

## 特约评述

DOI: 10.12211/2096-8280.2025-065

## 合成生物学在农业中的进展及挑战

刘婕<sup>1</sup>, 郜钰<sup>1</sup>, 马永硕<sup>1,2</sup>, 尚轶<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 云南省马铃薯生物学重点实验室, 马铃薯科学研究院, 云南师范大学, 云南 昆明 650500; <sup>2</sup> 麻省理工学院化学工程系, 美国 马萨诸塞州 剑桥市 02142)

**摘要:** 合成生物学通过工程化设计与新生命系统构建, 为农业带来了革命性的突破。与传统农业技术相比, 合成生物学汇聚农业科技领域的高新技术, 可以更高效、更广泛地解决光合作用、生物固氮、作物抗逆、农业生态可持续性等世界性农业难题。合成生物技术不仅可以提高作物产量和优化营养品质, 还可以利用生物质副产物产生健康的肥料和土壤, 实现废弃物资源化循环的新模式, 是应对人口增加和气候变化、促进生物经济可持续发展的战略制高点。本文回顾了农业合成生物学的发展历程, 综述了基因编辑技术、代谢工程策略、生物传感器元件开发、基因回路设计、人工智能等在农业中广泛应用的合成生物技术的最新研究进展。阐述了合成生物学在农业中的核心应用, 包括提高作物产量和资源利用率、增强抗逆性、作物营养强化以及改善微生物互作等方面。合成生物学在农业领域的多维应用, 将有效保障粮食安全并助力未来农业可持续发展。

**关键词:** 农业合成生物学; 代谢工程; 基因编辑; 人工智能; 作物产量与品质; 可持续农业

**中图分类号:** Q81 **文献标志码:** A

## Progress and challenges of synthetic biology in agriculture

LIU Jie<sup>1</sup>, GAO Yu<sup>1</sup>, MA Yongshuo<sup>1,2</sup>, SHANG Yi<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Key Laboratory for Potato Biology of Yunnan Province, The CAAS-YNNU-YINMORE Joint Academy of Potato Science, Yunnan Normal University, Kunming 650500, Yunnan, China; <sup>2</sup>Department of Chemical Engineering, Massachusetts Institute of Technology, Cambridge 02142, Massachusetts, USA)

**Abstract:** Synthetic biology is a multidisciplinary field that has revolutionized agriculture by designing and constructing novel life systems. Due to limited arable land resources, it is inevitable that soil will become polluted with heavy metals, and that pesticide and fertilizer residues will accumulate, resulting in low crop photosynthetic efficiency. Traditional agricultural production cannot meet the challenges posed by modern food demands and climate change. Compared to traditional agricultural technologies, synthetic biology presents a promising approach by incorporating advanced technologies into agricultural systems, allowing more efficient and widespread solutions to global agrarian

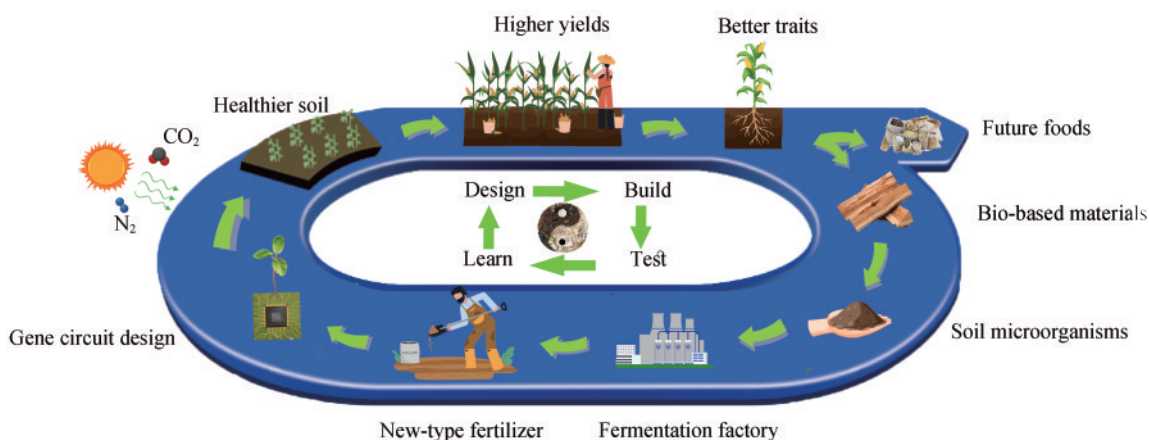
收稿日期: 2025-06-23 修回日期: 2025-09-07

基金项目: 国家自然科学基金委联合基金重点项目 (U2202206); 云南省“兴滇英才支持计划”云岭学者专项 (XDYC-YLXZ-2022-0019)

引用本文: 刘婕, 郜钰, 马永硕, 尚轶. 合成生物学在农业中的进展及挑战[J]. 合成生物学, 2025, 6(5): 998-1024

Citation: LIU Jie, GAO Yu, MA Yongshuo, SHANG Yi. Progress and challenges of synthetic biology in agriculture[J]. Synthetic Biology Journal, 2025, 6(5): 998-1024

challenges. It represents a strategic high ground for addressing population growth, climate change, and promoting sustainable bioeconomic development. Synthetic biology has the potential to enhance crop photosynthesis, optimize nitrogen fixation mechanisms, improve biological stress tolerance, increase crop yields, and optimize nutritional quality, thereby promoting sustainable agricultural and ecological development. The advancement of biosensor components, gene circuit design, and related technologies can enhance the utilization of free nutrients, such as carbon and nitrogen in crops, while decreasing reliance on fertilizers. Additionally, by integrating microbial chassis-based cell factories, a sustainable system has been developed to convert biomass waste into safe, nutrient-rich fertilizers, enabling efficient waste-to-resource transformation. This article reviews the development history of agricultural synthetic biology and summarizes the latest research progress in synthetic biology technologies widely used in agriculture, including gene editing, metabolic engineering strategies, the development of biosensor components, gene circuit design and artificial intelligence. The core application areas of synthetic biology in agriculture are elaborated upon, including improvement in crop yield and resource utilization, enhancements in stress resistance, optimization in crop nutrition, and refinements in microbial interactions. Finally, the current challenges facing agricultural synthetic biology and its future development trends are discussed. The multidimensional application of synthetic biology in agriculture will facilitate the circular utilization of energy and resources, effectively ensuring food security and promoting the sustainable development of agriculture in the future.



**Keywords:** agricultural synthetic biology; metabolic engineering; gene editing; artificial intelligence; crop yield and nutrition quality; sustainable agriculture

人口增长和极端气候的双重压力，给全球粮食安全和农业生态的可持续性带来很大挑战。根据联合国粮食及农业组织（Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO）的预测，到2050年全球人口将接近100亿<sup>[1]</sup>。相应地，农业生产需提高约70%，才能满足人类对粮食、饲料、纤维和生物能源日益增长的需求（<https://globalagriculturalproductivity.org/>）。然而，传统农业生产模式难以应对人们现代化食物需求和气候变化带来的挑战，依靠有限的耕地资源，难以突

破土壤重金属污染、农药化肥残留和农作物光合效率低下等问题，亟需通过创新方案提高粮食产量和资源利用效率<sup>[2]</sup>。合成生物学作为一门综合性学科，“汇聚”系统生物学、工程学、化学、物理学、计算机科学等学科，被认为是“第三次生物科学革命”；是将工程原理和生物学结合，采用自下而上的策略，设计和构建新生物元件、模块和人工生物系统或重新设计现有的自然生物系统的新兴领域；是推动人类实现从认识生命（“造物致知”）到设计生命（“造物致用”）的颠覆

性技术<sup>[3-4]</sup>。合成生物学的发展经历了从基础理论研究到应用技术探索的快速演进：早期研究主要集中在标准化生物元件库（如BioBrick DNA 组装方法）的开发和设计-构建-测试-学习（Design-Build-Test-Learn, DBTL）循环的优化，为后续复杂生物系统的工程化奠定了基础<sup>[5]</sup>。其中系统化工程策略包括合成基因组、标准化元件、遗传回路设计及代谢工程等，正在推动育种技术和生产装置的革新，在推动农业可持续发展方面展现出巨大潜力；随着CRISPR-Cas9等基因编辑工具以及人工智能（AI）技术的应用，农业合成生物学进入了精准设计与高效优化的新阶段<sup>[6]</sup>。在该发展阶段，CRISPR-Cas9基因编辑、基因回路设计等关键技术已在作物改良、病虫害防控、土壤修复等方面发挥重要作用。例如，借助合成生物学手段，科学家通过代谢工程实现水稻胚乳富集 $\beta$ -胡萝卜素，显著提高了作物产量与营养品质<sup>[7]</sup>，通过改造光合碳同化路径，显著提升水稻光合效率<sup>[8]</sup>，设计出具有高效固碳能力的作物以减轻温室效应。另外，人工固氮体系的开发有望减少50%的化肥用量<sup>[9]</sup>，链霉菌底盘生产的新型生物农药大幅降低了化学农药依赖<sup>[10]</sup>，为生态农业提供了重要支撑；近年来，组学数据与机器学习的建模方法进一步提升了模块互作预测的准确性，为复杂生物系统的设计提供了技术支持<sup>[5]</sup>。大数据算法理论的进步不仅推动了合成生物学在农业领域的广泛应用，也为未来农业循环经济研究开辟了全新的方向。

近年来，全球农业合成生物市场规模持续扩张，发达国家已逐步构建起较为完善的技术生态体系。我国在合成生物学领域的顶层规划和战略布局不断加强，并在关键技术研发、前沿探索和基础研究方面取得了一定的进展。然而，由于起步较晚，整体基础较为薄弱，产业化发展速度相对滞后，我国需在农业合成生物学领域加大投入与建设，进一步加强和保障国际竞争力。在合成生物学这一新兴领域的背景下，有限的农业资源将实现高效分配。智能化、生态化农业循环方式将得到推广，国家粮食安全、农业竞争力和农业可持续发展能力将得到有力支撑。

## 1 农业合成生物学发展历程

“合成生物学”一词在现代意义上的使用最早可追溯到1980年。然而，学界普遍认为该领域的真正兴起始于2000年一篇里程碑式论文，该研究通过在大肠杆菌中实现基因开关的构建，不仅验证了人工设计调控元件的可行性，也标志着合成生物学从概念走向实践的重要转折点<sup>[11]</sup>。2000—2010年，合成生物学在农业领域逐渐兴起，其研究重点主要集中在基础理论的探索和初步应用上。在这一阶段，研究人员开始尝试将工程化思维引入农业生物系统的设计中，为后续的技术突破奠定了基础。2000年，水稻胚乳中维生素A的成功合成首次验证了在作物中重构合成通路实现作物性状改良的可行性<sup>[12]</sup>。随后，2003年研究人员在植物中首次合成花椰菜花叶病毒35S启动子（Cauliflower mosaic virus 35S promoter, CaMV 35S启动子），这一成果标志着植物合成生物学领域的初步探索<sup>[13]</sup>。此外，Golden gate组装技术的应用也为作物代谢工程提供了新的工具，显著提高了基因编辑和代谢途径重构的效率<sup>[14-15]</sup>。与此同时，“合成基因组学”概念推动了微生物底盘的开发与优化，物理学中“振荡器”和计算机体系的“逻辑门”的概念也开始应用，为农业微生物的改造提供了理论指导<sup>[16]</sup>。例如，大肠杆菌作为经典的微生物底盘，因其遗传工具完善、生长快速的特点<sup>[17]</sup>，开始广泛应用于生物基燃料和化学物的合成<sup>[18]</sup>。这些早期的研究不仅验证了合成生物学在农业中的可行性，也为后续的技术发展奠定了坚实的基础。

2011—2020年，合成生物学在农业领域取得了快速的发展，多项关键技术取得了突破，研究逐步从基础研究拓展到实际应用领域。自2013年CRISPR-Cas9技术问世以来<sup>[19]</sup>，其在水稻和小麦中的应用不断推进<sup>[20]</sup>，并发展至多基因编辑<sup>[21]</sup>，显著提升了作物性状改良的效率与精确性。同时，基因组测序技术的成熟也为复杂基因组操作提供了新的平台，如小麦和藜麦的研究<sup>[22-23]</sup>。人工染色体技术的发展<sup>[24]</sup>，推动了多基因性状的相关研究，例如基于Bxb1介导的重组创建的基因堆叠系统，可用于将优良性状从转基因植物转移到难以转化

的栽培品种<sup>[25]</sup>。在田间层面，固氮菌实现合成并在田间成功开展试验，展示了非豆科作物人工结瘤固氮的潜力，预计可减少50%的化肥用量<sup>[9]</sup>。同时，微生物传感器用于土壤重金属检测的技术也得到了验证，为环境监测和污染治理提供了新思路<sup>[26-28]</sup>。2017年8月，我国首例基因工程微生物苏云金杆菌G033A获得农药登记<sup>[29]</sup>。这一时期的快速发展不仅证明了合成生物学在农业中的巨大潜力，也为后续的规模化应用奠定了基础。

自2021年以来，合成生物学在农业领域逐步走向系统整合，研究重点由单一技术突破转向平台建设与产业化转化。各个国家相继在农业合成生物学领域进行战略部署，例如美国的“昆虫盟友”计划，瑞士国家科学基金会成立规模最大的公共研究计划Systems X.ch，新加坡国立研究基金会发布《国家合成生物学研究》计划<sup>[30]</sup>等。与此同时，全球赛事iGEM农业赛道的设立，为全球科研人员提供了开放的创新平台。合成生物学作为典型的多学科交叉领域，目前，人工智能与合成生物学的结合成为重要趋势。通过数字化预测植物-微生物互作网络，进一步优化农业系统的智能化管理。人工智能在农业中的应用已涵盖农业设备自动化，数字化检测害虫以及农业机器人的开发等方面，显著提高了生产效率。同时，基于CRISPR-Cas9技术培育的富含 $\gamma$ -氨基丁酸的番茄也进入了市场<sup>[31]</sup>。未来随着技术的不断进步和政策的支持（表1），合成生物学有望进一步推动农业生产体系向智能化与生态化转型。

## 2 农业合成生物学底盘系统

### 2.1 微生物底盘

在农业合成生物学中，微生物底盘凭借其可控的代谢能力和较高的基因改造效率成为研究和应用的核心工具。利用微生物底盘，可以将农业中低价值的可再生生物质资源转化为生物燃料、生物农药和其他高附加值化合物。其中，大肠杆菌和酿酒酵母是两种最具代表性的经典微生物底盘。大肠杆菌以其具备成熟的遗传体系、生长快速的优势被广泛应用于植物激素的合成。例如，

表1 合成生物学在农业领域的关键成果

Table 1 Key achievements of synthetic biology in agriculture

Year	Findings	References
2005	二代黄金大米的总胡萝卜素得到23倍的增加	[32]
2011	植物传感器开始发展	[33]
2012	番茄中抗坏血酸含量的增加	[34]
2014	谷类作物中固氮途径的引入，增加作物固氮量	[35]
2014	油料作物种子中高效合成 $\omega$ -3不饱和脂肪酸	[36]
2016	烟草叶片中青蒿素的合成	[37]
2017	番茄果实中GABA的大量积累	[38]
2017	大麦中引入固氮系统，提高氮利用效率	[39]
2018	水稻胚乳中虾青素的生物合成	[40]
2019	烟草中引入光呼吸途径，增加C <sub>3</sub> 作物的产量	[41]
2019	水稻中引入光呼吸旁路，增加光合效率	[42]
2020	初级编辑器在作物中的应用	[43]
2021	C <sub>3</sub> 作物中C <sub>4</sub> 高光效特征的模拟	[44]
2022	烟草中马钱子碱的生物合成途径重构	[45]
2024	烟草中疫苗佐剂QS-21的生物合成途径重构	[46]

通过全细胞催化和从头生物合成的方法，在大肠杆菌中建立两个全新的吲哚乙酸（indole-3-acetic acid, IAA）合成途径：色胺（TAM）和吲哚-3-乙酰胺（IAM），实现大肠杆菌MG1655高产IAA，这一成果为作物生长促进因子的生物合成提供了重要支持<sup>[47]</sup>。酿酒酵母作为研究和应用最广泛的真核微生物底盘，具有遗传背景清晰和遗传工具广泛的优点。研究人员已经开发出多种合成进化策略，同时在番茄红素<sup>[48]</sup>、8-羟基香叶醇<sup>[49]</sup>和人参二醇<sup>[50]</sup>等高价代谢产物的生物合成中得到应用。链霉菌则因其具有强大的次级代谢能力使其能够高效合成多种农用抗生素，因此是生产农用抗生素的理想底盘。研究人员通过多组学联合分析识别代谢通路中的限速步骤，对链霉菌J1074进行优化，这一策略使新型多杀菌素的产量提高了1000倍，显著提升了生物农药的开发效率<sup>[51]</sup>。此外，枯草芽孢杆菌因其高效的分泌系统和食品安全特性，在农业领域也具有重要地位。最近的一项研究通过代谢工程调节枯草芽孢杆菌中的碳通量，结合空间调控工程增强了途径酶的共催化能力，并建立逻辑门基因回路调节细胞内辅因子水平和代谢通量分布，使得乙偶姻的产量达到了97.5 g/L。这一成果充分展现了枯草芽孢杆菌在高价值化合物生产中的潜力<sup>[52]</sup>。除此之外，多种新

型微生物底盘正在被广泛挖掘与应用（图1）。这些微生物底盘在农业中的应用范围不断扩大，为可持续农业的发展提供了新的技术路径。

## 2.2 植物底盘

尽管微生物异源合成取得了一定的进展，但是由于微生物缺乏植物特有的膜细胞器，使得膜结合相关酶的有效表达仍然是一个挑战。植物来源的酶在微生物系统的表达往往受到极大的限制，

难以充分发挥其功能，导致部分产物的产量仍无法满足工业需求。此外，在微生物重组表达过程中，蛋白质错误折叠和聚集成不溶性内含体的现象也普遍存在<sup>[53]</sup>，进一步限制了目标蛋白的功能实现和代谢产物的积累。因此，植物底盘的开发也是高效合成目标代谢产物的策略<sup>[54]</sup>。植物因其自身拥有辅酶因子和代谢前体，并为正确的mRNA转运、蛋白质折叠、蛋白质定位和亚细胞区室化提供了理想的环境。植物底盘可以在细胞、

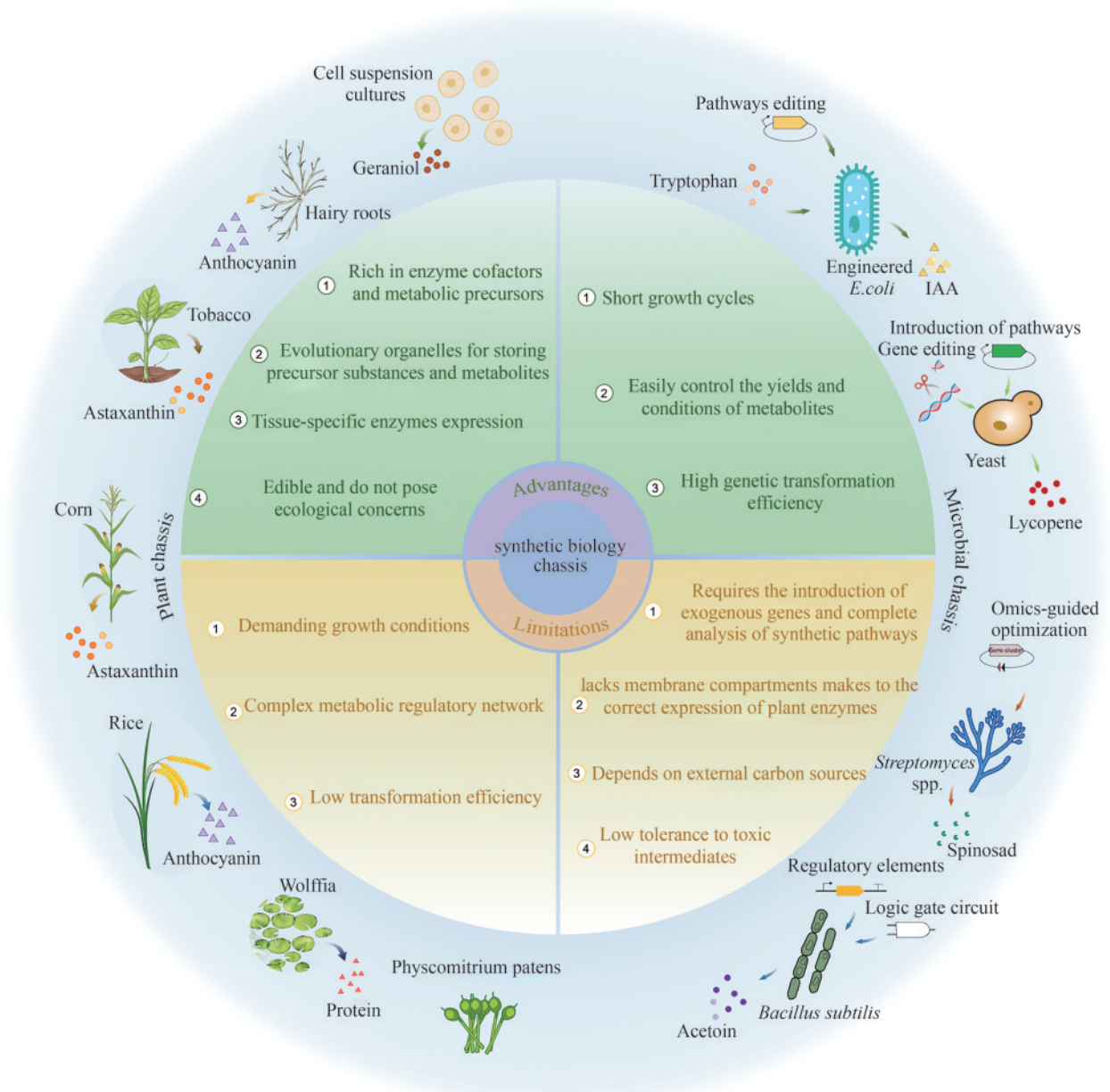


图1 农业相关合成生物学植物和微生物底盘的优缺点及代表种类

Fig. 1 Advantages, disadvantages, and classification of synthetic biology chassis in agricultural

组织或整个植物水平上进行工程设计。首先在细胞水平上, 悬浮细胞培养的优点是生长周期短, 不受环境影响<sup>[55]</sup>, 并已经被证明是生产香叶醇的优势平台<sup>[56]</sup>。其次在组织水平上, 毛状根培养也显示出生产各种次生代谢产物的潜力。例如, 在牵牛花中开发的 $\beta$ -雌二醇系统, 使得牵牛花的毛状根在5 L反应器实现高度酰化的花青素高效积累。目前已有越来越多的植物的毛状根被开发生产高价值的代谢产物。例如薄荷<sup>[57]</sup>、丹参<sup>[58]</sup>、鼠尾草<sup>[59]</sup>的毛状根。该策略还可以应用到更多的物种, 如黑胡萝卜和烟草, 为天然着色剂的工业化生产提供了一种新的策略<sup>[60]</sup>。最后, 将整个植株设计为底盘, 其优势在于可以结合更多的工程策略优化代谢物的产生, 为功能化合物的生产提供了广阔平台。其中本式烟草作为最广泛使用的植物底盘, 具有生长周期短、生物量大的特点, 可以规模化多基因共表达, 可作为快速筛选基因线路的平台, 是瞬时表达系统的理想选择。利用烟草的瞬时共表达系统, 研究人员已经成功生产多种天然产物, 包括虾青素<sup>[61]</sup>、倍半萜<sup>[62]</sup>和二萜<sup>[63]</sup>等。另外, 经济作物如水稻和玉米也成为植物底盘的重点改造对象。例如, 通过转基因叠加系统对水稻进行多基因编辑, 将包含八个花青素相关基因的构建体对水稻进行转化, 获得了胚乳富含花青素的水稻<sup>[64]</sup>。在玉米中, 通过代谢工程实现了虾青素的生物强化。通过喂食母鸡实验发现, 母鸡能够从改造的玉米中摄取虾青素并将其积累到蛋黄中<sup>[65]</sup>。随着合成生物学的不断发展, 越来越多的新型底盘被开发利用。例如, 浮萍因其形态简单、非冗余的基因集和遗传转化操作的可行性, 近年来受到科学家的广泛关注<sup>[66]</sup>。藓类

植物则凭借其高效的同源重组能力和复杂的代谢通路组装能力, 逐渐成为研究热点。最近, 小立碗藓 T2T 基因组的绘制, 展现出了其成为新一代植物底盘的潜力<sup>[67]</sup>。这些植物底盘的开发和优化, 不仅推动了农业合成生物学的技术进步, 也为未来农业生产体系的智能化与生态化转型奠定了基础(表2)。

### 3 关键技术进展

农业合成生物学不仅将合成生物学原理应用于作物本身, 还可以调控作物与生长环境之间的相互作用。农业合成生物学研究的方法包括: ①基因编辑技术; ②代谢工程策略; ③生物传感器元件的开发; ④基因回路设计; ⑤人工智能与农业合成生物学(图2)。所有方法的目标是使植物系统在自身生长环境下执行特定功能时更具可预测性和可控性。

#### 3.1 基因编辑技术

基因编辑技术是农业合成生物学的核心工具之一。因其精准性和灵活性为作物改良提供了前所未有的可能性。CRISPR-Cas9 基因组编辑工具来源于古细菌针对噬菌体的一种进化防御机制, 通过设计特异的 sgRNA 序列, 基于同源修复的机制实现核苷酸替换、插入或缺失, 从而实现精确的基因编辑(图2)。在植物基因组中利用 CRISPR-Cas9 引入有针对性的遗传变异, 从而显著提升作物产量和品质, 或是改良其他目的性状。例如, 通过靶向编辑水稻中的特定基因, 研究人员实现

表2 植物和微生物底盘的优缺点

Table2 Advantages and disadvantages of plant chassis and microbial chassis

优/缺点	植物底盘	微生物底盘
优点	富含辅酶因子和前体物质 高度进化的细胞器可以储存前体物质和代谢物 组织特异性的酶表达模式 可以直接食用	生长周期短 培养条件和产量可控性强 基因转化效率高
缺点	生长环境要求高 代谢调控网络复杂 转化效率低	需要外源基因引入且依赖完整的途径解析 缺乏植物来源的酶表达所需的隔膜系统 依赖外部碳源 对有毒中间产物耐受性低

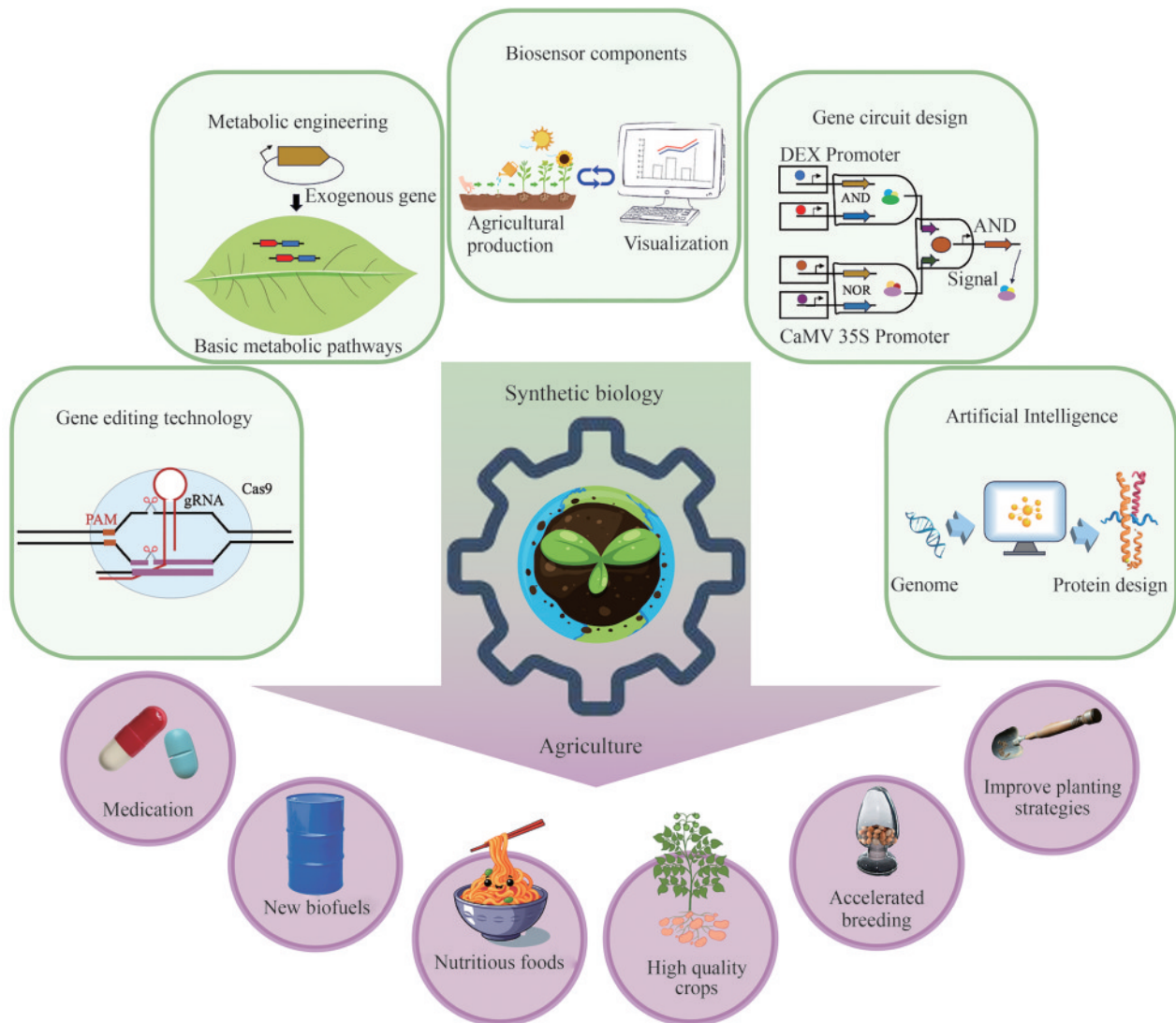


图2 运用在农业中的合成生物学技术

Fig. 2 Synthetic biology techniques applied in agriculture

了对籽粒大小和重量的精细调控，为高产育种奠定了基础<sup>[68]</sup>。近年来，腺嘌呤碱基编辑器（ABE）<sup>[69]</sup>和胞嘧啶碱基编辑器（CBE）<sup>[70]</sup>的发明，使得基因编辑效率得到进一步的提高。但是，农业中复杂性状往往由多个基因共同参与调控，因此研究人员也在不断开发多基因技术。例如，基于Pol II启动的高效CRISPR系统能够精准切割sgRNA周围的特定20个核苷酸序列，该机制已在水稻中得到验证<sup>[71]</sup>。CRISPR-Cpf1系统同样也在水稻中得到验证，它是一种Cas9蛋白与多个sgRNA结合的编辑技术。此外，CRISPR-Cas12a系统可以进行多重基因的敲除和转录调控<sup>[72]</sup>。还有SWISS系统可以在水稻中产生三重突变，为植物多功能基因组编辑

提供了强大工具<sup>[73]</sup>。CRISPR-Cas9技术不仅仅可以进行多重基因编辑，也可以进行高通量基因研究。在玉米中基于CRISPR-Cas9技术结合基因组学，成功靶向743个与农学和营养学性状相对应的候选基因<sup>[74]</sup>，经过表征几个基因功能，证明通过靶向诱变文库整合正向遗传学和反向遗传学有望快速验证具有复杂基因组作物的重要农艺基因。在大豆<sup>[75]</sup>、番茄<sup>[76]</sup>和水稻<sup>[77]</sup>中也有基因高通量的相关研究。CRISPR-Cas9技术甚至可以实现水稻中乙酰辅酶羧化酶（OsACC）的定向进化，使水稻获得了除草剂抗性突变<sup>[70]</sup>。最近一项研究开发的CRISPR-Cas9系统——pHNRhCas9NG，通过优化人工启动子和poly(A)(mRNA多聚腺苷酸）尾

巴长度等策略,在番茄中几乎实现了100%的编辑成功率<sup>[78]</sup>。因此,基因编辑技术的快速发展与迭代有助于扩大合成生物学农业应用的工具箱,加速农业合成生物学的创新发展。

### 3.2 代谢工程策略

代谢工程策略旨在通过优化和改造植物和微生物的现有代谢网络,设计与构建新的代谢途径,从而显著提升目标产物(如药物、生物燃料、营养成分等)的产量和功能特性<sup>[79]</sup>。代谢途径的改进主要涉及初级代谢途径(光合作用途径;氮同化途径;糖酵解途径)和次级代谢途径(萜类合成途径;生物碱合成途径;类黄酮合成途径)。例如,萜类化合物的生物合成途径重构便是典型案例之一。研究人员发现,通过优化大肠杆菌关键酶的表达和代谢通路的平衡,紫杉醇前体的产量相较于野生型提高了约23倍,为医药领域提供了重要原料<sup>[80]</sup>。相较于大肠杆菌,酵母菌具有更复杂的翻译后修饰系统和细胞器结构,从而能够更高效地合成结构复杂的天然产物,例如萜类<sup>[81]</sup>、类胡萝卜素<sup>[82]</sup>和生物碱<sup>[83]</sup>。

尽管微生物代谢工程策略已经有很多成功的案例<sup>[84]</sup>,但是植物本体系统通常仍然是代谢改造的首选<sup>[85]</sup>。微生物代谢工程的进展可以给植物的代谢改造提供很好的借鉴模板。植物中代谢工程策略主要分为两类:

一类是通过引入外源信号元件,实现对代谢过程精确控制。例如,通过过表达来自金鱼草的转录因子驱动果实特异性合成酶的表达,首次实现了番茄果实中花青素含量的提升<sup>[86]</sup>。通过引入不同来源的类胡萝卜素合成酶基因,也成功提升了水稻中维生素A的含量,其中来自玉米的八氢番茄红素合成酶(PSY)效果最好,促成了“黄金大米”的开发<sup>[12, 32]</sup>。此外,烟草作为重建天然产物途径最具吸引力的平台,已成功引入多条外源植物天然产物合成途径。例如青蒿素<sup>[87]</sup>、甜菜碱<sup>[88]</sup>和番茄红素<sup>[89]</sup>。还有研究为了降低光呼吸成本,将不同来源的乙醇酸合成途径引入烟草叶绿体,结果表明植物苹果酸合成酶和绿藻的乙醇酸脱氢酶的引入不仅在田间积累了更多生物量,而

且光合作用效率提高了17%<sup>[41]</sup>。

另一类关键策略是通过优化代谢通量增强所需代谢物的产生。基因过表达是一种常见的方法,通过增加限速酶的活性来增强代谢通量,这一策略已被成功应用于促进各种代谢物的产生。例如开发富含薄荷油的芳香植物<sup>[90]</sup>、富含类胡萝卜素的果实作物<sup>[91]</sup>和富含脂肪酸的种子作物<sup>[92]</sup>。与此同时,基因沉默或敲除技术则用于减少竞争性代谢途径或副产物,例如番茄中类胡萝卜素的增加<sup>[93]</sup>、葡萄中花青素的积累<sup>[94]</sup>、苦荞中类黄酮的积累<sup>[95]</sup>等。这些代谢工程策略不仅增强了目标产物的生产能力,还为复杂代谢网络的设计提供了理论支持。

### 3.3 生物传感器元件的开发

生物传感器开发是合成生物学模块化元件构建的重要组成部分。基于植物的生物传感器能够感知污染物或病原体等环境变化,并通过特定的响应机制对外界刺激作出应激反应。具体而言,生物传感器是蛋白质或核酸等生物元件识别特定的信号分子,或感知体内某些生物学过程,并将其转换成可输出、可检测甚至可计量的信号。深入了解植物对环境条件的反应机制,以及不同信号通路之间如何相互作用,对于开发相应的生物元件,并制定有效的作物保护策略至关重要<sup>[96]</sup>,为农业循环系统的智能化和自动化提供了重要技术支持。

生物传感器根据作用机制可分为直接生物传感器和间接生物传感器。直接生物传感器是以可测量的蛋白质活性变化作为输出信号的系统,当与配体结合后,传感器会通过蛋白质活性的改变直接进行报告。比如钙离子传感器和检测生长素的传感器。Camelion是应用最早最广泛的钙离子传感器。其由两个蛋白质结构域组成,一个结构域作为配体受体,另一个可以感知配体结合时的结构变化,并通过钙结合后蛋白的荧光强度变化从而测量钙信号的变化<sup>[97]</sup>。DII-VENUS是典型的生长素检测传感器,是一种具有两个结构域的融合蛋白,当胞内生长素浓度升高时,DII结构域介导融合蛋白降解,从而导致VENUS形成的黄色荧

光信号减弱<sup>[98]</sup>。间接生物传感器的信号相较直接生物传感器信号存在一定的延迟,包括:①典型的转录报告器,其检测模块多为能够响应特定激素的启动子序列,其中最著名的例子便是检测生长素的DR5和DR5v2启动子<sup>[99]</sup>;②检测脱落酸(ABA) Förster共振能量转移(FRET)生物传感器<sup>[100]</sup>;③检测乙烯(ET)的基于mRNA的翻译调控,当乙烯浓度增加时,mRNA被间接抑制翻译成GFP报告蛋白,荧光随着乙烯浓度增加而降低<sup>[101]</sup>;④检测赤霉素(GA)的GPS1传感器<sup>[102]</sup>;⑤检测活性氧(ROS)的荧光蛋白<sup>[103]</sup>;⑥应答细胞分裂素的TCS传感器<sup>[104-105]</sup>和ABRE启动子元件<sup>[106]</sup>。另外,直接和间接的传感器经常一起设计,在响应激素方面广泛应用,包括:响应细胞分裂素和生长素的TCS和TCSm<sup>[107]</sup>;响应赤霉素的nlsGPS1和nlsGPS1-NR<sup>[108]</sup>;响应茉莉酸的Jas9-VENUS和mJas9-VENUS<sup>[109]</sup>。

除了以上针对性较强的传感器外,还有一些在整株植物水平进行设计的生物传感器。在田间农业中,作物处于持续生长的状态,并且往往同时面临多重环境胁迫。因此,为了监测作物生长的时空变化。研究人员开发了能够监测植物整体代谢发育和外部环境变化的生物传感器。例如,哨兵生物传感器是整株植物经过修饰后直接监测环境中特定信号并对重金属、非生物胁迫和其他环境因素做出反应。经典的三硝基甲苯(TNT)全植物生物传感器,可以快速激活脱绿基因回路,上调叶绿素降解基因的表达<sup>[110-111]</sup>,从而实现人们直观监测污染物TNT的变化。类似的策略还被应用于伽马辐射<sup>[112]</sup>和重金属胁迫<sup>[113]</sup>的哨兵植物。除污染物检测外,研究人员在拟南芥、小麦和玉米中利用可渗透荧光探针,实现了活性氧(ROS)整株活体成像<sup>[114]</sup>,为表型研究和ROS信号途径解析提供了新工具。豆科植物中通过对根瘤菌进行*lacZ*标记,进一步确认了赤霉素在根瘤形成中的决定性作用<sup>[115]</sup>。生物传感器不仅可以设计于作物本身,还可以应用于监测土壤健康(如重金属、害虫和病原菌)与修复土壤。例如,利用发光青枯菌作为辅助的工具检测早期马铃薯植株的是否存在潜在感染<sup>[116]</sup>;植物可穿戴生物传感器可以检测作物上的农药残留,确保农药的安全使用<sup>[117]</sup>;有

机卤化物呼吸细菌(ORB)的野生分离株已经被用于有机卤化物的修复<sup>[118]</sup>;酿酒葡萄球菌和大肠杆菌等微生物也可通过降解有毒芳香族化合物和生物质糖对重金属污染进行修复<sup>[26-27]</sup>等。同时,人工智能和物联网技术与生物传感器的集成对保证农业产量非常重要。实时数据采集与分析,能帮助农民做出精准决策、优化农业投入<sup>[119]</sup>。因此,农业中生物传感器的开发和推广,有助于减少化肥的使用和健康土壤的可持续性利用,为未来智能农业的发展奠定了坚实基础。

### 3.4 基因回路设计

基因回路设计是构建具备类似于计算机基本逻辑运算功能的合成调控网络,从而实现植物基因表达的可编程性。传统的操控植物性状的方法简单片面,通常依赖成熟的遗传工具对基因进行编辑或通过转录活性因子进行重编辑。例如,利用调控元件(如CaMV 35S启动子和来自单纯疱疹病毒的转录激活因子VP16)实现植物中特定基因的过表达,虽然在一定程度上可以达到目的,但是往往可能导致代谢负担或不恰当的表达模式<sup>[120-121]</sup>。相比之下,基因回路系统设计可以改良不同发育阶段的植物性状或者操控植物响应环境信号来调节时空基因表达模式。通常,一个合成基因回路由三个功能模块组成:传感器、整合器和执行器。传感器感知并整合细胞或环境信号,这些信号被DNA、RNA和蛋白质等生物部分感知之后作为输入交给整合器,整合器进行逻辑运算以计算特定的输出信号,执行器则将该信号传递以改变细胞功能<sup>[122]</sup>。

目前,主要有三种技术用于编程植物基因表达的合成基因回路:重组酶系统、DNA结合蛋白、CRISPR干扰技术(CRISPRi)<sup>[4, 123-124]</sup>。这些表达模块可以组合实现双输入门并实现布尔逻辑运算。

重组酶逻辑门是合成回路设计的一个典型范例<sup>[125]</sup>,被广泛用于构建记忆装置。例如在模式植物拟南芥的根中创建一个AND门,使用DEX和细胞类型特异性启动子分别驱动Flp和B3重组酶的表达,实现化学诱导的细胞类型特异性基因表达<sup>[123]</sup>。使用侧根发育特异性启动子表达PhiC31和

Bxb1 丝氨酸整合酶，实现在根发育期间报告基因的表达<sup>[126]</sup>。

细菌变构转录因子 (aTF) 是一种结合特定 DNA 序列的调节蛋白，可以用作转录调节因子。它们的活性可以通过配体或代谢物来调节<sup>[127]</sup>。Ferreira 和 Antunes 等<sup>[128]</sup> 利用 aTF 与工程启动子结合，通过瞬时基因表达分析在植物中构建逻辑门。除此之外，作者使用苯丙素相关代谢物证明了这些基于 aTF 的基因回路可以作为生物传感器来调节植物代谢途径。Liang 等<sup>[129]</sup> 利用 Csy4 系统在烟草和水稻中构建 NOR 门，实现对目的基因的 400 倍抑制。此外，mRNA 靶向的 CRISPR 蛋白 (如 CasRx) 和 RADAR 技术为基于 RNA 的回路开发提供了新的思路<sup>[130-131]</sup>。

CRISPRi 通过干扰基因转录的起始和延伸实现对基因表达的调控，其调控效果依赖于靶向位置的选择，从而能够在不同水平上精细调节目的基因的转录活性。例如，基于 CRISPRi 的 NOR 门：当其中一个或者两个 sgRNA 存在时，dCas9 与整合器结合，抑制输出基因的表达。输出基因只在两个 sgRNA 不存在的时候表达，这种技术可以实现特定植物精确响应环境信号<sup>[124]</sup>。

如今，植物合成基因回路的研究正处于快速发展阶段。例如，作物物种单细胞测序数据库 scPlantDB (<https://biobigdata.nju.edu.cn/scplantdb>) 和单细胞分析软件 Socrates 的开发极大推进了细胞类型特异性启动子和调控区域的鉴定，从而可以实现针对特定作物的精准调控<sup>[132-133]</sup>。由于不同作物物种之间存在特异性，这就要求开发物种特异性的生物部件。通过建立高效的高通量测试平台，结合更多模型、数据集及标准化部件的开发，可以加速回路功能的优化和推广。这一策略有望解决生物和非生物胁迫、生长和产量相关的挑战，为农业可持续发展提供创新解决方案。

### 3.5 人工智能与农业合成生物学

人工智能与大规模基因组学、转录组学和环境数据相结合组成了农业合成生物学 DBTL 周期中的强大工具。在代谢网络建模与途径优化、开发新型传感器以及预测并设计基因回路方面提供新

的解决方案。这些模型可以处理复杂调控网络中的非线性相互作用，并预测跨组织和不同发育阶段的行为<sup>[134]</sup>。这种工具对代谢工程尤为重要。传统优化方法依赖于劳动密集型实验设计和试错过程，而人工智能通过模拟代谢途径并预测干预措施将如何影响生物合成来简化这一过程。以大语言模型如 ChatGPT 为例，它不仅可以处理自然语言，还可以用于 DNA 和蛋白质的序列分析，实现植物中细胞状态的监测<sup>[135]</sup>，加速育种的开发速度<sup>[136]</sup>。基于植物基因组的大语言模型 DNABERT 的开发，有助于更精确捕捉非编码区的生物学信息，预测转录因子结合位点和基因组调控元件，从而为基因回路的设计提供重要指导<sup>[137]</sup>。此外，蛋白结构预测模型 AlphaFold 和单细胞生物学的基础模型 scGPT 也在农业合成生物学中发挥着重要作用。AlphaFold 作为当下最先进的蛋白结构预测工具，可精确预测蛋白质的三维结构，改变蛋白质构象或互作模式，为设计更有效的途径酶提供理论依据<sup>[138]</sup>。scGPT 结合新兴的单细胞测序数据，在细胞类型注释方面显示出巨大的潜力<sup>[139]</sup>。例如，近期一项研究表明，科研人员利用 AlphaFold 设计了 *GmSWEET10a* 的新型同源基因 *GmSWEET10b* 单倍型，通过基因编辑定向增强了其糖转运能力，成功实现了大豆高油育种的目标<sup>[140]</sup>。

定向进化是一种通过模拟自然进化筛选突变文库的技术，广泛用于改良酶、抗体和生物传感器等功能蛋白，为合成生物学提供了高效的功能蛋白质改造策略。同时合成生物学的发展也为定向进化提供了技术支撑。例如，基因编辑技术和高通量筛选平台，显著提升了突变文库构建的效率和筛选的通量；同时，将人工智能应用于文库设计，为定向进化提供了新的策略和思路。定向进化广泛应用于农业生产，在病虫害防治、抗逆性提升、产量品质提升等方面展现出巨大潜力<sup>[141]</sup>。与此同时，人工智能和农业合成生物学的结合，还可以提高作物生产力，激发农业可持续发展的新思路。通过大数据集的整合，分析并预测作物性状、田间环境和种植策略，从而加速农业合成生物学的发展<sup>[142]</sup>。未来在作物管理、牲畜管理、水资源管理、土壤管理等方面都将依赖机器学

习与大数据技术的支持<sup>[143]</sup>。目前研究已经使用人工智能来分析基因组和环境数据,预测病虫害,优化基因表达,并增加工程作物的抗病性<sup>[144]</sup>。

随着合成生物技术与农业实践的不断结合,农业生产将向生态化和可持续化方向发展。例如,CRISPR-Cas9技术的成熟,显著提高了作物产量和抗逆性;利用工程策略可以增强作物营养成分;生物传感器技术的应用为精准农业提供了实时监测手段;基因回路设计可以提升植物环境对信号的响应能力,为智能农业系统奠定基础(图2)。下一步,我们将探讨合成生物学在农业领域中的具体应用。

## 4 农业应用领域

农业合成生物学的技术进步不仅可以实现粮食作物的生物强化,还可优化农业生产实践,在提升产量的同时保持作物的风味,从而推动农业的可持续发展<sup>[145]</sup>。农业合成生物学的进步涵盖了广泛应用,包括提高作物产量与资源利用率、增强抗逆性、强化作物营养、改善微生物互作等方面。

### 4.1 提高作物产量与资源利用率

合成生物学在作物性状改良方面展现巨大的潜力,尤其是在提升产量与资源利用率方面。首先,光合作用是植物生长和生物质生产的主要驱动力,通过改善光合作用提升作物的生物量积累和最终产量,从而有效应对碳达峰和碳中和的威胁问题。其次,通过氮同化效率提高资源利用率,对开展农药化肥减量行动推动绿色农业发展意义重大。

#### 4.1.1 优化固碳途径

(1) Rubisco工程 Rubisco是卡尔文循环中的关键酶,催化1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)和一个CO<sub>2</sub>羧化形成两分子的3-磷酸甘油酸(3PGA)。但是由于Rubisco催化效率极低,为了解决催化效率低的问题,研究人员已经探索了各种提高Rubisco性能的策略。其中,最直接的策略是将原有Rubisco用更高催化效率的变体替代<sup>[146]</sup>。例如将高

效的蓝藻酶成功取代烟草Rubisco<sup>[147]</sup>,将高效的红螺菌酶取代马铃薯的Rubisco<sup>[148]</sup>。但是这些高效酶的取代都需要高CO<sub>2</sub>的大气环境<sup>[149]</sup>,需要同时引入CO<sub>2</sub>浓缩机制(CCM)。另外,C<sub>4</sub>植物中的Rubisco通常比C<sub>3</sub>植物显示出更高的催化活性,Rubisco由八个大亚基(RbcL)和八个小亚基(RbcS)组成,研究人员将C<sub>4</sub>植物高粱的RbcS完全取代水稻RbcS,获得的杂交Rubisco使水稻表现出几乎与C<sub>4</sub>植物一样的催化特性<sup>[150]</sup>。替换RbcS不仅提高了水稻中Rubisco的催化效率,也增强了其在烟草和拟南芥中的功能<sup>[151]</sup>。

(2) CO<sub>2</sub>浓缩机制(CCM)引入植物 许多光合生物已经进化出CCM,衣藻的CCM是一种基于淀粉核(pyrenoid)的生物物理型CCM。淀粉核是叶绿体中由Rubisco通过液-液相分离(LLPS)形成的无膜微区室,包裹超过90%的Rubisco。其核心功能是通过主动运输和酶促反应在Rubisco周围富集CO<sub>2</sub>,减少光呼吸。Adler等<sup>[152]</sup>通过模型预测出衣藻CCM的引入可以提升植物的羧化效率和产量,探讨了衣藻CCM引入C<sub>3</sub>植物中的潜力。除此之外还有蓝藻CCM引入植物的研究,研究人员通过引入两个来自蓝藻的CO<sub>2</sub>运输和固定相关基因*Ictb*、*FBP/Sbpase*有效提高了水稻的光合能力和产量<sup>[153]</sup>。

另一个研究策略是将碳酸酐酶包封在羧酶体,可以提高周围的CO<sub>2</sub>水平,增强羧化作用,研究人员已经成功在烟草叶绿体中形成简化的羧酶体<sup>[154]</sup>。最近的研究更进一步在烟草叶绿体中形成形态正确的羧酶体<sup>[155]</sup>。这些研究为整个CCM机制工程化到叶绿体提供了概念证明。

(3) C<sub>4</sub>途径引入C<sub>3</sub>植物 C<sub>4</sub>途径涉及叶肉细胞和束鞘细胞的协调代谢。在该途径中,磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEP)启动叶肉细胞的CO<sub>2</sub>同化,产生的C<sub>4</sub>酸在束鞘细胞脱羧,从而完成完整的C<sub>4</sub>途径<sup>[156]</sup>。鉴于其优越的碳和水利用效率,研究人员一直期望C<sub>4</sub>途径的性状引入以增强C<sub>3</sub>植物光合作用效率<sup>[157]</sup>。水稻的C<sub>4</sub>项目激发了人们对C<sub>4</sub>引入的兴趣,涉及能量代谢和叶片结构学的深入研究,例如,增加叶脉密度<sup>[158]</sup>。有研究将尝试玉米酶纳入水稻,构建最小C<sub>4</sub>循环,虽然植株展现出PEP的通量增加,表明有效固定了CO<sub>2</sub>,但是没

有观察到明显的脱羧反应,说明C<sub>4</sub>循环并没有完全建立<sup>[159]</sup>。这表明,由于C<sub>4</sub>光合作用固有的复杂性,人工将其引入C<sub>3</sub>作物仍然存在重大挑战。

(4) 叶绿体引入光呼吸旁路 光呼吸会显著降低C<sub>3</sub>植物的碳同化效率,导致产量损失约30%甚至更高<sup>[160]</sup>。然而,单纯抑制光呼吸作用可能会干扰作物正常生长。因此,为了有效提高光合效率,目前的策略只能通过在植物叶绿体中引入多条光呼吸旁路来优化碳利用<sup>[161]</sup>。GOC支路的引入,使得马铃薯的生物量得到显著增加,并且通过多点实验证明了增产效果稳定。在水稻线粒体中构建诱导型光呼吸支路imGS,水稻产量得到增加,反映出光呼吸的减少和光合作用的增强<sup>[162]</sup>。携带GOC旁路的转基因水稻植株表现出光合效率生物量产量和氮含量的显著增加<sup>[42]</sup>。另外,烟草中已经引入三条光呼吸旁路途径:大肠杆菌乙醇酸分解代谢途径的五个基因;植物乙醇酸氧化酶和苹果酸合酶以及大肠杆菌过氧化氢酶途径;植物苹果酸合酶和绿藻乙醇酸脱氢酶途径。在替代途径中,乙醇酸代谢和光呼吸CO<sub>2</sub>释放发生在叶绿体中。与野生型相比,光呼吸旁路引入使得转基因烟草的生物量提高了约40%。

#### 4.1.2 优化固氮途径

固氮是农业改良的一个长期目标<sup>[35]</sup>。自然界中豆科植物已经与固氮细菌形成了密切的共生关系,人们希望以此改造谷物作物,使其能够自主固氮。例如Joyn Bio的固氮工程<sup>[163]</sup>就是希望固氮作用可以提高作物产量。目前有两种方式实现谷物作物的自主固氮。一方面,将固氮通路引入高等植物有望实现直接固氮。另一方面,人们将固氮细菌与豆科植物的共生关系创新性地引入目标植物,设计谷物和根际微生物的共生关系。为了实现植物本身直接固氮,已经有研究证实植物细胞中重建固氮酶的可行性<sup>[164]</sup>,因此研究人员在水稻<sup>[165]</sup>、玉米<sup>[166]</sup>、小麦<sup>[167]</sup>等谷物作物中尝试通过引入固氮途径,如引入固氮基因*nif* (*vnf/anf*)来实现作物的自主固氮。共生关系的引入已经广泛应用在作物中,包括水稻、大麦、玉米等。近年来,科学家为了在水稻中实现共生固氮,在其中表达了豆类特异性Nod信号受体蛋白*MtNFP*、*MtLYK3*和*LjLNP*引发了根部的生物反应,Nod信

号是结瘤因子(NF)激活的,是豆科植物中共生关系的关键。苜蓿和大麦的转基因植物和根际微生物间建立由SIA介导的跨界信号通路,可激活根系微生物群落的特定组分从而实现非豆类作物固氮的可能性<sup>[168]</sup>。近年来,研究人员为了优化玉米的固氮作用,从玉米根系分离出一株变形杆菌,并对该菌株进行基因组编辑,实现其在外源氮源存在的情况下固定和释放氮,验证了该菌株可以广泛应用于固定氮的粮食作物<sup>[169]</sup>。固氮途径的不断引入和根际微生物固氮作用的挖掘,必定会减少作物对化肥的依赖,同时保护农业环境的健康。

## 4.2 抗性

抗性方面,合成生物学在农业领域同样取得了显著进展。植物面临的逆境包括生物胁迫和非生物胁迫,通过开发出能应对恶劣环境和病虫害的作物,不仅有助于提高作物产量,还可以减少化学农药和杀虫剂的使用,间接扩大可耕地面积,从而有效推进农业生态系统的可持续发展。

### 4.2.1 生物胁迫

细菌、真菌、病毒、害虫等生物胁迫是全球作物减产的重要原因。生物胁迫导致作物产量下降、经济损失甚至威胁粮食安全。尽管农药和杀虫剂的使用提高了作物的产量,但其反复使用对农业生态系统和人类健康造成压力。合成生物学为设计具有这些胁迫抗性的作物提供了强大的工具,可以在保证产量的同时减少作物对化学农药的依赖<sup>[170]</sup>。目前有三种方法来应对生物胁迫:

①设计植物来表达抗菌肽(AMP)。AMP是可以抑制或杀死多种病原体的小蛋白质,主要存在于生物体的先天免疫系统中<sup>[171]</sup>。AMP对很多农业病原体的防御作用已经确立,包括镰刀菌和葡萄孢菌<sup>[172]</sup>,通过将编码AMP的基因引入植物基因组,研究人员可以创造具有内在抗感染能力的作物<sup>[173]</sup>。目前,在烟草<sup>[174]</sup>、谷物种子<sup>[175]</sup>、大麦<sup>[176]</sup>、水稻种子<sup>[177]</sup>中进行AMP的积累,有效提高了作物的抗菌能力。

②利用RNA干扰(RNAi)机制来沉默病原体相关基因。RNAi是增强作物抗病性的另一个工具,通过引入能够表达RNAi结构的基因,研究人

员可以创造出有效沉默病原体中关键基因的作物,例如通过在拟南芥和大麦表达 *CYP3RNA*, 靶向镰刀菌的3个 *CYP51* 基因, 成功防止镰刀菌引起的赤霉病<sup>[178]</sup>。还有通过靶向灰霉病菌的特定基因序列, 草莓RNAi系统成功实现了对病原菌的有效抑制, 提高了草莓果实品质和抗病性, 同时避免了化学农药残留问题<sup>[179]</sup>。此外, RNAi机制可以靶向对害虫至关重要的基因来对抗害虫, 为化学杀虫剂提供了一种环保的替代品, 研究人员开发RNAi的递送系统, 增强昆虫口服dsRNA的摄取率, 为靶向鳞翅目昆虫的 *up56* 基因的抗性作物提供新工具<sup>[172]</sup>。

③产生针对病原体的次级代谢产物。植物自然产生多种具有抗菌特性的次级代谢产物, 可以表现病原体抗性, 这一机制被称为代谢物介导的免疫<sup>[180]</sup>。通过合成生物学的代谢途径策略, 引入或优化作物中抗菌化合物或杀虫化合物的生物合成途径, 可以使植物产生针对相应病原体的抗菌化合物<sup>[181]</sup>。例如将杭菊中除虫菊酯的合成途径进行优化, 实现了菊醇和菊醇苷的显著积累, 并减少了蚜虫的繁殖<sup>[182]</sup>。

#### 4.2.2 非生物胁迫

干旱、盐碱、高温等非生物胁迫给农业生产带来巨大损失<sup>[183]</sup>。尤其干旱胁迫对粮食安全构成重大威胁。利用合成生物学工具对代谢途径进行设计和修改, 以培育出耐旱性增强的作物已成为当前的研究重点方向<sup>[184]</sup>。在干旱条件下, 植物会激活相关基因以触发自然保护性反应, 例如通过积累渗透性保护剂维持离子稳态, 以及减轻氧化损伤以保持细胞功能。这一过程涉及复杂的基因调控网络, 目前已有多个关键基因被克隆并经过改造, 从而实现作物抗旱性的提升<sup>[185]</sup>。目前应对干旱的研究可以大致分为三个设计角度:

①改造参与渗透保护的蛋白提高作物适应气候变化的压力。水通道蛋白(AQP)已经在提高作物的抗旱性方面得到很好的应用, *OsRINGzf1* 在水稻中的过表达, 可以通过促进 *OsPIP2;1* 蛋白的降解来提高水稻的保水能力, 从而提高作物抗旱性<sup>[186]</sup>。在玉米<sup>[187]</sup>、香蕉<sup>[188]</sup>、油菜<sup>[189]</sup>中也利用相似的途径设计实现了植物抗旱性的提高。

②利用设计抗旱途径基因提高植物的抗旱性。

设计抗旱响应基因的转录因子可以有效提高植物的抗旱性, 研究人员将基于11个大豆响应干旱基因的顺式调控元件与最小35S启动子和合成内含子序列融合, 设计并验证了6个根系特异干旱诱导型合成启动子, 随后在大豆毛状根和拟南芥中测试了它们在干旱胁迫下驱动GUS报告基因的表达能力。研究表明, 以特定方式设计的根特异性干旱诱导合成启动子在培育耐旱作物方面有巨大潜力。这项工作强调了优化顺式元件的间距、拷贝数和取向性对于在特定组织中实现精确、高效的干旱诱导基因表达的重要性, 为开发大豆和其他作物的抗旱性提供了合成生物学工具。渗透保护剂是一类帮助植物耐受非生物渗透胁迫的重要化合物, 如脯氨酸、甜菜碱和海藻糖, 外源添加有助于在胁迫条件下维持细胞渗透作用和细胞膜形态<sup>[190]</sup>。改造植物表达渗透保护剂有利于植物在不利条件下维持生理稳态。合成生物学方法还可以工程化调控植物产生渗透保护剂, 从而提高植物的抗旱性。

③调节气孔帮助水分的保存。气孔是叶片表面的小开口, 通过蒸腾作用控制气体交换和水分流失。调节气孔也是关键的抗旱策略, 合成生物技术可以用于设计气孔行为, 减少干旱期间的水分流失, 增强作物的抗旱性。研究人员通过改变气孔孔径或气孔导度来增加作物的抗旱性, 例如番茄<sup>[191]</sup>和玉米<sup>[187]</sup>中的研究表明, 此策略能够有效减少水分流失。总而言之, 合成生物学为开发耐旱性增强的工程作物提供了多功能且强大的工具。通过设计代谢途径相关基因、改造渗透胁迫响应以及调控气孔行为, 可以培育在干旱易发环境中表现优异的植物。这些进展不仅有助于保障粮食安全, 也为应对气候变化和水资源日益短缺提供了可持续的农业解决方案<sup>[192]</sup>。

### 4.3 作物营养强化

在自然灾害频发和生态环境压力巨大的背景下, 人口增长和营养需求对农产品供给能力带来了巨大压力。由此引发的隐性饥饿问题对生命健康构成威胁, 全球约有一半的学前儿童受其影响<sup>[193]</sup>。合成生物学为缓解这一营养问题提供了新

的路径。通过代谢工程和基因改造，作物中多种营养成分已得到有效改善（图3），包括维生素、微量元素、蛋白质和其他植物性营养素（如花青素、类胡萝卜素和脂肪酸）有助于消除人们因为饮食中营养成分的缺乏而造成的隐性饥饿。

#### 4.3.1 维生素

维生素是维持人体正常生理功能必需的有机化合物，几乎所有维生素均可通过植物生物强化策略在作物中实现。维生素A在增强视力和免疫力等方面具有重要作用，已经通过代谢途径强化和育种策略在木薯<sup>[194]</sup>和甘薯<sup>[195]</sup>实现其含量的提高。B族维生素的缺乏与心血管疾病、糖尿病、神经系统疾病有关。同时过表达拟南芥的*PDX1.1*和*PDX2*，使木薯中维生素B<sub>6</sub>浓度增加了4倍<sup>[196]</sup>；过表达*GTPCHI*、*ADCS*、*HPPK/DHPS*和*FPGS*，使马铃薯块茎中维生素B<sub>6</sub>含量增加了12倍<sup>[197]</sup>。维生素C（抗坏血酸）是植物细胞中最丰富的水溶性抗氧化剂，其生物强化主要是半乳糖途径中的合成基因，尤其是途经限速酶GGP（GDP半乳糖磷酸化酶）和GME（GDP甘露糖差向异构酶）<sup>[198]</sup>。在马铃薯<sup>[34]</sup>、烟草<sup>[199]</sup>和水稻<sup>[200]</sup>中过表达GGP，在拟南芥<sup>[201]</sup>、番茄<sup>[202]</sup>和水稻<sup>[203]</sup>中过表达

GME，均使维生素C显著增加。维生素D<sub>3</sub>是维持肌肉、骨骼和免疫系统健康的营养物质，皮肤细胞中7-脱氢胆固醇（7-DHC）转变为维生素D<sub>3</sub>依赖于阳光中的紫外线。最近研究表明，通过简单敲除*SI7-DR2*实现维生素D<sub>3</sub>的前体物质7-DHC的积累，*SI7-DR2*基因负责将7-DHC转化为胆固醇，将基因编辑的番茄暴露在紫外线下，叶片和果实产生维生素D<sub>3</sub>达到约200 μg/g DW和0.3 μg/g DW<sup>[204]</sup>。维生素E是一种脂溶性维生素，在马铃薯中过表达拟南芥的*At-HPT*和*At-γ-TMT*基因，使转基因马铃薯的维生素E含量显著增加<sup>[205]</sup>。作物中维生素的强化，可以有效应对全球人口增加的问题。

#### 4.3.2 微量元素

微量元素缺乏是全球性的营养问题，尤其是铁和锌的不足，对人体健康影响显著。为此，研究者通过调控植物体内矿物质的吸收、转运和储存相关代谢途径，实现了在可食用部分中提高铁和锌含量的作物生物强化。已有多项研究致力于提高作物中的微量元素含量。例如，水稻胚乳中协同表达拟南芥*IRT1*和*NASI*基因与小麦的*FER*基因，使水稻胚乳中锌和铁的含量高达33.17 μg/g DW和10.46 μg/g DW<sup>[206]</sup>。

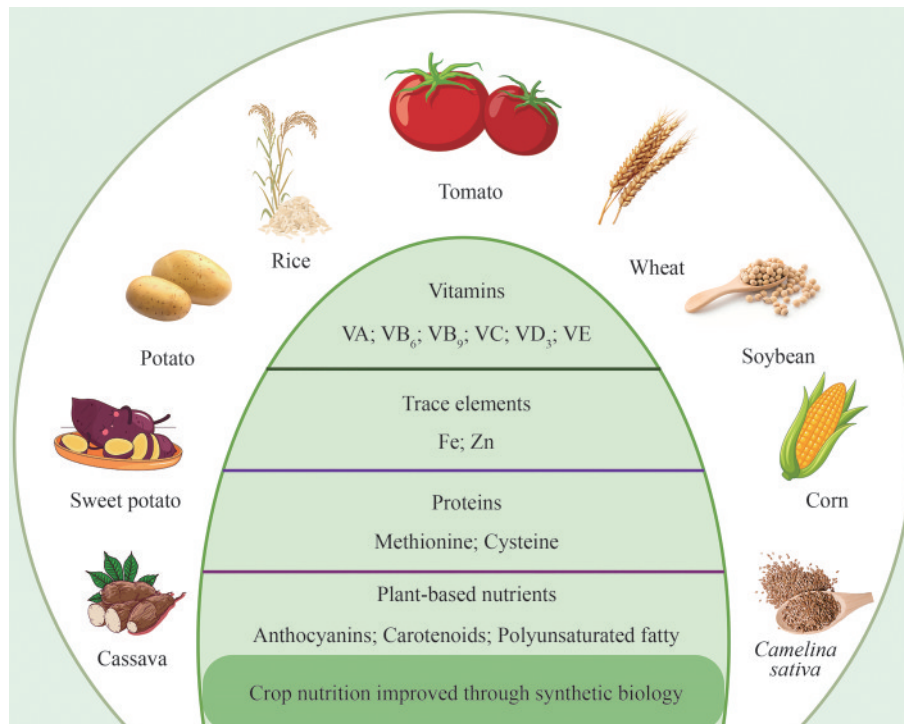


图3 通过合成生物学改善作物营养

Fig. 3 Improvement of crop nutrition through synthetic biology

木薯中表达拟南芥铁转运蛋白基因 *IRT1* 和铁蛋白 *FER1* 使转基因木薯铁含量提高了7~8倍, 锌含量提高了3~10倍<sup>[207]</sup>。小麦中过表达两个关键基因, 胚乳特异性表达的铁转运蛋白基因 *VIT2-D* 和水稻烟碱胺合成酶基因 *NAS2*, 显著增加了小麦中锌的总含量, 并且磨白面粉中的铁含量也得以增加<sup>[208]</sup>。通过生物强化提高作物中的微量元素浓度, 可以有效解决营养不良的问题。

#### 4.3.3 蛋白质

豆类作物是植物蛋白的重要来源, 但通常缺乏足够水平的含硫氨基酸, 如蛋氨酸和半胱氨酸。要改善这一问题, 首先需深入理解种子中贮藏蛋白吸收和运输硫和氮的机理。再结合转基因策略, 例如“推拉策略”, 以在提升蛋白质含量的同时优化氨基酸组成, 实现营养质量与数量的平衡<sup>[209]</sup>。例如, 大豆中过表达ATP硫化酶基因有效捕获了细胞质中游离的硫酸盐, 使细胞的蛋氨酸和半胱氨酸含量分别提高了15%~19%和37%~52%<sup>[210]</sup>。另外, 主要作物包括水稻、玉米和小麦通常蛋白含量较低, 通过代谢工程可以有效提高主要作物中的蛋白质含量。例如, 玉米中 *THP9* 基因的克隆和过表达显著提高了玉米籽粒的蛋白含量<sup>[211]</sup>。水稻中参与氮代谢途径关键基因 *OsASN1* 的过表达提高了水稻籽粒蛋白质含量<sup>[212]</sup>。面对现代人口的增加, 营养需求愈发严峻, 开发以植物为基础的动物蛋白替代品是科研人员解决营养问题的一个关键方向。

#### 4.3.4 其他植物性营养素

花青素、类胡萝卜素和多不饱和脂肪酸等营养物质在人体中有抗炎、抗氧化和抗衰老等重要作用。花青素作为一种天然植物色素, 其生物强化已经在番茄<sup>[86]</sup>、水稻<sup>[64]</sup>和玉米<sup>[213]</sup>中得以实现, 其中番茄中的花青素的生物强化研究最为集中<sup>[214]</sup>。类胡萝卜素强化的典型例子是设计强化 $\beta$ -胡萝卜素生物合成途径产生的黄金大米, 通过将八氢番茄红素合酶 (*psy*) 和八氢番茄红素去饱和酶 (*crtI*) 引入水稻基因组, 增加水稻胚乳中 $\beta$ -胡萝卜素合成含量, 从而产生黄色的水稻胚乳<sup>[215]</sup>。除此之外, 多不饱和脂肪酸中的 $\omega$ -3脂肪酸对人体健康发育至关重要, 尤其是二十碳五烯酸 (EPA) 和二十二碳六烯酸 (DHA), 然而植物性饮食缺乏

EPA 和 DHA, 因此科学家通过引入非天然脂肪酸的生物合成途径, 改变作物可食用部分的植物油结构。例如, 研究人员通过DBTL周期迭代, 在亚麻荠中设计了EPA和DHA通路, 成功改变了种子脂肪酸的组成<sup>[216]</sup>。未来的研究中有必要在作物中进行针对性的生物强化, 来间接改善人体营养结构。

#### 4.4 微生物互作

与植物相关的微生物工程在农业领域展现出巨大的潜力。微生物不仅可以替代部分化肥, 通过固氮、溶磷及分泌植物激素等途径提升作物生产力和营养价值, 而且为可持续农业提供了新策略。在固氮方面, 根瘤菌能够将大气氮转化为植物可利用的氨态氮。通过不同菌种间固氮基因簇 (*nif* gene cluster) 的转移与定向改造, 可实现谷类作物高氮通量, 从而显著降低氮肥投入成本<sup>[217]</sup>。在溶磷方面, 土壤中的磷通常以不溶性形式存在, 难以被植物吸收, 一些土壤微生物可以利用天然土壤植酸盐库释放植物可用磷酸盐, 作为昂贵且对环境有害的磷肥的生物替代品<sup>[218]</sup>。另外, 许多植物相关的微生物可以合成植物激素, 如生长素、乙烯和细胞分裂素, 这些激素具有调节植物生长发育的作用。例如, 调节植物生长发育的吲哚乙酸 (IAA) 已经在芽孢杆菌<sup>[219]</sup>和根细菌JMP134<sup>[220]</sup>中得到产量的提高, 为微生物代替化肥提供依据。还有细胞分裂素<sup>[221]</sup>、脱落酸和赤霉素<sup>[222]</sup>在微生物中的相关分离研究, 对将来微生物作为肥料的研究做出铺垫。

许多微生物被分离出来并广泛应用为生物农药或生物防治剂。例如, 伯克霍尔德氏菌 (*Burkholderia ambifaria*) 为有效的生物防治剂, 能够产生葱假胞素 (cepacin A) 来抑制植物病原菌<sup>[223]</sup>。植物毒素 Thaxtominzai 作为商业除草剂已经实现工程化菌种的高产<sup>[224]</sup>。对香蕉的关键内生菌中脱氨酶进行改造, 使其产生更多抗菌物质, 促进了香蕉植株对枯萎病的抗性<sup>[225]</sup>, 展示了微生物工程在生物防治中的作用。

除了针对植物相关微生物的改造, 设计植物和有益微生物之间的共生关系, 可以增强植物营

养吸收、生长和对病原体的抵抗力，随着高通量测序技术和计算工具的进步，研究人员开发了各种微流体平台用于微生物生长和代谢的实时成像或高通量表型分析<sup>[226]</sup>。一种名为根菌作用跟踪系统（tracking root interactions system）的微流体平台的开发，可以实现复杂的根际微环境的实时监测<sup>[227]</sup>，还有很多其他的平台，如kChip平台的开发，可以快速、大规模、自下而上地构建和筛选合成微生物群落<sup>[228]</sup>；EcoFABs标准化人工生态系统的开发，可以在理想环境下进行植物与微生物的动态监测<sup>[229]</sup>。这些技术的开发能够更深入地解析植物微生物互作的分子机制，从而构建具有特定功能的合成微生物菌落。除了对微生物环境的监测和构建，也可以对植物进行设计，产生特定的化合物来吸引有益微生物或阻止有害微生物，这有待科研人员的探索。微生物互作的工程优化，可以调节土壤微生物环境，减少无机肥料的使用，从而保护土壤健康。

## 5 农业合成生物学发展面临的挑战

合成生物学为现代化农业的精准发展提供了有力工具。但其发展仍面临诸多挑战，特别是在技术瓶颈、生物安全以及伦理争议等方面。技术发展受到多方面限制，其中，复杂性状的精准调控是一个重要难题。植物生命周期较长，具有多细胞生物的固有复杂性和转基因引入的局限性<sup>[230]</sup>，并且植物易暴露于不同的外部信号中，基因表达的组织特异性以及时空变化增加了进一步的挑战，因此使得预测建模复杂多变<sup>[147]</sup>。不同作物底盘的标准元件库的构建也是农业合成生物学的一个重要制约因素。目前的元件库大多基于模式植物（如拟南芥、烟草等），在非模式作物中的功能表现可能存在差异。由于不同作物的遗传背景差异较大，统一构建适用于多种作物的标准元件库面临很大的挑战，这就限制了不同作物之间标准化模块化的适用性<sup>[231]</sup>。另外，遗传转化工具兼容性不足也限制了技术的广泛应用。尤其是非模式植物，需要针对性地开发遗传转化体系，限制了合成生物学工具的广泛应用。同时基因表达有很多不可预测性，途径改造面临脱靶或递送效

率低的问题<sup>[232]</sup>。最后，从实验室到田间的性能衰减是另一个技术难题。例如，某些合成遗传回路在受控环境下表现优异，但在自然环境中由于温度、湿度和病虫害等多重因素的影响，其稳定性和效率显著降低。

合成生物学在农业中的广泛应用也伴随着潜在的生态与生物安全风险，这些风险可能对生态系统造成不可逆的影响。其中，基因漂流是最受关注的问题之一，合成元件可能通过花粉传播，进入野生种群，导致非靶标物种的基因污染<sup>[233]</sup>。此外，工程微生物逃逸也是潜在风险之一。虽然工程菌在土壤中发生基因水平转移概率较低，但其长期生态影响尚不明确，可能对生态系统造成潜在威胁<sup>[234]</sup>。最后，合成生物技术可能对生态系统产生扰动，通过改变植物-微生物互作网络，可能间接影响土壤健康和生物多样性。这些风险要求在技术开发和推广过程中采取严格的生物安全保障措施，以最大限度地降低对自然生态系统的潜在威胁。

合成生物学的应用不仅涉及技术和生物安全风险的挑战，还引发了深刻的伦理与监管争议。尤其是合成生命体成为公众讨论的核心议题之一。设计和改造生命体可能触及人类伦理底线，冲击自然发展规律，尤其涉及高等生物或复杂生态系统时。此外，现有法规框架滞后于技术发展速度，法规不确定性不仅阻碍了技术创新，还可能导致技术滥用或不当应用<sup>[235]</sup>。例如，美国依托1986年出台的《生物技术管理协调框架》，建立了多部门协同的全链条监管机制，并制定了一系列的安全指南和监管措施。尽管美国在合成生物学监管方面做出了很多努力，但部分政策相对滞后，难以完全适应新兴技术的发展需求；欧盟则沿用转基因生物（GMO）的监管体系，以《转基因生物管理条例》为基础，制定了一系列指令，但由于监管较为分散，各成员国还需根据自身情况制定符合本国国情的行为准则；我国合成生物学研究发展迅速，相关监管制度正在逐步完善。虽然我国已制定了一系列规范制度，2020年出台的《生物安全法》也进一步健全了风险防控机制，但未来仍需针对合成生物学领域制定更加完善的法律法规<sup>[236]</sup>。因此，未来需要建立更加完善的伦理框架

和监管机制，以积极的态度寻找解决问题的方案。平衡技术创新与社会发展之间的关系，确保合成生物学在农业领域的可持续发展。

## 6 未来展望

由于植物生命周期长、基因组复杂、代谢调控机制复杂，目前农业合成生物学的发展仍然缓慢。随着全球气候变暖和极端天气的频繁发生，迫切需要合成生物学新型技术在农业领域的实际应用和产业转化。合成生物学在未来农业中的应用聚焦在几个重要领域，包括提高作物产量和品质、保护土壤生态环境和生产高价值营养物质。首先，通过合成生物学的方法，科学家已经对现有的光合系统进行改造和优化，例如优化 Rubisco 等光合酶，构建新的光呼吸旁路，将  $C_4$  植物的光合途径引入  $C_3$  植物来提高作物光能利用效率，从而大幅提高作物产量。随着合成生物学工具的不断发展，科学家们一直努力突破自然光合作用的效率极限。除了对作物已有的光合系统进行优化和修饰外，有研究初步探索利用基因组重建的方案加快烟草和大豆光保护的恢复，在田间试验中，大豆的产量提高了 33%，从理论上讲，未来将这个技术可以转移到更多作物，用来提高主流作物的光合效率和作物生产力<sup>[237]</sup>。科学家通过合成生物学工具达到对土壤的保护效果。例如引入固氮机制，不仅可以提高作物产量，还可以减少肥料的使用。通过构建人工菌群，研究人员能够定向优化土壤微生物群落结构，增强土壤的轮作能力。另外，合成生物学在气候变化适应性作物开发中展现出巨大潜力。未来可以设计耐高温或耐盐碱的作物，帮助农业应对极端气候条件下的挑战，通过基因编辑和合成生物技术，培育对高温、干旱或盐碱环境有很强适应能力的作物，从而扩大可耕地面积，缓解粮食安全压力。同时，合成生物学与循环农业的结合也为可持续发展提供了新思路。未来可以利用工程微生物处理农业废弃物，将其转化为有机肥料或生物能源，实现资源的高效循环利用，进而减少农业对环境的影响。另外，创新性的新型材料开发可以开辟精准土壤保护的新路径。例如，自修复型生物膜有望根据土壤养

分状况自动释放肥料，有望用于耕作实现化肥施用率的降低<sup>[238]</sup>。最后，科学家还尝试各种工程策略来生产植物来源的保健品，例如水稻种子生物反应器可生产具有成本效益的重组人血清白蛋白，此重组蛋白具有与血浆来源的蛋白一致的生理生化特征和免疫性<sup>[239]</sup>。此外，植物可以积累乳铁蛋白、胶原蛋白和血红蛋白，这些营养物质可以满足人类对植物蛋白相关食物的需求，是一个巨大的市场。这些突破方向不仅体现了合成生物学的技术前沿性，也为未来农业的产业化发展提供了更多可能性。

合成生物学在农业中的未来发展将更加依赖于多学科技术的深度融合，学科融合有望为科技发展开辟新的道路，人工智能驱动的数字孪生模型正在成为精准农业的核心工具，通过整合组学数据和环境变量预测植物-微生物互作网络，优化农业生产决策。例如，利用机器学习算法模拟作物生长过程，可提前发现潜在病害风险并动态调整管理策略，从而显著减少培育成本，提高作物生产效率。与此同时，人工智能与 DBTL 平台的结合正在加速研发流程，使得基因回路设计和生物传感器元件的筛选周期缩短，缩短育种周期。还有田间自动化监测技术和高通量表型筛选技术的应用也体现了人工智能与农业现代化的密不可分。这些技术融合趋势不仅提升了资源利用效率，还为实验室到田间的有效转化奠定了坚实基础，对标绿色可持续的现代化农业目标。除了与人工智能的深度融合，还有更多的学科需要融合，包括生物学、工程学、信息学等学科的深度交叉。农业合成生物学的发展需要以更开放的姿态构建创新共同体，打破学科壁垒，弥合产学研断层，推动基础研究、技术开发与商业应用的有机衔接。

随着合成生物学在农业中的广泛应用，建立完善的政策与治理体系已成为当务之急。首先，生物安全监管网络的建设至关重要。通过跨国协作监测基因漂流、工程微生物逃逸等潜在风险，可以及时识别并避免生态环境中不可逆的影响。其次，应将公众参与式治理模式纳入政策制定框架。通过科普教育、公众咨询和社会讨论，增进社会对合成生物学的理解与接受度，有助于缓解伦理争议和技术推广阻力。最后，未来的政策与

治理需在技术创新与风险管控之间取得平衡，以推动合成生物学在农业领域的健康可持续发展。总体而言，合成生物学是实现智能化、生态化农业的重要驱动力量，只有我们对自然规律深刻理解并巧妙运用，才能在保护生态环境的同时为人类社会提供更加可持续的粮食安全保障。

### 参 考 文 献

- [1] LUCIDO A, BASALLO O, MARIN-SANGUINO A, et al. Multiscale mathematical modeling in systems biology: a framework to boost plant synthetic biology[J]. *Plants*, 2025, 14(3): 470.
- [2] KE J, WANG B, YOSHIKUNI Y. Microbiome engineering: synthetic biology of plant-associated microbiomes in sustainable agriculture[J]. *Trends in Biotechnology*, 2021, 39(3): 244-261.
- [3] 张博, 马永硕, 尚轶, 等. 植物合成生物学研究进展[J]. *合成生物学*, 2020, 1(2): 121-140.  
ZHANG B, MA Y S, SHANG Y, et al. Recent advances in plant synthetic biology[J]. *Synthetic Biology Journal*, 2020, 1(2): 121-140.
- [4] BROPHY J A N, MAGALLON K J, DUAN L N, et al. Synthetic genetic circuits as a means of reprogramming plant roots[J]. *Science*, 2022, 377(6607): 747-751.
- [5] ZHANG X N, LIU C L, DAI J B, et al. Enabling technology and core theory of synthetic biology[J]. *Science China Life Sciences*, 2023, 66(8): 1742-1785.
- [6] DOUDNA J A, CHARPENTIER E. The new frontier of genome engineering with CRISPR-Cas9[J]. *Science*, 2014, 346(6213): 1258096.
- [7] TIAN Y S, WANG B, PENG R H, et al. Enhancing carotenoid biosynthesis in rice endosperm by metabolic engineering[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(5): 849-851.
- [8] XIONG D L. Perspectives of improving rice photosynthesis for higher grain yield[J]. *Crop and Environment*, 2024, 3(3): 123-137.
- [9] 燕永亮, 田长富, 杨建国, 等. 人工高效生物固氮体系创建及其农业应用[J]. *生命科学*, 2021, 33(12): 1532-1543.  
YAN Y L, TIAN C F, YANG J G, et al. Establishment of artificial efficiency biological nitrogen fixation system and its agricultural application[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2021, 33(12): 1532-1543.
- [10] 潘明慧, 杨雪, 杜国忠, 等. 合成生物学助力链霉菌天然产物农药创制与产业化[J]. *植物保护*, 2023, 49(5): 371-389.  
PAN M H, YANG X, DU G Z, et al. The exploitation and bio-manufacture of natural product pesticides from *Streptomyces* by synthetic biology[J]. *Plant Protection*, 2023, 49(5): 371-389.
- [11] GARDNER T S, CANTOR C R, COLLINS J J. Construction of a genetic toggle switch in *Escherichia coli*[J]. *Nature*, 2000, 403(6767): 339-342.
- [12] YE X, AL-BABILI S, KLÖTI A, et al. Engineering the provitamin A (beta-carotene) biosynthetic pathway into (carotenoid-free) rice endosperm[J]. *Science*, 2000, 287(5451): 303-305.
- [13] BHULLAR S, CHAKRAVARTHY S, ADVANI S, et al. Strategies for development of functionally equivalent promoters with minimum sequence homology for transgene expression in plants: cis-elements in a novel DNA context versus domain swapping[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132(2): 988-998.
- [14] ENGLER C, KANDZIA R, MARILLONNET S. A one pot, one step, precision cloning method with high throughput capability[J]. *PLoS One*, 2008, 3(11): e3647.
- [15] ENGLER C, GRUETZNER R, KANDZIA R, et al. Golden Gate shuffling: a one-pot DNA shuffling method based on type II restriction enzymes[J]. *PLoS One*, 2009, 4(5): e5553.
- [16] AMOS M. Population-based microbial computing: a third wave of synthetic biology?[J]. *International Journal of General Systems*, 2014, 43(7): 770-782.
- [17] FISHER A K, FREEDMAN B G, BEVAN D R, et al. A review of metabolic and enzymatic engineering strategies for designing and optimizing performance of microbial cell factories[J]. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 2014, 11(18): 91-99.
- [18] LU X F, VORA H, KHOSLA C. Overproduction of free fatty acids in *E. coli*: implications for biodiesel production[J]. *Metabolic Engineering*, 2008, 10(6): 333-339.
- [19] CONG L, RAN F A, COX D, et al. Multiplex genome engineering using CRISPR/Cas systems[J]. *Science*, 2013, 339(6121): 819-823.
- [20] SHAN Q W, WANG Y P, LI J, et al. Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system[J]. *Nature Biotechnology*, 2013, 31(8): 686-688.
- [21] CHAN A N, WANG L L, ZHU Y J, et al. Identification through fine mapping and verification using CRISPR/Cas9-targeted mutagenesis for a minor QTL controlling grain weight in rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(1): 327-337.
- [22] JARVIS D E, HO Y S, LIGHTFOOT D J, et al. The genome of *Chenopodium quinoa*[J]. *Nature*, 2017, 542(7641): 307-312.
- [23] ZIMIN A V, PUIU D, HALL R, et al. The first near-complete assembly of the hexaploid bread wheat genome, *Triticum aestivum*[J]. *GigaScience*, 2017, 6(11): 1-7.
- [24] YU W C, YAU Y Y, BIRCHLER J A. Plant artificial chromosome technology and its potential application in genetic engineering[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(5):

- 1175-1182.
- [25] XU C H, BIRCHLER J A. Editorial: Plant artificial chromosomes: progress and perspectives[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1290386.
- [26] RAVIKUMAR S, BAYLON M G, PARK S J, et al. Engineered microbial biosensors based on bacterial two-component systems as synthetic biotechnology platforms in bioremediation and biorefinery[J]. *Microbial Cell Factories*, 2017, 16(1): 62.
- [27] ARACIC S, MANNA S, PETROVSKI S, et al. Innovative biological approaches for monitoring and improving water quality[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 826.
- [28] NEETHIRAJAN S, RAGAVAN V, WENG X, et al. Biosensors for sustainable food engineering: challenges and perspectives [J]. *Biosensors*, 2018, 8(1): 23.
- [29] 刘华梅, 许国建. 微生物农药苏云金杆菌 G033A[J]. *农药科学与管理*, 2018, 39(4): 59-60.
- LIU H M, XU G J. Microbial pesticide *Bacillus thuringiensis* G033A[J]. *Pesticide Science and Administration*, 2018, 39(4): 59-60.
- [30] 王晓梅, 李辉尚, 杨小薇. 全球农业合成生物学发展现状及对中国的启示[J]. *农业展望*, 2023, 19(4): 71-76.
- WANG X M, LI H S, YANG X W. Development status of global agricultural synthetic biology and its enlightenment to China[J]. *Agricultural Outlook*, 2023, 19(4): 71-76.
- [31] WALTZ E. GABA-enriched tomato is first CRISPR-edited food to enter market[J]. *Nature Biotechnology*, 2022, 40(1): 9-11.
- [32] PAINE J A, SHIPTON C A, CHAGGAR S, et al. Improving the nutritional value of Golden Rice through increased provitamin A content[J]. *Nature Biotechnology*, 2005, 23(4): 482-487.
- [33] ANTUNES M S, MOREY K J, SMITH J J, et al. Programmable ligand detection system in plants through a synthetic signal transduction pathway[J]. *PLoS One*, 2011, 6(1): e16292.
- [34] BULLEY S, WRIGHT M, ROMMENS C, et al. Enhancing ascorbate in fruits and tubers through over-expression of the L-galactose pathway gene GDP-L-galactose phosphorylase[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2012, 10(4): 390-397.
- [35] ROGERS C, OLDROYD G E D. Synthetic biology approaches to engineering the nitrogen symbiosis in cereals[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(8): 1939-1946.
- [36] RUIZ-LOPEZ N, HASLAM R P, NAPIER J A, et al. Successful high-level accumulation of fish oil omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids in a transgenic oilseed crop [J]. *The Plant Journal*, 2014, 77(2): 198-208.
- [37] WANG B, KASHKOOLY A B, SALLETS A, et al. Transient production of artemisinin in *Nicotiana benthamiana* is boosted by a specific lipid transfer protein from *A. annua*[J]. *Metabolic Engineering*, 2016, 38: 159-169.
- [38] NONAKA S, ARAI C, TAKAYAMA M, et al. Efficient increase of  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) content in tomato fruits by targeted mutagenesis[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 7057.
- [39] PERCHLIK M, TEGEDER M. Improving plant nitrogen use efficiency through alteration of amino acid transport processes [J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(1): 235-247.
- [40] ZHU Q L, ZENG D C, YU S Z, et al. From golden rice to aSTARice: bioengineering astaxanthin biosynthesis in rice endosperm[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(12): 1440-1448.
- [41] SOUTH P F, CAVANAGH A P, LIU H W, et al. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field[J]. *Science*, 2019, 363(6422): eaat9077.
- [42] SHEN B R, WANG L M, LIN X L, et al. Engineering a new chloroplastic photorespiratory bypass to increase photosynthetic efficiency and productivity in rice[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(2): 199-214.
- [43] LIN Q P, ZONG Y, XUE C X, et al. Prime genome editing in rice and wheat[J]. *Nature Biotechnology*, 2020, 38(5): 582-585.
- [44] ROELL M S, SCHADA VON BORZYKOWSKI L, WESTHOFF P, et al. A synthetic C<sub>4</sub> shuttle via the  $\beta$ -hydroxyaspartate cycle in C<sub>3</sub> plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(21): e2022307118.
- [45] HONG B K, GRZECH D, CAPUTI L, et al. Biosynthesis of strychnine[J]. *Nature*, 2022, 607(7919): 617-622.
- [46] MARTIN L B B, KIKUCHI S, REJZEK M, et al. Complete biosynthesis of the potent vaccine adjuvant QS-21[J]. *Nature Chemical Biology*, 2024, 20(4): 493-502.
- [47] WU H X, YANG J H, SHEN P J, et al. High-level production of indole-3-acetic acid in the metabolically engineered *Escherichia coli*[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69(6): 1916-1924.
- [48] ZHANG Y, CHIU T Y, ZHANG J T, et al. Systematical engineering of synthetic yeast for enhanced production of lycopene[J]. *Bioengineering*, 2021, 8(1): 14.
- [49] ZHANG Y, YUAN M D, WU X X, et al. The construction and optimization of engineered yeast chassis for efficient biosynthesis of 8-hydroxygeraniol[J]. *mLife*, 2023, 2(4): 438-449.
- [50] ZHU Y, LI J X, PENG L Y, et al. High-yield production of protopanaxadiol from sugarcane molasses by metabolically engineered *Saccharomyces cerevisiae*[J]. *Microbial Cell Factories*, 2022, 21(1): 230.
- [51] TAN G Y, DENG K H, LIU X H, et al. Heterologous biosynthesis of spinosad: an omics-guided large polyketide

- synthase gene cluster reconstitution in *Streptomyces*[J]. ACS Synthetic Biology, 2017, 6(6): 995-1005.
- [52] WANG Q, BAO T, HU M K, et al. Efficient acetoin production in *Bacillus subtilis* by multivariate modular metabolic engineering with spatiotemporal modulation[J]. ACS Sustainable Chemistry & Engineering, 2025, 13(5): 1927-1936.
- [53] SABATE R, DE GROOT N S, VENTURA S. Protein folding and aggregation in bacteria[J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2010, 67(16): 2695-2715.
- [54] TIAN Y, KONG L Z, LI Q, et al. Structural diversity, evolutionary origin, and metabolic engineering of plant specialized benzyloisoquinoline alkaloids[J]. Natural Product Reports, 2024, 41(11): 1787-1810.
- [55] SUN Q Y, DING L W, LOMONOSSOFF G P, et al. Improved expression and purification of recombinant human serum albumin from transgenic tobacco suspension culture[J]. Journal of Biotechnology, 2011, 155(2): 164-172.
- [56] VASILEV N, SCHMITZ C, DONG L M, et al. Comparison of plant-based expression platforms for the heterologous production of geraniol[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2014, 117(3): 373-380.
- [57] YOUSEFIAN S, LOHRASEBI T, FARHADPOUR M, et al. Effect of methyl jasmonate on phenolic acids accumulation and the expression profile of their biosynthesis-related genes in *Mentha spicata* hairy root cultures[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2020, 142(2): 285-297.
- [58] WU S J, XIE X G, FENG K M, et al. Transcriptome sequencing and signal transduction for the enhanced tanshinone production in *Salvia miltiorrhiza* hairy roots induced by *Trichoderma atroviride* D16 polysaccharide fraction [J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2022, 86(8): 1049-1059.
- [59] KUŹMA Ł, KISIEL W, KRÓLICKA A, et al. Genetic transformation of *Salvia austriaca* by *Agrobacterium rhizogenes* and diterpenoid isolation[J]. Die Pharmazie, 2011, 66(11): 904-907.
- [60] LIU J, ZHAO Y X, ZHANG J M, et al. Production of species-specific anthocyanins through an inducible system in plant hairy roots[J]. Metabolic Engineering, 2024, 81: 182-196.
- [61] NOGUEIRA M, ENFISSI E M A, WELSCH R, et al. Construction of a fusion enzyme for astaxanthin formation and its characterisation in microbial and plant hosts: a new tool for engineering ketocarotenoids[J]. Metabolic Engineering, 2019, 52: 243-252.
- [62] BEYRAGHDAR KASHKOOLI A, VAN DER KROL A R, RABE P, et al. Substrate promiscuity of enzymes from the sesquiterpene biosynthetic pathways from *Artemisia annua* and *Tanacetum parthenium* allows for novel combinatorial sesquiterpene production[J]. Metabolic Engineering, 2019, 54: 12-23.
- [63] FORESTIER E C F, CZECHOWSKI T, CORDING A C, et al. Developing a *Nicotiana benthamiana* transgenic platform for high-value diterpene production and candidate gene evaluation [J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(8): 1614-1623.
- [64] ZHU Q L, YU S Z, ZENG D C, et al. Development of “purple endosperm rice” by engineering anthocyanin biosynthesis in the endosperm with a high-efficiency transgene stacking system [J]. Molecular Plant, 2017, 10(7): 918-929.
- [65] LIU X Q, MA X H, WANG H, et al. Metabolic engineering of astaxanthin-rich maize and its use in the production of biofortified eggs[J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(9): 1812-1823.
- [66] LAM E, MICHAEL T P. *Wolffia*, a minimalist plant and synthetic biology chassis[J]. Trends in Plant Science, 2022, 27(5): 430-439.
- [67] BI G Q, ZHAO S J, YAO J W, et al. Near telomere-to-telomere genome of the model plant *Physcomitrium patens*[J]. Nature Plants, 2024, 10(2): 327-343.
- [68] LI Y Z, LIANG J, DENG B F, et al. Applications and prospects of CRISPR/Cas9-mediated base editing in plant breeding[J]. Current Issues in Molecular Biology, 2023, 45(2): 918-935.
- [69] GAUDELLI N M, KOMOR A C, REES H A, et al. Programmable base editing of A•T to G•C in genomic DNA without DNA cleavage[J]. Nature, 2017, 551(7681): 464-471.
- [70] LI C, ZHANG R, MENG X B, et al. Targeted, random mutagenesis of plant genes with dual cytosine and adenine base editors[J]. Nature Biotechnology, 2020, 38(7): 875-882.
- [71] MIKAMI M, TOKI S, ENDO M. *In planta* processing of the SpCas9-gRNA complex[J]. Plant & Cell Physiology, 2017, 58(11): 1857-1867.
- [72] CAMPA C C, WEISBACH N R, SANTINHA A J, et al. Multiplexed genome engineering by Cas12a and CRISPR arrays encoded on single transcripts[J]. Nature Methods, 2019, 16(9): 887-893.
- [73] LI C, ZONG Y, JIN S, et al. SWISS: multiplexed orthogonal genome editing in plants with a Cas9 nickase and engineered CRISPR RNA scaffolds[J]. Genome Biology, 2020, 21(1): 141.
- [74] LIU H J, JIAN L M, XU J T, et al. High-throughput CRISPR/Cas9 mutagenesis streamlines trait gene identification in maize [J]. The Plant Cell, 2020, 32(5): 1397-1413.
- [75] BAI M Y, YUAN J H, KUANG H Q, et al. Generation of a multiplex mutagenesis population via pooled CRISPR-Cas9 in soya bean[J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(3): 721-731.
- [76] JACOBS T B, ZHANG N, PATEL D, et al. Generation of a collection of mutant tomato lines using pooled CRISPR libraries[J]. Plant Physiology, 2017, 174(4): 2023-2037.
- [77] KUANG Y J, LI S F, REN B, et al. Base-editing-mediated

- artificial evolution of *OsALS1* in planta to develop novel herbicide-tolerant rice germplasm[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(4): 565-572.
- [78] HU N, TIAN H L, LI Y H, et al. pHNRhCas9NG, single expression cassette-based dual-component dual-transcription unit CRISPR/Cas9 system for plant genome editing[J]. *Trends in Biotechnology*, 2025, 43(7): 1788-1808.
- [79] TATSIS E C, O'CONNOR S E. New developments in engineering plant metabolic pathways[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2016, 42: 126-132.
- [80] WU Q Y, HUANG Z Y, WANG J Y, et al. Construction of an *Escherichia coli* cell factory to synthesize taxadien-5 $\alpha$ -ol, the key precursor of anti-cancer drug paclitaxel[J]. *Bioresources and Bioprocessing*, 2022, 9(1): 82.
- [81] IGNEA C, ATHANASAKOGLU A, IOANNOU E, et al. Camosic acid biosynthesis elucidated by a synthetic biology platform[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(13): 3681-3686.
- [82] TAN H X, CHEN X H, LIANG N, et al. Transcriptome analysis reveals novel enzymes for apo-carotenoid biosynthesis in saffron and allows construction of a pathway for crocetin synthesis in yeast[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(18): 4819-4834.
- [83] ZHANG J, HANSEN L G, GUDICH O, et al. A microbial supply chain for production of the anti-cancer drug vinblastine [J]. *Nature*, 2022, 609(7926): 341-347.
- [84] LIU J Q, WANG X, DAI G Z, et al. Microbial chassis engineering drives heterologous production of complex secondary metabolites[J]. *Biotechnology Advances*, 2022, 59: 107966.
- [85] KWAN B D, SELIGMANN B, NGUYEN T D, et al. Leveraging synthetic biology and metabolic engineering to overcome obstacles in plant pathway elucidation[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2023, 71: 102330.
- [86] BUTELLI E, TITTA L, GIORGIO M, et al. Enrichment of tomato fruit with health-promoting anthocyanins by expression of select transcription factors[J]. *Nature Biotechnology*, 2008, 26(11): 1301-1308.
- [87] MALHOTRA K, SUBRAMANIYAN M, RAWAT K, et al. Compartmentalized metabolic engineering for artemisinin biosynthesis and effective malaria treatment by oral delivery of plant cells[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(11): 1464-1477.
- [88] POLTURAK G, BREITEL D, GROSSMAN N, et al. Elucidation of the first committed step in betalain biosynthesis enables the heterologous engineering of betalain pigments in plants[J]. *New Phytologist*, 2016, 210(1): 269-283.
- [89] MAJER E, LLORENTE B, RODRÍGUEZ-CONCEPCIÓN M, et al. Rewiring carotenoid biosynthesis in plants using a viral vector[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 41645.
- [90] FUCHS L K, HOLLAND A H, LUDLOW R A, et al. Genetic manipulation of biosynthetic pathways in mint[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 928178.
- [91] D'ANDREA L, SIMON-MOYA M, LLORENTE B, et al. Interference with Clp protease impairs carotenoid accumulation during tomato fruit ripening[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(7): 1557-1568.
- [92] PETRIE J R, SHRESTHA P, BELIDE S, et al. Metabolic engineering *Camelina sativa* with fish oil-like levels of DHA [J]. *PLoS One*, 2014, 9(1): e85061.
- [93] KIM J Y, KIM J H, JANG Y H, et al. Transcriptome and metabolite profiling of tomato SGR-knockout null lines using the CRISPR/Cas9 system[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(1): 109.
- [94] TU M X, FANG J H, ZHAO R K, et al. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of VvbZIP36 promotes anthocyanin accumulation in grapevine (*Vitis vinifera*) [J]. *Horticulture Research*, 2022, 9: uhac022.
- [95] WEN D, WU L, WANG M Y, et al. CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis of *FtMYB45* promotes flavonoid biosynthesis in Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 879390.
- [96] DEVIREDDY A R, ZANDALINAS S I, FICHMAN Y, et al. Integration of reactive oxygen species and hormone signaling during abiotic stress[J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(2): 459-476.
- [97] MIYAWAKI A, LLOPIS J, HEIM R, et al. Fluorescent indicators for Ca<sup>2+</sup> based on green fluorescent proteins and calmodulin[J]. *Nature*, 1997, 388(6645): 882-887.
- [98] BRUNOUD G, WELLS D M, OLIVA M, et al. A novel sensor to map auxin response and distribution at high spatio-temporal resolution[J]. *Nature*, 2012, 482(7383): 103-106.
- [99] LIAO C Y, SMET W, BRUNOUD G, et al. Reporters for sensitive and quantitative measurement of auxin response[J]. *Nature Methods*, 2015, 12(3): 207-210.
- [100] JONES A M. A new look at stress: abscisic acid patterns and dynamics at high-resolution[J]. *New Phytologist*, 2016, 210(1): 38-44.
- [101] FERNANDEZ-MORENO J P, STEPANOVA A N. Monitoring ethylene in plants: genetically encoded reporters and biosensors [J]. *Small Methods*, 2020, 4(8): 1900260.
- [102] RIZZA A, JONES A M. The makings of a gradient: spatiotemporal distribution of gibberellins in plant development [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, 47: 9-15.
- [103] ORTEGA-VILLASANTE C, BURÉN S, BARÓN-SOLA Á, et al. *In vivo* ROS and redox potential fluorescent detection in plants: present approaches and future perspectives[J]. *Methods*, 2016, 109: 92-104.
- [104] ZÜRCHER E, TAVOR-DESLEX D, LITUIEV D, et al. A

- robust and sensitive synthetic sensor to monitor the transcriptional output of the cytokinin signaling network in planta[J]. *Plant Physiology*, 2013, 161(3): 1066-1075.
- [105] STEINER E, LIVNE S, KOBINSON-KATZ T, et al. The putative O-linked *N*-acetylglucosamine transferase SPINDLY inhibits class I TCP proteolysis to promote sensitivity to cytokinin[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(2): 1485-1494.
- [106] WU R, DUAN L N, PRUNEDA-PAZ J L, et al. The 6xABRE synthetic promoter enables the spatiotemporal analysis of ABA-mediated transcriptional regulation[J]. *Plant Physiology*, 2018, 177(4): 1650-1665.
- [107] MÜLLER B, SHEEN J. Cytokinin and auxin interaction in root stem-cell specification during early embryogenesis[J]. *Nature*, 2008, 453(7198): 1094-1097.
- [108] RIZZA A, WALIA A, TANG B J, et al. Visualizing cellular gibberellin levels using the nlsGPS1 Förster resonance energy transfer (FRET) biosensor[J]. *Journal of Visualized Experiments*, 2019(143): e58739.
- [109] LARRIEU A, CHAMPION A, LEGRAND J, et al. A fluorescent hormone biosensor reveals the dynamics of jasmonate signalling in plants[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 6043.
- [110] POUVREAU B, VANHERCKE T, SINGH S. From plant metabolic engineering to plant synthetic biology: the evolution of the design/build/test/learn cycle[J]. *Plant Science*, 2018, 273: 3-12.
- [111] WONG M H, GIRALDO J P, KWAK S Y, et al. Nitroaromatic detection and infrared communication from wild-type plants using plant nanobionics[J]. *Nature Materials*, 2017, 16(2): 264-272.
- [112] PENG Y H, ALLEN S, MILLWOOD R J, et al. 'Fukusensor': a genetically engineered plant for reporting DNA damage in response to gamma radiation[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2014, 12(9): 1329-1332.
- [113] JEZ J M, LEE S G, SHERP A M. The next green movement: Plant biology for the environment and sustainability[J]. *Science*, 2016, 353(6305): 1241-1244.
- [114] FICHMAN Y, MILLER G, MITTLER R. Whole-plant live imaging of reactive oxygen species[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(9): 1203-1210.
- [115] MCADAM E L, REID J B, FOO E. Gibberellins promote nodule organogenesis but inhibit the infection stages of nodulation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(8): 2117-2130.
- [116] CRUZ A P Z, FERREIRA V, PIANZZOLA M J, et al. A novel, sensitive method to evaluate potato germplasm for bacterial wilt resistance using a luminescent *Ralstonia solanacearum* reporter strain[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2014, 27(3): 277-285.
- [117] MOHAMMAD-RAZDARI A, ROUSSEAU D, BAKHSHIPOUR A, et al. Recent advances in E-monitoring of plant diseases[J]. *Biosensors and Bioelectronics*, 2022, 201: 113953.
- [118] JUGDER B E, ERTAN H, BOHL S, et al. Organohalide respiring bacteria and reductive dehalogenases: key tools in organohalide bioremediation[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 249.
- [119] SAHA G, SHAHRIN F, KHAN F H, et al. Smart IoT-driven precision agriculture: land mapping, crop prediction, and irrigation system[J]. *PLoS One*, 2025, 20(3): e0319268.
- [120] CUZICK A, MAGUIRE K, HAMMOND-KOSACK K E. Lack of the plant signalling component SGT1b enhances disease resistance to *Fusarium culmorum* in *Arabidopsis* buds and flowers[J]. *New Phytologist*, 2009, 181(4): 901-912.
- [121] JEONG H J, JUNG K H. Rice tissue-specific promoters and condition-dependent promoters for effective translational application[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2015, 57(11): 913-924.
- [122] JUSIAK B, CLETO S, PEREZ-PIÑERA P, et al. Engineering synthetic gene circuits in living cells with CRISPR technology [J]. *Trends in Biotechnology*, 2016, 34(7): 535-547.
- [123] LLOYD J P B, LY F, GONG P, et al. Synthetic memory circuits for stable cell reprogramming in plants[J]. *Nature Biotechnology*, 2022, 40(12): 1862-1872.
- [124] KHAN M A, HERRING G, ZHU J Y, et al. CRISPRi-based circuits to control gene expression in plants[J]. *Nature Biotechnology*, 2025, 43(3): 416-430.
- [125] WEINBERG B H, HANG PHAM N T, CARABALLO L D, et al. Large-scale design of robust genetic circuits with multiple inputs and outputs for mammalian cells[J]. *Nature Biotechnology*, 2017, 35(5): 453-462.
- [126] GUIZIOU S, MARANAS C J, CHU J C, et al. An integrase toolbox to record gene-expression during plant development [J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 1844.
- [127] LI S S, LI Z L, TAN G Y, et al. *In vitro* allosteric transcription factor-based biosensing[J]. *Trends in Biotechnology*, 2023, 41(8): 1080-1095.
- [128] FERREIRA S S, ANTUNES M S. Genetically encoded Boolean logic operators to sense and integrate phenylpropanoid metabolite levels in plants[J]. *New Phytologist*, 2024, 243(2): 674-687.
- [129] LIANG Y, RICHARDSON S, YAN J W, et al. Endoribonuclease-based two-component repressor systems for tight gene expression control in plants[J]. *ACS Synthetic Biology*, 2017, 6(5): 806-816.
- [130] KASENIIT K E, KATZ N, KOLBER N S, et al. Modular, programmable RNA sensing using ADAR editing in living cells [J]. *Nature Biotechnology*, 2023, 41(4): 482-487.
- [131] KONERMANN S, LOTFY P, BRIDEAU N J, et al.

- Transcriptome engineering with RNA-targeting type VI-D CRISPR effectors[J]. *Cell*, 2018, 173(3): 665-676.e14.
- [132] MARAND A P, CHEN Z L, GALLAVOTTI A, et al. A *cis*-regulatory atlas in maize at single-cell resolution[J]. *Cell*, 2021, 184(11): 3041-3055.e21.
- [133] HE Z H, LUO Y T, ZHOU X K, et al. scPlantDB: a comprehensive database for exploring cell types and markers of plant cell atlases[J]. *Nucleic Acids Research*, 2024, 52(D1): D1629-D1638.
- [134] RAI K, WANG Y D, O'CONNELL R W, et al. Using machine learning to enhance and accelerate synthetic biology[J]. *Current Opinion in Biomedical Engineering*, 2024, 31: 100553.
- [135] LAM H Y I, ONG X E, MUTWIL M. Large language models in plant biology[J]. *Trends in Plant Science*, 2024, 29(10): 1145-1155.
- [136] ZHU W C, HAN R, SHANG X Y, et al. The CropGPT project: Call for a global, coordinated effort in precision design breeding driven by AI using biological big data[J]. *Molecular Plant*, 2024, 17(2): 215-218.
- [137] JI Y R, ZHOU Z H, LIU H, et al. DNABERT: pre-trained Bidirectional Encoder Representations from Transformers model for DNA-language in genome[J]. *Bioinformatics*, 2021, 37(15): 2112-2120.
- [138] ABRAMSON J, ADLER J, DUNGER J, et al. Addendum: accurate structure prediction of biomolecular interactions with AlphaFold 3[J]. *Nature*, 2024, 636(8042): E4.
- [139] CUI H T, WANG C, MAAN H, et al. scGPT: toward building a foundation model for single-cell multi-omics using generative AI[J]. *Nature Methods*, 2024, 21(8): 1470-1480.
- [140] WANG J, ZHANG L, WANG S D, et al. AlphaFold-guided bespoke gene editing enhances field-grown soybean oil contents[J]. *Advanced Science*, 2025, 12(23): 2500290.
- [141] 宋成治, 林一瀚. AI+定向进化赋能蛋白改造及优化[J]. *合成生物学*, 2025, 6(3): 617-635.
- SONG C Z, LIN Y H. AI-enabled directed evolution for protein engineering and optimization[J]. *Synthetic Biology Journal*, 2025, 6(3): 617-635.
- [142] SHARMA A, JAIN A, GUPTA P, et al. Machine learning applications for precision agriculture: a comprehensive review [J]. *IEEE Access*, 2021, 9: 4843-4873.
- [143] LIAKOS K G, BUSATO P, MOSHOU D, et al. Machine learning in agriculture: a review[J]. *Sensors*, 2018, 18(8): 2674.
- [144] ESLAMI M, ADLER A, CACERES R S, et al. Artificial intelligence for synthetic biology[J]. *Communications of the ACM*, 2022, 65(5): 88-97.
- [145] YANG J S, REYNA-LLORENS I. Plant synthetic biology: exploring the frontiers of sustainable agriculture and fundamental plant biology[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(13): 3787-3790.
- [146] ORR D J, ALCÁNTARA A, KAPRALOV M V, et al. Surveying Rubisco diversity and temperature response to improve crop photosynthetic efficiency[J]. *Plant Physiology*, 2016, 172(2): 707-717.
- [147] LIN M T, OCCHIALINI A, ANDRALOJC P J, et al. A faster Rubisco with potential to increase photosynthesis in crops[J]. *Nature*, 2014, 513(7519): 547-550.
- [148] MANNING T, BIRCH R, STEVENSON T, et al. Bacterial Form II Rubisco can support wild-type growth and productivity in *Solanum tuberosum* cv. Desiree (potato) under elevated CO<sub>2</sub>[J]. *PNAS Nexus*, 2023, 2(2): pgac305.
- [149] GUNN L H, MARTIN AVILA E, BIRCH R, et al. The dependency of red Rubisco on its cognate activase for enhancing plant photosynthesis and growth[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(41): 25890-25896.
- [150] MATSUMURA H, SHIOMI K, YAMAMOTO A, et al. Hybrid rubisco with complete replacement of rice Rubisco small subunits by sorghum counterparts confers C<sub>4</sub> plant-like high catalytic activity[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(11): 1570-1581.
- [151] MAO Y W, CATHERALL E, DÍAZ-RAMOS A, et al. The small subunit of Rubisco and its potential as an engineering target[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(2): 543-561.
- [152] ADLER L, DÍAZ-RAMOS A, MAO Y W, et al. New horizons for building pyrenoid-based CO<sub>2</sub>-concentrating mechanisms in plants to improve yields[J]. *Plant Physiology*, 2022, 190(3): 1609-1627.
- [153] GONG H Y, LI Y, FANG G, et al. Transgenic rice expressing *ictb* and *FBP/sbpase* derived from cyanobacteria exhibits enhanced photosynthesis and mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> [J]. *PLoS One*, 2015, 10(10): e0140928.
- [154] LONG B M, HEE W Y, SHARWOOD R E, et al. Carboxysome encapsulation of the CO<sub>2</sub>-fixing enzyme Rubisco in tobacco chloroplasts[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 3570.
- [155] CHEN T Y, HOJKA M, DAVEY P, et al. Engineering  $\alpha$ -carboxysomes into plant chloroplasts to support autotrophic photosynthesis[J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 2118.
- [156] FURBANK R T. Evolution of the C<sub>4</sub> photosynthetic mechanism: are there really three C<sub>4</sub> acid decarboxylation types? [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(9): 3103-3108.
- [157] FURBANK R, KELLY S, VON CAEMMERER S. Photosynthesis and food security: the evolving story of C<sub>4</sub> rice [J]. *Photosynthesis Research*, 2023, 158(2): 121-130.
- [158] ERMAKOVA M, DANILA F R, FURBANK R T, et al. On the road to C<sub>4</sub> rice: advances and perspectives[J]. *The Plant Journal*, 2020, 101(4): 940-950.

- [159] ERMAKOVA M, ARRIVAUULT S, GIULIANI R, et al. Installation of C<sub>4</sub> photosynthetic pathway enzymes in rice using a single construct[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(3): 575-588.
- [160] SMITH E N, VAN AALST M, TOSENS T, et al. Improving photosynthetic efficiency toward food security: strategies, advances, and perspectives[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(10): 1547-1563.
- [161] LIN X L, LONG Y M, YAO Z, et al. Synthetic photorespiratory bypass more stably increases potato yield per plant by improving photosynthesis[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(7): 2526-2536.
- [162] MO B Q, CHEN X F, YANG J J, et al. Engineering of photorespiration-dependent glycine betaine biosynthesis improves photosynthetic carbon fixation and panicle architecture in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2025, 67(4): 979-992.
- [163] WALTZ E. A new crop of microbe startups raises big bucks, takes on the establishment [J]. *Nature Biotechnology*, 2017, 35(12): 1120-1122.
- [164] ALLEN R S, TILBROOK K, WARDEN A C, et al. Expression of 16 nitrogenase proteins within the plant mitochondrial matrix[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 287.
- [165] BIRCHLER J A, SWYERS N C. Engineered minichromosomes in plants [J]. *Experimental Cell Research*, 2020, 388(2): 111852.
- [166] OLDROYD G E, DIXON R. Biotechnological solutions to the nitrogen problem[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2014, 26: 19-24.
- [167] BAGESHWAR U K, SRIVASTAVA M, PARDHA-SARADHI P, et al. An environmentally friendly engineered *Azotobacter* strain that replaces a substantial amount of urea fertilizer while sustaining the same wheat yield[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2017, 83(15): e00590-17.
- [168] GEDDES B A, PARAMASIVAN P, JOFFRIN A, et al. Engineering transkingdom signalling in plants to control gene expression in rhizosphere bacteria[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 3430.
- [169] BLOCH S E, CLARK R, GOTTLIEB S S, et al. Biological nitrogen fixation in maize: optimizing nitrogenase expression in a root-associated diazotroph[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(15): 4591-4603.
- [170] CHRISTIAENS O, TARDAJOS M G, MARTINEZ REYNA Z L, et al. Increased RNAi efficacy in *Spodoptera exigua* via the formulation of dsRNA with guanylated polymers[J]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: 316.
- [171] HUAN Y C, KONG Q, MOU H J, et al. Antimicrobial peptides: classification, design, application and research progress in multiple fields[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 582779.
- [172] MARCOS J F, MUÑOZ A, PÉREZ-PAYÁ E, et al. Identification and rational design of novel antimicrobial peptides for plant protection[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2008, 46: 273-301.
- [173] MONTESINOS E. Functional peptides for plant disease control [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2023, 61: 301-324.
- [174] ZEITLER B, BERNHARD A, MEYER H, et al. Production of a *de-novo* designed antimicrobial peptide in *Nicotiana benthamiana*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2013, 81(3): 259-272.
- [175] HOLÁSKOVÁ E, GALUSZKA P, MIČÚCHOVÁ A, et al. Molecular farming in barley: development of a novel production platform to produce human antimicrobial peptide LL-37[J]. *Biotechnology Journal*, 2018, 13(6): e1700628.
- [176] MIRZAEI M, HOLÁSKOVÁ E, MIČÚCHOVÁ A, et al. Long-lasting stable expression of human LL-37 antimicrobial peptide in transgenic barley plants[J]. *Antibiotics*, 2021, 10(8): 898.
- [177] BUNDÓ M, SHI X Q, VERNET M, et al. Rice seeds as biofactories of rationally designed and cell-penetrating antifungal PAF peptides[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 731.
- [178] KOCH A, KUMAR N, WEBER L, et al. Host-induced gene silencing of cytochrome P450 lanosterol C14 $\alpha$ -demethylase-encoding genes confers strong resistance to *Fusarium* species [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(48): 19324-19329.
- [179] SÚNICO V, HIGUERA J J, MOLINA-HIDALGO F J, et al. The intragenesis and synthetic biology approach towards accelerating genetic gains on strawberry: development of new tools to improve fruit quality and resistance to pathogens[J]. *Plants*, 2022, 11(1): 57.
- [180] MOORE B D, ANDREW R L, KÜLHEIM C, et al. Explaining intraspecific diversity in plant secondary metabolites in an ecological context[J]. *New Phytologist*, 2014, 201(3): 733-750.
- [181] AHUJA I, KISSEN R, BONES A M. Phytoalexins in defense against pathogens[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(2): 73-90.
- [182] HU H, LI J J, DELATTE T, et al. Modification of chrysanthemum odour and taste with chrysanthemol synthase induces strong dual resistance against cotton aphids[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(8): 1434-1445.
- [183] MITTLER R, BLUMWALD E. Genetic engineering for modern agriculture: challenges and perspectives[J]. *Annual*

- Review of Plant Biology, 2010, 61: 443-462.
- [184] SHI H T, YE T T, CHAN Z L. Comparative proteomic responses of two bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) varieties contrasting in drought stress resistance[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 82: 218-228.
- [185] HU H H, XIONG L Z. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops[J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65: 715-741.
- [186] CHEN S J, XU K, KONG D Y, et al. Ubiquitin ligase OsRINGzf1 regulates drought resistance by controlling the turnover of OsPIP2;1[J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20 (9): 1743-1755.
- [187] DING L, MILHIET T, PARENT B, et al. The plasma membrane aquaporin *ZmPIP2;5* enhances the sensitivity of stomatal closure to water deficit[J]. Plant, Cell & Environment, 2022, 45(4): 1146-1156.
- [188] XU Y, HU W, LIU J H, et al. An aquaporin gene *MaPIP2-7* is involved in tolerance to drought, cold and salt stresses in transgenic banana (*Musa acuminata* L.)[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 147: 66-76.
- [189] SAJA-GARBARZ D, LIBIK-KONIECZNY M, FELLNER M, et al. Silicon-induced alterations in the expression of aquaporins and antioxidant system activity in well-watered and drought-stressed oilseed rape[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2022, 174: 73-86.
- [190] HOSSEINIFARD M, STEFANIAK S, GHORBANI JAVID M, et al. Contribution of exogenous proline to abiotic stresses tolerance in plants: a review[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(9): 5186.
- [191] ARAÚJO W L, NUNES-NESI A, OSORIO S, et al. Antisense inhibition of the iron-sulphur subunit of succinate dehydrogenase enhances photosynthesis and growth in tomato via an organic acid-mediated effect on stomatal aperture[J]. The Plant Cell, 2011, 23(2): 600-627.
- [192] MOVAHEDI A, DZINYELA R, AGHAEI-DARGIRI S, et al. Advanced study of drought-responsive protein pathways in plants[J]. Agronomy, 2023, 13(3): 849.
- [193] EDWARDS R A, NG X Y, TUCKER M R, et al. Plant synthetic biology as a tool to help eliminate hidden hunger[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2024, 88: 103168.
- [194] BEYENE G, SOLOMON F R, CHAUHAN R D, et al. Provitamin A biofortification of cassava enhances shelf life but reduces dry matter content of storage roots due to altered carbon partitioning into starch[J]. Plant Biotechnology Journal, 2018, 16(6): 1186-1200.
- [195] LOW J W, MWANGA R O M, ANDRADE M, et al. Tackling vitamin A deficiency with biofortified sweetpotato in sub-Saharan Africa[J]. Global Food Security, 2017, 14: 23-30.
- [196] LI K T, MOULIN M, MANGEL N, et al. Increased bioavailable vitamin B<sub>6</sub> in field-grown transgenic cassava for dietary sufficiency[J]. Nature Biotechnology, 2015, 33(10): 1029-1032.
- [197] DE LEPELEIRE J, STROBBE S, VERSTRAETE J, et al. Folate biofortification of potato by *Tuber*-specific expression of four folate biosynthesis genes[J]. Molecular Plant, 2018, 11 (1): 175-188.
- [198] BULLEY S, LAING W. The regulation of ascorbate biosynthesis[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2016, 33: 15-22.
- [199] WANG L Y, MENG X, YANG D Y, et al. Overexpression of tomato GDP-L-galactose phosphorylase gene in tobacco improves tolerance to chilling stress[J]. Plant Cell Reports, 2014, 33(9): 1441-1451.
- [200] ALI B, PANTHA S, ACHARYA R, et al. Enhanced ascorbate level improves multi-stress tolerance in a widely grown *indica* rice variety without compromising its agronomic characteristics [J]. Journal of Plant Physiology, 2019, 240: 152998.
- [201] MA L C, WANG Y R, LIU W X, et al. Overexpression of an alfalfa GDP-mannose 3,5-epimerase gene enhances acid, drought and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* by increasing ascorbate accumulation[J]. Biotechnology Letters, 2014, 36(11): 2331-2341.
- [202] LI X J, YE J, MUNIR S, et al. Biosynthetic gene pyramiding leads to ascorbate accumulation with enhanced oxidative stress tolerance in tomato[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(7): 1558.
- [203] ZHANG G Y, LIU R R, ZHANG C Q, et al. Manipulation of the rice L-galactose pathway: evaluation of the effects of transgene overexpression on ascorbate accumulation and abiotic stress tolerance[J]. PLoS One, 2015, 10(5): e0125870.
- [204] LI J, SCARANO A, GONZALEZ N M, et al. Biofortified tomatoes provide a new route to vitamin D sufficiency[J]. Nature Plants, 2022, 8(6): 611-616.
- [205] UPADHYAYA D C, BAGRI D S, UPADHYAYA C P, et al. Genetic engineering of potato (*Solanum tuberosum* L.) for enhanced  $\alpha$ -tocopherols and abiotic stress tolerance[J]. Physiologia Plantarum, 2021, 173(1): 116-128.
- [206] BOONYAVES K, WU T Y, GRUISSEM W, et al. Enhanced grain iron levels in rice expressing an *IRON-REGULATED METAL TRANSPORTER*, *NICOTIANAMINE SYNTHASE*, and *FERRITIN* gene cassette[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 130.
- [207] NARAYANAN N, BEYENE G, CHAUHAN R D, et al. Biofortification of field-grown cassava by engineering

- expression of an iron transporter and ferritin[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(2): 144-151.
- [208] HARRINGTON S A, CONNORTON J M, NYANGOMA N I M, et al. A two-gene strategy increases iron and zinc concentrations in wheat flour, improving mineral bioaccessibility[J]. *Plant Physiology*, 2023, 191(1): 528-541.
- [209] NAGESH C R, PRASHAT G R, GOSWAMI S, et al. Sulfate transport and metabolism: strategies to improve the seed protein quality[J]. *Molecular Biology Reports*, 2024, 51(1): 242.
- [210] KIM W S, SUN-HYUNG J, OEHRLE N W, et al. Overexpression of ATP sulfurylase improves the sulfur amino acid content, enhances the accumulation of Bowman-Birk protease inhibitor and suppresses the accumulation of the  $\beta$ -subunit of  $\beta$ -conglycinin in soybean seeds[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10: 14989.
- [211] HUANG Y C, WANG H H, ZHU Y D, et al. THP9 enhances seed protein content and nitrogen-use efficiency in maize[J]. *Nature*, 2022, 612(7939): 292-300.
- [212] LEE S, PARK J, LEE J, et al. OsASN1 overexpression in rice increases grain protein content and yield under nitrogen-limiting conditions[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2020, 61(7): 1309-1320.
- [213] LIU X Q, LI S Z, YANG W Z, et al. Synthesis of seed-specific bidirectional promoters for metabolic engineering of anthocyanin-rich maize[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2018, 59(10): 1942-1955.
- [214] GONZALI S, PERATA P. Anthocyanins from purple tomatoes as novel antioxidants to promote human health[J]. *Antioxidants*, 2020, 9(10): 1017.
- [215] BEYER P, AL-BABILI S, YE X D, et al. Golden Rice: introducing the beta-carotene biosynthesis pathway into rice endosperm by genetic engineering to defeat vitamin A deficiency[J]. *The Journal of Nutrition*, 2002, 132(3): 506S-510S.
- [216] HAN L H, SILVESTRE S, SAYANOVA O, et al. Using field evaluation and systematic iteration to rationalize the accumulation of omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids in transgenic *Camelina sativa*[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(9): 1833-1852.
- [217] RYU M H, ZHANG J, TOTH T, et al. Control of nitrogen fixation in bacteria that associate with cereals[J]. *Nature Microbiology*, 2020, 5(2): 314-330.
- [218] SHULSE C N, CHOVIATIA M, AGOSTO C, et al. Engineered root bacteria release plant-available phosphate from phytate[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019, 85(18): e01210-19.
- [219] SHAO J H, LI S Q, ZHANG N, et al. Analysis and cloning of the synthetic pathway of the phytohormone indole-3-acetic acid in the plant-beneficial *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9[J]. *Microbial Cell Factories*, 2015, 14: 130.
- [220] ZÚÑIGA A, DE LA FUENTE F, FEDERICI F, et al. An engineered device for indoleacetic acid production under quorum sensing signals enables *Cupriavidus pinatubonensis* JMP134 to stimulate plant growth[J]. *ACS Synthetic Biology*, 2018, 7(6): 1519-1527.
- [221] TRDÁ L, BAREŠOVÁ M, ŠAŠEK V, et al. Cytokinin metabolism of pathogenic fungus *Leptosphaeria maculans* involves isopentenyltransferase, adenosine kinase and cytokinin oxidase/dehydrogenase[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1374.
- [222] SALOMON M V, BOTTINI R, DE SOUZA FILHO G A, et al. Bacteria isolated from roots and rhizosphere of *Vitis vinifera* retard water losses, induce abscisic acid accumulation and synthesis of defense-related terpenes in *in vitro* cultured grapevine[J]. *Physiologia Plantarum*, 2014, 151(4): 359-374.
- [223] MULLINS A J, MURRAY J A H, BULL M J, et al. Genome mining identifies cepacin as a plant-protective metabolite of the biopesticidal bacterium *Burkholderia ambifaria*[J]. *Nature Microbiology*, 2019, 4(6): 996-1005.
- [224] LI Z L, HUANG P J, WANG M Y, et al. Stepwise increase of thaxtomins production in *Streptomyces albidoflavus* J1074 through combinatorial metabolic engineering[J]. *Metabolic Engineering*, 2021, 68: 187-198.
- [225] LIU Y P, ZHU A P, TAN H M, et al. Engineering banana endosphere microbiome to improve *Fusarium* wilt resistance in banana[J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 74.
- [226] SANATI NEZHAD A. Microfluidic platforms for plant cells studies[J]. *Lab on a Chip*, 2014, 14(17): 3262-3274.
- [227] MASSALHA H, KORENBLUM E, MALITSKY S, et al. Live imaging of root-bacteria interactions in a microfluidics setup [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(17): 4549-4554.
- [228] KEHE J, KULESA A, ORTIZ A, et al. Massively parallel screening of synthetic microbial communities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(26): 12804-12809.
- [229] ZENGLER K, HOFMOCKEL K, BALIGA N S, et al. EcoFABs: advancing microbiome science through standardized fabricated ecosystems[J]. *Nature Methods*, 2019, 16(7): 567-571.
- [230] LIU P, PANDA K, EDWARDS S A, et al. Transposase-assisted target-site integration for efficient plant genome engineering [J]. *Nature*, 2024, 631(8021): 593-600.

- [231] 邵洁, 刘海利, 王勇. 植物合成生物学的现在与未来[J]. 合成生物学, 2020, 1(4): 395-412.  
SHAO J, LIU H L, WANG Y. Present and future of plant synthetic biology[J]. Synthetic Biology Journal, 2020, 1(4): 395-412.
- [232] SANDHYA D, JOGAM P, ALLINI V R, et al. The present and potential future methods for delivering CRISPR/Cas9 components in plants[J]. Journal of Genetic Engineering and Biotechnology, 2020, 18(1): 25.
- [233] CHEN L, LIU G Q, ZHANG T. Integrating machine learning and genome editing for crop improvement[J]. aBIOTECH, 2024, 5(2): 262-277.
- [234] BAUER-PANSKUS A, MIYAZAKI J, KAWALL K, et al. Risk assessment of genetically engineered plants that can persist and propagate in the environment[J]. Environmental Sciences Europe, 2020, 32(1): 32.
- [235] LI J, ZHAO H M, ZHENG L X, et al. Advances in synthetic biology and biosafety governance[J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 2021, 9: 598087.
- [236] 王盼娣, 熊小娟, 付萍, 等. 《生物安全法》实施背景下对合成生物学的监管[J]. 华中农业大学学报, 2021, 40(6): 231-245.  
WANG P D, XIONG X J, FU P, et al. Regulation of synthetic biology under background of implementing Biosafety Law[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2021, 40(6): 231-245.
- [237] DE SOUZA A P, BURGESS S J, DORAN L, et al. Soybean photosynthesis and crop yield are improved by accelerating recovery from photoprotection[J]. Science, 2022, 377(6608): 851-854.
- [238] SPRONCKEN C C M, LIU P, MONNEY J, et al. Large-area, self-healing block copolymer membranes for energy conversion

[J]. Nature, 2024, 630(8018): 866-871.

- [239] HE Y, NING T T, XIE T T, et al. Large-scale production of functional human serum albumin from transgenic rice seeds[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(47): 19078-19083.



**通讯作者:** 尚轶(1982—), 男, 研究员, 博士生导师。研究方向为作物营养与风味品质, 合成生物学。

E-mail: shangyi@ynnu.edu.cn



**共同通讯作者:** 马永硕(1986—), 男, 研究员, 博士生导师。研究方向为合成生物学与代谢工程。

E-mail: mayongshuo2000@163.com



**第一作者:** 刘婕(1996—), 女, 博士研究生。研究方向为植物天然产物在植物以及微生物的高效合成。

E-mail: liujie19960901@163.com