

Bashirxonov Ziyodulloxon Hakimullo o'g'li

O'zRFA Genomika va bioinformatika markazi tayanch doktoranti

Ayubov Mirzakamol Sobitjonovich

O'zRFA Genomika va bioinformatika markazi laboratoriya mudiri, PhD,

Obidov Nurdinjon Shurjatjon o'g'li

O'zRFA Genomika va bioinformatika markazi tayanch doktoranti,

Murodov Anvarjon Adhamjon o'g'li

O'zRFA Genomika va bioinformatika markazi tayanch doktoranti,

Yusupov Abduraxmonbek Nodirjon o'g'li

O'zRFA Genomika va bioinformatika markazi k.i.x.,

Mamajonov Bexzod Orifjon o'g'li

O'zRFA Genomika va bioinformatika markazi k.i.x.,

Ubaydullayeva Xurshida Abdullayevna

O'zRFA Genomika va bioinformatika markazi laboratoriya mudiri, b.f.d.

Buriev Zabardast Tojiboyevich

O'zRFA Genomika va bioinformatika markazi direktori, b.f.d.

e-mail: bashirxonovziyodulloxon@gmail.com

O'SIMLIKLARNING ABIOTIK STRESSLARGA CHIDAMLILIGINI OSHIRISHDA TUPROQ MIKROBIOMINING TUTGAN O'RNI

Annotatsiya. Abiotik stresslar global qishloq xo'jaligi va oziq-ovqat xavfsizligi uchun katta xavflardan biridir. So'nggi yutuqlar tuproq mikrobiomini ushbu stresslarga chidamlilikni ta'minlashda hal qiluvchi omillardan biri ekanligini ko'rsatmoqda. Foydali mikroorganizmlar, jumladan, o'simlik o'sishini rag'batlantiradigan rizobakteriyalar (PGPR) va arbuskulyar mikorizal

zamburug'lar (AMF) suv va ozuqa moddalarining o'simliklar tomonidan so'rilishini kuchaytiradi, fitogormon signalini modulyatsiya qiladi, osmolitlar to'planishini rag'batlantiradi va stressga javob beradigan asosiy genlar ekspressiyasini orttiradi. Ushbu maqolada g'o'za (*Gossypium spp.*) va tok (*Vitis spp.*) o'simliklarida ularning rizosferasidagi mikroorganizmlar tarkibi qurg'oqchilik va boshqa abiotik stresslarga chidamlilikni qanday oshirishi haqidagi so'nggi yillarda amalga oshirilgan tadqiqotlar tahlil qilingan hamda mikrobiom tarkibini molekulyar va genetik mexanizmlarga ta'siri va amaliy qo'llanilishi ko'rib chiqilgan.

Kalit so'zlar: tuproq mikrobiomi, qurg'oqchilikka chidamlilik, PGPR, AMF, g'o'za, tok o'simligi

Bashirxonov Ziyodullokhon Hakimullo ugli

PhD, Head of Laboratory, Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz

Ayubov Mirzakamol Sobitjanovich

PhD, Head of Laboratory, Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz

Obidov Nurdinjon Shuhratjon ugli

PhD Student, Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz

Murodov Anvarjon Adxamjon ugli

PhD, Head of Laboratory, Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz

Yusupov Abdurakhmonbek Nodirjon ugli

Junior Researcher, Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz

Mamajonov Bexzod Orifjon ugli

Junior Researcher, Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz

Ubaydullayeva Khurshida Abdullayevna

DS, Head of Laboratory, Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz

Buriev Zabardast Tojiboyevich

DS, Directory of Center of Genomics and Bioinformatics, AS Ruz

e-mail: bashirxonovziyodulloxon@gmail.com

THE ROLE OF SOIL MICROBIOME IN INCREASING PLANT RESISTANCE TO ABIOTIC STRESS

Abstract. Abiotic stresses are one of the major threats to global agriculture and food security. Recent advances indicate that soil microbiome is a crucial factor in conferring tolerance to these stresses. Beneficial microorganisms, including plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), enhance plant water and nutrient uptake, modulate phytohormone signaling, stimulate osmolyte accumulation, and increase the expression of key stress-responsive genes. This article reviews recent studies on how the composition of microorganisms in the rhizosphere of cotton (*Gossypium spp.*) and grapevine (*Vitis spp.*) plants enhances tolerance to drought and other abiotic stresses, and discusses the implications of microbiome composition for molecular and genetic mechanisms and practical applications.

Keywords: soil microbiome, drought tolerance, PGPR, AMF, cotton, grapevine

Баширхонов Зиёдуллохон Хакимулло угли

докторант, Центр геномики и биоинформатики АН РУз

Аюбов Мирзакамол Собитжанович

PhD, заведующий лабораторией, Центр геномики и биоинформатики АН РУз

Обидов Нурдинжон Шухратжон угли

докторант, Центр геномики и биоинформатики АН РУз

Муродов Анваржон Адҳамжон угли

докторант, Центр геномики и биоинформатики АН РУз

Юсупов Абдурахмон Нодиржон угли

м.н.с., Центр геномики и биоинформатики АН РУз

Мамажонов Бехзод Орифжон угли
м.н.с., Центр геномики и биоинформатики АН РУз
Убайдуллаева Хуршида Абдуллаевна
д.б.н., заведующий лабораторией, Центр геномики и биоинформатики АН
РУз
Буриев Забардост Тожибоевич
д.б.н., Директор Центра геномики и биоинформатики АН РУз
РОЛЬ
e-mail: bashirxonovziyodulloxon@gmail.com

ПОЧВЕННОГО МИКРОБИОМА В ПОВЫШЕНИИ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К АБИОТИЧЕСКОМУ СТРЕССУ

Аннотация. Абиотический стресс является одной из основных угроз для мирового сельского хозяйства и продовольственной безопасности. Последние исследования показывают, что микробиом почвы играет решающую роль в обеспечении устойчивости растений к этим стрессам. Полезные микроорганизмы, включая ризобактерии, стимулирующие рост растений (PGPR), и арбускулярные микоризные грибы (AMF), способствуют улучшению усвоения воды и питательных веществ растениями, модулируют фитогормональную сигнализацию, стимулируют накопление осмолитов и увеличивают экспрессию ключевых генов, ответственных за реакцию на стресс. В данной статье рассматриваются недавние исследования того, как состав микроорганизмов в ризосфере растений хлопчатника (*Gossypium spp.*) и винограда (*Vitis spp.*) повышает их устойчивость к засухе и другим абиотическим стрессам, а также обсуждается влияние микробиома на молекулярные и генетические механизмы устойчивости и возможные практические применения этих знаний.

Ключевые слова: микробиом почвы, засухоустойчивость, PGPR, AMF, хлопок, виноград

Kirish. Iqlim o'zgarishi qurg'oqchilik, sho'rlanish, issiqlik va ozuqa moddalarining yetishmasligi kabi abiotik stresslarni kuchaytiradi – bu esa butun

dunyo bo'ylab hosildorlikka tahdid soladi. Qurg'oqchilikning o'zi barcha o'simlik patogenlari yig'ilganidan ko'ra, ko'proq hosil yo'qotilishiga sabab bo'ladi [1]. G'o'za va tok o'simligi ko'pincha yarim qurg'oqchil hududlarda yetishtiriladigan muhim iqtisodiy ekinlardan biri hisoblanadi. Hozirgi kunda g'o'za va tok o'simliklari yetishtirishda biologik, kimyoviy va agrotexnik yondashuvlar ancha rivojlangan ammo bu stresslar hali hamon hosildorlik pasayishiga jiddiy ta'sir etib kelmoqda. Tuproq mikrobiomini tahlil qilish va mikroorganizmlar ta'sir mexanizmlarini o'rganish esa qo'shimcha istiqbolli strategiyani taklif qiladi. O'simlik rizosferasida yashovchi mikroorganizmlar uning ildizlari bilan chambarchas bog'lanib, o'simlik hosildorligini oshiradi va chidamliligini ta'minlaydi [4, 16]. So'nggi o'n yil ichida multi-omiks tadqiqotlari shuni ko'rsatdiki, foydali mikroorganizmlar o'simliklarning gidratsiyasini, ozuqa moddalarini o'zlashtirilishini va abiotik stresslarga tizimli chidamliligini oshirishi mumkin [14]. Ushbu sharhda g'o'za va tok o'simligi rizosferalaridagi mikroorganizmlar tarkibiga oid joriy bilimlarni jamlangan bo'lib, mikroblar ta'sirida stresslarga chidamlilikning molekulyar mexanizmlari yoritilgan.

Olib borilgan tadqiqotlar.

Tuproq mavjud ekotizmlarning eng xilma-xillaridan birini o'z ichiga oladi, unda grammida 10^{10} gacha mikrob hujayralari va minglab turlar mavjud [18]. Qishloq xo'jaligi tuproqlarida dominant bakteriya bo'limlariga Proteobakteriyalar, Aktinobakteriyalar, Bacteroidetes, Firmicutes, Acidobacteria, Chloroflexi va Gemmatimonadetes kiradi [25]. Zamburug'lar dunyosidan esa Ascomycota, Basidiomycota va Glomeromycota ko'proq uchraydi [24]. Tok o'simligining ildizlarida xuddi shunday Pseudomonas, Bacillus, Burkholderia va Funneliformis va Rhizophagus kabi AMF mavjud [8].

Abiotik stresslar osmotik, ion va oksidlovchi nomutanosiblik orqali hujayra gomeostazini buzadi. Qurg'oqchilik tuproqning suv potentsialini pasaytiradi, bu barg og'izchalarining yopilishiga, uglerod assimilyatsiyasining pasayishiga va metabolik moslashuvga olib keladi [21]. Sho'rlanish osmotik stress va ion

toksikligini, ayniqsa ortiqcha Na^+ va Cl^- ni keltirib chiqaradi [10]. Issiqlik stressi oqsillarni denaturatsiya qiladi va membranalarni beqarorlashtiradi, sovuq esa muz hosil bo'lishiga va membrananing qattiqlashishiga olib keladi. Oziq moddalarning yetishmasligi va og'ir metallar o'sishni yanada buzadi. Barcha o'simliklarda ushbu o'zgarishlar salbiy oqibatlarga olib keladi. Suv tanqisligi sharoitida g'o'za hosildorligi tushib ketadi, ko'saklari maydalashadi, soni kamayadi yoki butunlay nobud bo'ladi. Uzoq davom etgan qurg'oqchilikda tok o'simligi sifati va rezavorlar tarkibi yomonlashadi [7]. Ikkala ekin ham keng egiluvchanlikka ega, ammo ularning o'ziga xos bardoshlilik qurg'oqchilikka moslashgan mikroblar bilan simbiozlar orqali sezilarli darajada yaxshilanishi mumkin [20, 9].

G'o'za rizosferasidagi mikroblar tarkibi. NGS (Next Generation Sequencing) tahlillari shuni ko'rsatadiki, g'o'za rizosferalarida Proteobacteria, Actinobacteria va Bacteroides hukmron bo'lgan turli bakterial jamoalar mavjud [18]. Qurg'oqchilik sharoitida Xlorofleksi va Gemmatimonadetlarning ko'pligi past namlikka moslashishni ta'minlaydi [22]. Bacillus, Paenibacillus va Pseudomonas kabi asosiy foydali taksonlar stressni yengillashtiradigan xususiyatlarga ega. Buning asosiy sababi ACC deaminaza, indol-3-sirka kislotasi (IAA) ishlab chiqarish va fosfat eruvchanligini ta'minlashidir[6]. G'o'za ildizlarida AMF (masalan, Rhizophagus irregularis) va Serendipita indica [19] kabi endofitik zamburug'lar ham mavjud. Shunisi e'tiborga loyiqki, mikrobiom tarkibi nav, tuproq turi va boshqaruv usullariga qarab o'zgaradi, ammo o'simliklarning rivojlanish bosqichiga ikkinchi darajali ta'sir ko'rsatadi [18].

Tok o'simligi rizosferasining mikrobiom tarkibi. Tok o'simligi mikrobiomlari uzumzor, ildizpoyaning genotipi va tok o'simliklarini yetishtirish boshqaruvi (agrotexnologiyasi, irrigatsion tizimi va hk.) bilan shakllanadi [8]. Yani tok o'simliklarining turli navlarida mikrobiom tarkibi turlicha bo'ladi va bu hudud, yetishtirish texnologiyalari va boshqa sharoitlarga qarab o'zgaruvchan bo'ladi. Lekin umumiy holatda bakterial taksanomiyalarda *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus subtilis* va *Burkholderia phytofirmans* [2] kabi taksonlar bilan

Proteobakteriyalar, Aktinobakteriyalar va Firmicutesga boy. Sharoit o'zgarishi bilan microbial tarkib ham o'zgaradi. Masalan, qurg'oqchilik ko'pincha aktinobakteriyalar va AMF ko'pligini oshiradi [5]. Shu bilan birga stressga chidamli navlar ham boshqa navlarga qaraganda mikrobiom tarkibi bilan farq qiladi. Masalan, qurg'oqchilikka chidamlilik uchun keng qo'llaniladigan 1103-P uzum navi foydali taksonlarni tanlab boyitadi: Rhizobiales (*Rhizobiaceae*, *Allorhizobium/Neorhizobium/Rhizobium* complex), Pseudomonadales (*Pseudomonas* spp.) and Burkholderiales (*Comamonadaceae*) [12].

Boshqa stresslar ta'siri haqida esa xitoylik olimlar tomonidan olib borilgan metagenomik tadqiqotlar osmoproteksiya, antioksidant sintez va gormon modulyatsiyasi bilan bog'liq funktsional gen repertuarlarini ochib beradi [27]. Ushbu tadqiqot natijalari shuni ko'rsatadiki, sho'rga chidamli uzum navlari mikrobiomida (101-14 navi) Planctomycetes, Bacteroidetes, Verrucomicrobia, Cyanobacteria, Gemmatimonadetes, Chloroflexi and Firmicutes bo'limlariga oid bakterialar sho'rga chidamsiz navlari mikrobiomiga qaraganda ko'proq uchragan. Bundan xulosa qilish mumkinki, ushbu taksonga tegishli bakterialar sho'rga chidamlilikni rag'batlantiradi.

Mikrob-vositaviy bardoshlik mexanizmlari

1. Sut va ozuqa moddalarining yaxshilanishi. AMF keng ekstraradikal gifalarni hosil qiladi, ular ildizlar kirishi imkoni bo'lmagan tuproq mikroporalariga bora oladi va ildiz yuzasini bir necha barobarga oshiradi. Buning natijasida ildizning ozuqa va suv bilan ta'minlanishi ortadi. Mikorizal simbioz o'simlikning gidravlik o'tkazuvchanligini va fosforni (P) o'zlashtirishini oshiradi, bu bilvosita qurg'oqchilikka chidamlilikni yaxshilaydi [9]. PGPR esa fosforni eritib, atmosfera azotini o'zlashtirish va temirni xelatlaydigan sideroforlarni ishlab chiqarish orqali ozuqa moddalarini transportida muhim ro'l o'ynaydi [13]. Ushbu tadbirlar cheklangan suv kam bo'lgan paytda fotosintetik samaradorlikni ortirishga va biomassani saqlashga olib keladi [1].

2. Fitogarmon modulyatsiyasi. IAA (indole-3-acetic acid) ning mikrobial ishlab chiqarilishi ildizlarning cho'zilishi va shoxlanishini rag'batlantiradi, bu esa suvni o'zlashtirishni yaxshilaydi [6]. Chunki IAA o'simlikda auxinlarni hosil qiladi, u esa o'z navbatida o'simlik o'sishi va rivojlanishida katta ahamiyatga ega. Tuproqdagi ko'pgina bakteriyalar esa 1-aminosiklopropan-1-karboksilat (ACC) deaminaza fermentini o'z ichiga oladi, bu ACC etilen harakatini buzadi, o'simlik etilen darajasini pasaytiradi va stressdan kelib chiqqan o'sishning oldini oladi [11].

3. Osmolitlarning to'planishi va antioksidant himoyasi. Qurg'oqchilik sharoitida mikroorganizmlar osmoprotektorlarning - prolin, glitsin betain, trexaloza va fenollar, superoksid dismutaza (SOD) va katalaza (CAT) kabi antioksidantlarning to'planishini oshiradi [28]. Ma'lumki bu antioksidantlar sintezi o'simliklarning turli abiotik stresslarga chidamliligini ta'minlaydi. *Pseudomonas fluorescens* esa tok o'simligida melatonin biosintezini kuchaytirib, ROS (Reactive Oxygen Species)ni tozalash va membrana barqarorligini ta'minlaydi [7]. Ushbu o'zgarishlar hujayralardagi oksidlanish-qaytarilish muvozanatini saqlaydi va lipid peroksidlanishini yumshatadi.

4. Stressga javob beruvchi genlarni tartibga solish. Multi-omiks tadqiqotlari shuni ko'rsatadiki, PGPR qurg'oqchilikka javob beradigan transkripsiya omillari (masalan, DREB, WRKY, NAC) va kech embriogeneza ko'p bo'lgan (LEA) oqsillarni faollashtiradi [11]. Bu esa o'z navbatida qurg'oqchilikka qarshi mexanizmlarni ishga tushuradi. DREB, WRKY, NAC gabi genlar ekspressiyasi qurg'oqchilikka chidamlilikni ta'minlashda keng qo'llaniladi. Ularning ekspressiyasi tartibga solingan ko'plab mutant o'simliklar olingan va ijobiy natijalarga olib kelgan. Bu genlarni mikrobial tarkib o'zgarishi bilan ekspressiyasi tartibga solish esa gen mutatsiyasidan holi holda hosildorlikni oshirishni ta'minlaydi.

5. Uchuvchi organik birikmalar va ekzopolisaxaridlar. Ma'lumki hujayra va organizmlarda oqsil sintezi, biologic jarayonlar turli moddalar muvozanati tufayli amalga oshadi yoki to'xtaydi. O'simliklarda ham ma'lum bir organik

birikmalar miqdori ma'lum oqsillar ekspressiyasiga sabab bo'ladi. Shunday organik birikmalardan ba'zilarini mikroorganizmlar ham ishlab chiqaradi. Natijada muhit shu turdagi organik birikmaga boyidi va oqsil sintezi ortadi. Tuproq mikroorganizmlarining ba'zi moddlarni sintez qilishi esa muhitda stresslarga chidamlilik mexanizmlarini vujudga keltiradi. Masalan, PGPR tomonidan ekzopolisaxarid ishlab chiqarish ildizlar atrofida gidratlangan bioplyonkalarni hosil qiladi, bu tuproq agregatsiyasini va suvni ushlab turishni kuchaytiradi [15, 24].

Xulosa. Tuproq mikrobiomi g'o'za va tok o'simligining abiotik stresslarga, ayniqsa qurg'oqchilikka chidamliligini oshirish uchun barqaror, ko'p qirrali vosita bo'lib xizmat qiladi. Foydali mikroorganizmlar suv va ozuqa moddalarini o'zlashtirishni yaxshilaydi, fitogormonlarni muvozanatlashtiradi, antioksidant tizimlarni mustahkamlaydi va biotik stresslarga chidamlilikni ta'minlovchi genlar ekspressiyasini kuchaytiradi yoki aks ta'sir qiluvchi genlar ekspressiyasini kamaytiradi. Mikrobiomga asoslangan yechimlarni an'anaviy seleksiya, aniq sug'orish va agroekologik amaliyotlar bilan birlashtirish iqlim o'zgarishi sharoitida hosildorlikni ta'minlashga yordam beradi.

Tadqiqot O'zbekiston Respublikasi Fanlar Akademiyasi tomonidan yo'naltirilgan budjet mablag'lari hisobidan amalga oshirildi.

Foydalanilgan adabiyotlar:

1. Ahmad, H. M., Fiaz, S., Hafeez, S., Zahra, S., Shah, A. N., Gul, B., ... & Wang, X. (2022). Plant growth-promoting rhizobacteria eliminate the effect of drought stress in plants: a review. *Frontiers in Plant Science*, 13, 875774.
2. Ait Barka E., Nowak J., Clément C. Enhancement of chilling resistance of inoculated grapevine plantlets with a plant growth-promoting rhizobacterium, Burkholderia phytofirmans strain PsJN //Applied and environmental microbiology. – 2006. – T. 72. – №. 11. – C. 7246-7252.
3. Alami, Y., Achouak, W., Marol, C., & Heulin, T. (2020). Rhizosphere distribution of fluorescent Pseudomonas strains marked with gfp in the wheat rhizosphere under drought. *Microbial Ecology, 80*(1), 22-34.
4. Bakker P. A. H. M. et al. The soil-borne legacy //Cell. – 2018. – T. 172. – №. 6. – C. 1178-1180.
5. Buragohain, K., Tamuly, D., Sonowal, S., & Nath, R. (2024). Impact of drought stress on plant growth and its management using plant growth-promoting rhizobacteria. *Current Microbiology, 81*(2), 287-303.
6. Cho, M., & Cho, H. (2013). The function of ABCB transporters in auxin transport. *Plant signaling & behavior*, 8(2), 642-54.
7. Dagher, D., Taskos, D., Mourouzidou, S., & Monokrousos, N. (2025). Microbial-Enhanced Abiotic Stress Tolerance in Grapevines: Molecular Mechanisms and Synergistic Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi, Plant Growth-Promoting Rhizobacteria, and Endophytes. *Horticulturae*, 11(6), 592.
8. Darriaut, R., Lailheugue, V., Masneuf-Pomarède, I., Marguerit, E., Martins, G., Compant, S., ... & Lauvergeat, V. (2022). Grapevine rootstock and soil microbiome interactions: Keys for a resilient viticulture. *Horticulture research*, 9, uhac019.
9. Garg N., Chandel S. Arbuscular mycorrhizal networks: process and functions //Sustainable agriculture volume 2. – 2011. – C. 907-930.

10. Giannelli, G., Del Vecchio, L., Cirlini, M., Gozzi, M., Gazza, L., Galaverna, G., ... & Visioli, G. (2024). Exploring the rhizosphere of perennial wheat: potential for plant growth promotion and biocontrol applications. *Scientific Reports*, 14(1), 22792.
11. Lee, S., Kim, J. A., Song, J., Choe, S., Jang, G., & Kim, Y. (2024). Plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus megaterium* modulates the expression of antioxidant-related and drought-responsive genes to protect rice (*Oryza sativa* L.) from drought. *Frontiers in Microbiology*, 15, 1430546.
12. Lailheugue, V., Darriaut, R., Tran, J., Morel, M., Marguerit, E., & Lauvergeat, V. (2024). Both the scion and rootstock of grafted grapevines influence the rhizosphere and root endophyte microbiomes, but rootstocks have a greater impact. *Environmental Microbiome*, 19(1), 24.
13. Martínez-Viveros, O., Jorquera, M. A., Crowley, D. E., Gajardo, G. M. L. M., & Mora, M. L. (2010). Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *Journal of soil science and plant nutrition*, 10(3), 293-319.
14. Munir, N., Hanif, M., Abideen, Z., Sohail, M., El-Keblawy, A., Radicetti, E., ... & Haider, G. (2022). Mechanisms and strategies of plant microbiome interactions to mitigate abiotic stresses. *Agronomy*, 12(9), 2069.
15. Naseem, H., Ahsan, M., Shahid, M. A., & Khan, N. (2018). Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance. *Journal of basic microbiology*, 58(12), 1009-1022.
16. Naylor, D., & Coleman-Derr, D. (2018). Drought stress and root-associated bacterial communities. *Frontiers in plant science*, 8, 2223.
17. Poudel, M., Mendes, R., Costa, L. A., Bueno, C. G., Meng, Y., Folimonova, S. Y., ... & Martins, S. J. (2021). The role of plant-associated bacteria, fungi, and viruses in drought stress mitigation. *Frontiers in microbiology*, 12, 743512.
18. Qiao, Q., Wang, F., Zhang, J., Chen, Y., Zhang, C., Liu, G., ... & Zhang, J. (2017). The variation in the rhizosphere microbiome of cotton with soil type, genotype and developmental stage. *Scientific reports*, 7(1), 3940.

19. Qiao, Y., Lin, Z., Li, L., Jiang, W., Ge, J., Chen, J., ... & Tian, S. (2024). *Serendipita indica* drives sulfur-related microbiota in enhancing growth of hyperaccumulator *Sedum alfredii* and facilitating soil cadmium remediation. *Environmental Science & Technology*, 58(33), 14726-14739.
20. Rodriguez, R. J., Henson, J., Van Volkenburgh, E., Hoy, M., Wright, L., Beckwith, F., ... & Redman, R. S. (2008). Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *The ISME journal*, 2(4), 404-416.
21. Shaffique, S., Khan, M. A., Wani, S. H., Pande, A., Imran, M., Kang, S. M., ... & Lee, I. J. (2022). A review on the role of endophytes and plant growth promoting rhizobacteria in mitigating heat stress in plants. *Microorganisms*, 10(7), 1286.
22. Shi, B., Lux, R., Klokkevold, P., Chang, M., Barnard, E., Haake, S., & Li, H. (2020). The subgingival microbiome associated with periodontitis in type 2 diabetes mellitus. *The ISME journal*, 14(2), 519-530.
23. Smith, S. E., & Read, D. J. (2010). *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press.
24. Timmusk, S., Seisenbaeva, G., & Behers, L. (2018). Titania (TiO₂) nanoparticles enhance the performance of growth-promoting rhizobacteria. *Scientific Reports*, 8(1), 617.
25. Ullah, A., Akbar, A., Luo, Q., Khan, A. H., Manghwar, H., Shaban, M., & Yang, X. (2019). Microbiome diversity in cotton rhizosphere under normal and drought conditions. *Microbial ecology*, 77, 429-439.
26. Verbon, E. H., & Liberman, L. M. (2016). Beneficial microbes affect endogenous mechanisms controlling root development. *Trends in plant science*, 21(3), 218-229.
27. Wang, B., Wang, X., Wang, Z., Zhu, K., & Wu, W. (2023). Comparative metagenomic analysis reveals rhizosphere microbial community composition and functions help protect grapevines against salt stress. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1102547.
28. Yan, Q., Li, X., Xiao, X., Chen, J., Liu, J., Lin, C., ... & Wang, D. (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi improve the growth and drought tolerance of

Cinnamomum migao by enhancing physio-biochemical responses. *Ecology and Evolution*, 12(7), e9091.