphere, and provide an outlook on future research.

Key words spermosphere microorganism, germination, biotic stress, abiotic stress, combined multi-omics analysis

Ren XT, Zhang RR, Wei SW, Luo XF, Xu JH, Shu K (2023). Research progress of spermosphere microorganisms. *Chin Bull Bot* **58**, 499–509.

* Author for correspondence. E-mail: kshu@nwpu.edu.cn

(责任编辑: 朱亚娜)