

特约评述

DOI: 10.12211/2096-8280.2025-075

构建根际合成微生物菌群促进作物养分高效吸收利用

郑雷, 郑棋腾, 张天骄, 段鲲, 张瑞福
(南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏 南京 210095)

摘要: 现代农业发展正面临养分利用效率低下和环境负担持续加剧的双重挑战。近年研究表明, 根际微生物组 (rhizosphere microbiome) 作为植物的“第二基因组”, 通过调控土壤氮、磷、铁等关键养分的生物地球化学循环, 在植物高效获取养分过程中发挥核心驱动作用。合成生物学 (synthetic biology) 的快速发展为根际微生物组的精准解析与功能设计提供了创新性工具, 通过模块化基因编辑、人工群落构建及宿主-微生物互作调控等策略显著提升植物养分利用效率, 为突破传统农业依赖化肥、缓解资源浪费和环境压力提供全新的技术途径。本文系统综述了合成生物学驱动下根际微生物组工程在植物养分高效利用领域的研究进展, 重点包括根际微生物组参与土壤养分循环的作用机制解析, 合成生物学工具在单菌功能强化, 群落协同调控、宿主-微生物互作优化等方面的关键作用以及当前技术发展中面临的微生物组复杂性限制、工程菌田间定植稳定性不足、跨作物普适性受限和潜在生态安全风险等诸多瓶颈。并展望了合成微生物组在可持续农业发展中的应用潜力, 未来通过定向功能设计、智能响应系统构建及“植物-微生物-环境”协同调控, 有望实现作物养分利用效率与可持续生产力的显著提升, 从而为推动农业绿色转型提供关键科学技术支撑。

关键词: 根际微生物组; 合成生物学; 养分吸收利用; 基因编辑技术; 人工合成菌群

中图分类号: S182; Q81 **文献标志码:** A

Engineering rhizosphere synthetic microbial communities to enhance crop nutrient use efficiency

ZHENG Lei, ZHENG Qiteng, ZHANG Tianjiao, DUAN Kun, ZHANG Ruifu

(The College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu, China)

Abstract: Modern agriculture confronts the dual challenge of suboptimal nutrient use efficiency (NUE) and the escalating chain of environmental burdens. These include increased greenhouse gas emissions, widespread soil degradation, and rising water eutrophication due to excessive fertilizer runoff. In this context, the rhizosphere microbiome, an indispensable symbiotic partner to plants throughout their life cycle, has been shown to critically

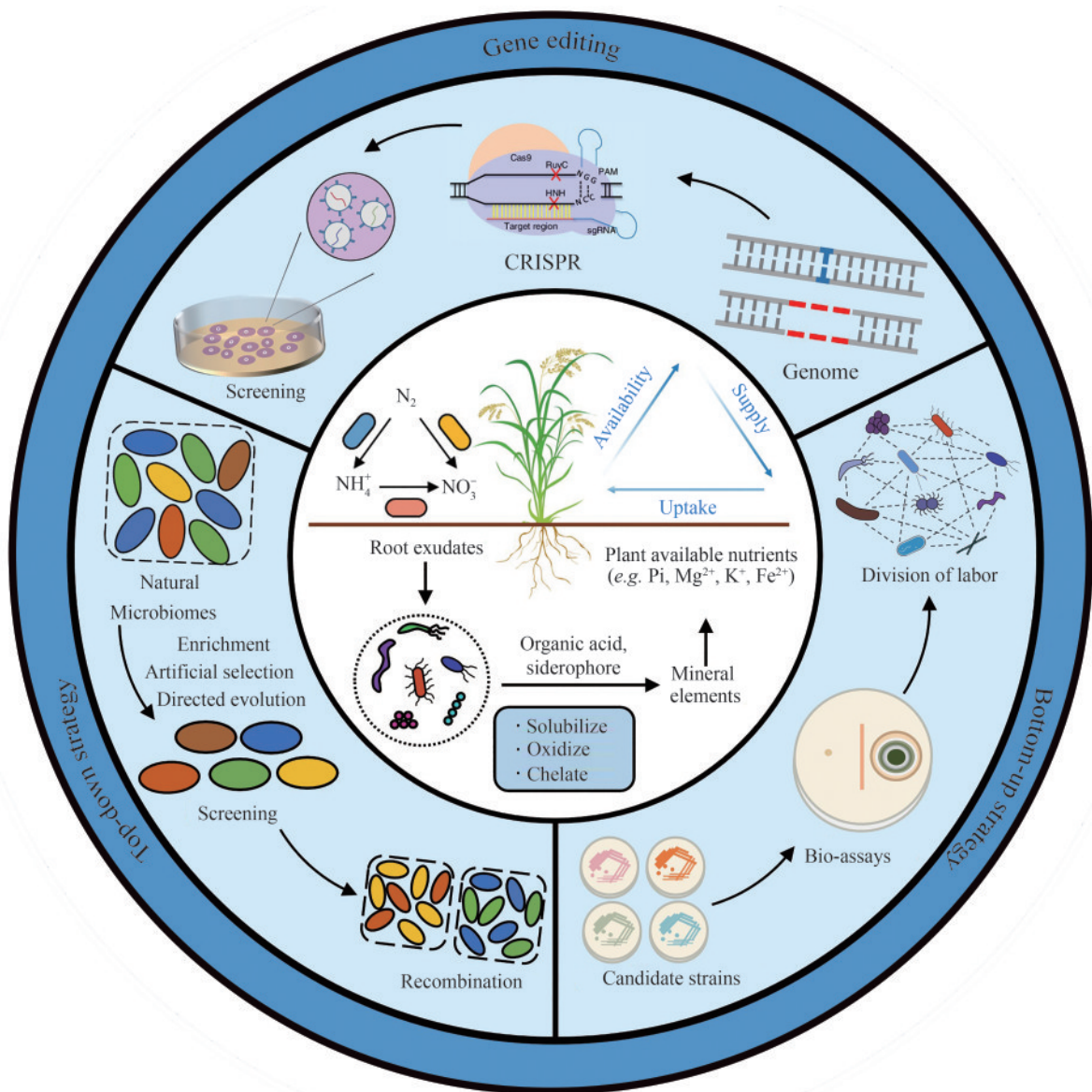
收稿日期: 2025-07-21 修回日期: 2025-09-09

基金项目: 国家自然科学基金国际(地区)合作与交流项目(32361143785)

引用本文: 郑雷, 郑棋腾, 张天骄, 段鲲, 张瑞福. 构建根际合成微生物菌群促进作物养分高效吸收利用[J]. 合成生物学, 2025, 6(5): 1058-1071

Citation: ZHENG Lei, ZHENG Qiteng, ZHANG Tianjiao, DUAN Kun, ZHANG Ruifu. Engineering rhizosphere synthetic microbial communities to enhance crop nutrient use efficiency[J]. Synthetic Biology Journal, 2025, 6(5): 1058-1071

regulate the transformation, mobilization, and supply of key soil nutrients. This occurs through core ecological mechanisms such as associative nitrogen fixation (e.g., performed by genera including *Azospirillum*), organic acid secretion-mediated dissolution of insoluble phosphorus (as commonly observed in *Pseudomonas*), and siderophore-chelated iron mobilization, which enhance nutrient accessibility for plant uptake. Recent breakthroughs in synthetic biology have significantly advanced the engineering of stable and efficient Synthetic Microbial Communities (SynComs), propelling this approach into a burgeoning frontier of agricultural biotechnology. SynComs integrate functionally diverse microbial strains to overcome well-documented limitations of single-strain inoculants, such as inconsistent performance and low resilience under field conditions. These designed communities form more stable and robust functional modules within the rhizosphere, leading to improved nutrient cycling and root system health. Beyond their application as agronomic biofertilizers, SynComs also serve as a powerful toolset for deciphering complex microbe-microbe interactions and elucidating synergistic mechanisms between microorganisms and host plants. Despite the considerable promise of SynComs technology, several critical barriers impede its real-world deployment. These include poor colonization stability of artificially constructed communities, limited environmental adaptability



across varying agroecosystems with divergent soil properties and climatic conditions, and an insufficient mechanistic understanding of multi-trophic plant-microbe interactions. Additionally, commercialization faces further challenges due to prohibitive costs linked to large-scale production, formulation, and field application, as well as undefined long-term ecological risks such as potential disruption of native microbial communities or horizontal gene transfer. To realize the full potential of SynComs, coordinated multidisciplinary efforts are essential. Research should focus on engineering adaptively intelligent consortia capable of responding to dynamic environmental conditions, creating field-applicable tools for real-time monitoring and precision regulation, advancing scalable deployment strategies amenable to existing farming systems, and establishing rigorous ecological risk assessment protocols. An in-depth understanding of rhizosphere microbiome functions, coupled with the active development of SynCom technologies, represents a pivotal opportunity to address pressing agricultural nutrient management challenges. Such advances can significantly reduce inputs of synthetic fertilizers while enhancing nutrient use efficiency, ultimately promoting a transition toward resource-efficient and ecologically sustainable agricultural systems. Collectively, these efforts possess theoretical value and substantial industrial potential.

Keywords: rhizosphere microbiome; synthetic biology; nutrient absorption and utilization; gene editing technology; synthetic microbial community

氮 (N)、磷 (P) 等大量元素与铁 (Fe) 等微量元素是植物生长发育过程不可或缺的营养组分。植物获取土壤养分依赖于多种机制的协同作用, 主要途径包括: ①根系直接吸收土壤矿质养分; ②与丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)、根瘤菌 (*Rhizobium* spp.) 等共生微生物建立互作关系, 间接促进养分吸收^[1-3]。在长期共进化过程中, 植物与其根际微生物组形成了紧密的互惠关系。一方面, 植物通过向根际环境释放根系分泌物 (如糖类、有机酸、黄酮类化合物) 及挥发性有机化合物 (VOC) 特异性招募有益微生物类群, 从而精准塑造其根际微生物群落结构^[4-7]; 另一方面, 微生物则通过直接营养供给 (生物固氮、溶磷解钾) 或间接生理调控 (合成植物激素、调控根系构型、抑制病原菌、增强非生物胁迫抗性) 促进植物生长发育^[8]。尤为重要的是, 根际微生物组通过驱动土壤养分循环、增强植物养分吸收以及调节植物激素信号转导和营养代谢相关基因表达等过程系统性调控植物养分吸收利用效率^[9-10]。因此, 高效利用植物-微生物组间的有益互作、改善作物养分供给是实现农业系统精准养分管理的关键策略。

自 21 世纪初宏基因组学技术兴起以来, 大量

研究揭示根际微生物组广泛存在与养分利用、植物激素合成以及抗生物与非生物胁迫相关的功能特征^[11], 包括通过固氮、溶磷等功能高效活化土壤中的难溶性养分, 提高植物氮磷利用效率^[12-13]。宏基因组学等技术的发展不仅揭示了根际微生物组的功能特征, 更重要的是提供了分析与改造微生物组的能力, 由此催生出“根际微生物组工程”概念, 旨在通过定向干预根际微生态系统实现作物提质增产。然而, 传统微生物接种剂常受到土壤微生物群落竞争及难以适应复杂的非生物环境 (如 pH、盐度等) 的双重制约^[14-16], 导致其定植稳定性不足, 难以满足农业实践需求, 合成生物技术的突破性进展为此带来了希望。一方面, CRISPR-Cas 基因编辑技术使目标菌株的精准改造成成为可能。早在 2013 年, 研究人员首次在大肠杆菌中验证了 CRISPR-Cas9 具备对基因组进行靶向切割的能力, 并且能够通过 λ -Red 蛋白的修复作用在宿主中引入突变^[17]。此后, CRISPR 基因编辑技术被广泛用于不同微生物的改造与优化。另一方面, 构建合成微生物群落 (SynComs) 可协调多菌种协作, 具有更广泛的功能以及更高的稳定性^[18-20]。Wang 等^[21]将固氮菌、解磷菌、溶钾菌和吡啶乙酸产生菌进行组合, 显著提高了土壤中速效氮、磷和钾的含量, 有效促进了小麦对氮、磷、

钾的吸收和生长。

尽管当前在利用合成生物学驱动根际微生物组提高作物养分吸收方面已取得一定成果,但仍存在诸多问题亟待解决。本综述旨在系统阐述合成生物学如何通过精准设计、功能强化和智能调控突破自然微生物的功能局限,构建高效“微生物-植物”养分循环系统;分析当前技术面临的底盘适配、群落互作及田间稳定性等瓶颈问题;探讨工程微生物的生态安全挑战与监管框架;展望其在减少化肥依赖、实现绿色农业中的应用前景,为农业可持续发展提供理论支持和技术路线。

1 根际微生物组在作物养分利用中的作用

在粮食安全与人口增长的双重压力下,土壤养分有效性低已成为制约农业生产最显著的挑战之一。一方面,氮素的生物地球化学循环活跃,通过硝态氮的淋失、铵态氮的挥发以及反硝化作用途径造成其持续损失^[22];磷作为沉积性元素在土壤中易与铁、铝或钙离子结合形成难溶性化合物,迁移能力弱,难以被作物吸收利用^[23];铁有效性则强烈依赖于土壤pH和氧化还原电位,在中性或碱性土壤中常以溶解度极低的氧化物或氢氧化物形态存在,从而限制植物吸收^[24]。另一方面,为追求高产而过度依赖化肥,进一步引发土壤板结、酸化及水体富营养化等环境问题,削弱农业生态系统的可持续性与稳定性^[25]。因此,解决土壤养分匮乏问题必须在提高作物产量与维护生态环境之间寻求平衡,推动农业生产向资源高效与环境友好型转变。

根际微生物组作为植物的“第二基因组”,通过功能基因调控与植物形成复杂的互作网络,成为提升植物养分吸收利用效率的核心驱动力^[26]。一方面,根际微生物通过分泌特定酶类或代谢产物,将土壤中难溶性或有机态养分转化为植物易利用的无机态或小分子形态^[27-31]。另一方面,根际微生物通过分泌小分子信号物质调控植物基因表达和生理功能从而影响植物对养分的吸收利

用^[32-33]。根际微生物介导作物养分吸收过程如图1所示。

1.1 根际微生物组提高根际氮、磷、铁有效性的主要机制

在氮素稳态调控中,根际微生物通过固氮、氨化、硝化、反硝化以及氨氧化等作用维持根际氮素形态的动态平衡,将根际氮素维持在 NH_4^+ / NO_3^- 的最适比例,保证植物不同生长阶段的最佳氮需求,并防止氮缺乏或过量造成的损伤^[34]。Cheng等^[35]通过宏基因组分析发现根际核心微生物群由278个系统发育保守的微生物分类单元(如*Pseudomonas*、*Bradyrhizobium*等)组成,其功能基因主要富集于固氮(*nifHDK*)、硝化(*amoABC*)和反硝化(*nosZ*、*nirS*)等氮代谢过程。固氮微生物通过*nif*基因编码的固氮酶在厌氧或微好氧条件下将惰性 N_2 还原为植物可利用的 NH_4^+ ,直接为植物提供氮源^[36]。其中,最有效的固氮过程包括豆科植物-根瘤菌共生形成根瘤^[37]。此外,广泛存在于谷类作物根际的蓝细菌(*Cyanobacterium*)、固氮弧菌属(*Azoarcus* spp.)、草螺菌属(*Herbaspirillum* spp.)和固氮螺菌属(*Azospirillum* spp.)可与植物建立松散的固氮关系,但不形成根瘤结构^[38-41]。这类非共生固氮的效率通常低于共生固氮,但它对宿主的依赖性也较低,在低肥力土壤中发挥着重要作用^[42]。玉米茎木质部招募了以 γ 变形菌(*Gammaproteobacteria*)为主高度保守的微生物类群,这些微生物具有大量的固氮酶基因(*nifH*),并增强玉米中的氮积累^[43]。研究人员发现生长在墨西哥地区氮缺乏土壤中的土著玉米品种(Sierra Mixe)具有气生根,其分泌含碳水化合物的黏液招募固氮细菌,贡献了29%~82%的玉米吸收氮^[44]。同时,根际微生物还可以通过诱导铵和硝酸盐转运相关基因的表达,从而提高植物的氮吸收^[45]。例如,研究发现植物根际促生菌*Bacillus velezensis* SQR9菌株产生的VOC可上调多个关键氮素吸收基因的表达,例如拟南芥中的*AtNRT2.1*,以及水稻中的*OsNAR2.1*、*OsNRT2.3a*和*OsAMT1*家族成员等,从而促进植物对硝酸盐和铵盐的吸收^[46]。

在磷素生物活化中,根际微生物主要通过有

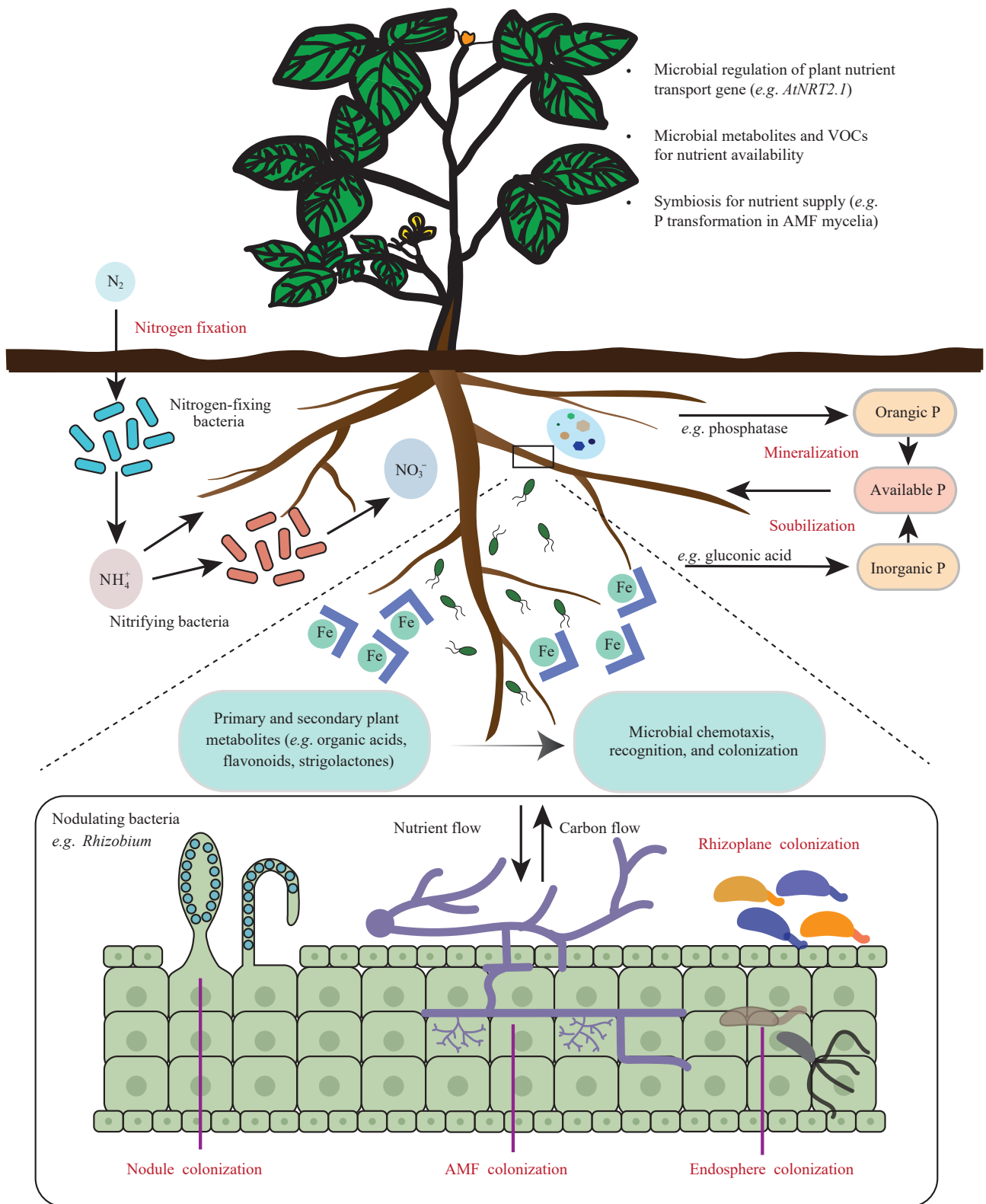


图1 根际微生物在作物养分吸收过程中的作用

Fig. 1 Microbial roles in plant nutrient acquisition

机磷矿化和无机磷溶解作用突破土壤磷素的有效性限制^[47-49]。一方面，微生物通过质子泵向根

际分泌氢离子 (H⁺) 调节土壤pH；另一方面，释放有机酸通过阳离子交换作用置换土壤胶体上吸

附的磷，也能与磷的吸附位点竞争结合，从而减少土壤对磷酸根离子 (PO_4^{3-}) 的吸附固定，促进磷的溶解^[50]。据已知的研究报道，作物根际如青霉菌属 (*Penicillium* spp.)、假单胞菌属 (*Pseudomonas* spp.) 和芽孢杆菌属 (*Bacillus* spp.) 在促进植物对磷的利用中起关键作用^[51]。这些微生物不仅调控磷的有效性，还能通过上调磷转运基因来提高植物磷的吸收。例如，在磷匮乏条件下，具有多种溶磷作用的细菌在植物根际富集，并减轻植物的磷胁迫^[52]。类似地，AMF 诱导番茄、马铃薯、水稻等作物中的磷转运基因 *LePT4* 的上调^[53]。此外，微生物通过分泌酸性磷酸酶 (ACP) 或碱性磷酸酶 (ALP)，促进有机磷化合物的水解，将其矿化为可溶性正磷酸盐形式 (如 PO_4^{3-} 、 HPO_4^{2-} 和 H_2PO_4^-) 供植物吸收利用。研究发现种传有益菌 *Burkholderia gladioli* 含有胞外磷酸酶编码基因，通过代偿溶磷功能响应土壤的低浓度有效磷，从而促进宿主植物对磷的吸收^[54]。非共生细菌 (如 *Bacillus*) 还可以通过分泌有机酸如葡萄糖酸溶解土壤中的不溶性磷^[55]。磷饥饿响应蛋白 (PHR) 是植物磷饥饿响应系统的核心，研究发现 *OsPHR2* 通过增加根系分泌物中琥珀酸 (succinic acid) 和甲基丙二酸 (methylmalonic acid) 的含量，特异性招募促 *Pseudomonas* 定植，上调磷转运基因表达，促进水稻磷吸收^[56]。黄杆菌 (*Flavobacterium*) 通过调控亚油酸代谢促进根木栓质合成增强磷吸收效率，同时抑制 α -亚麻酸介导的茉莉酸生物合成，改善自身定植并激活磷代谢通路^[57]。

有效铁是植物根际的稀缺资源，也是植物与土传病原菌在根际竞争的重要必需元素。在铁缺乏条件下，植物分泌香豆素 (coumarins) 通过改善根际微生物群落结构，从而活化土壤铁营养，促进植物铁吸收^[58]。研究发现假单胞菌分泌的铁载体绿脓菌素 (pyoverdine) 能够溶解碱性土壤中的铁 (Fe^{3+})，显著改善缺铁性黄化并促进花生生长^[59]。在缺铁环境下，拟南芥通过分泌香豆素激活微生物介导的铁活化缓解铁胁迫^[58]。假单胞菌产生的 VOC 能诱导拟南芥中与铁吸收相关的转录因子 *MYB72* 表达。VOC 处理后，*MYB72* 与铁吸收基因 *FRO2/IRT1* 共表达，促进铁转运能力^[60]。此外，微生物可以诱导植物自身合成的铁载体

(phytosiderophores) 的合成。例如，AMF 的定植显著上调植物铁载体基因的表达，不仅促进铁载体的合成，还能增强植物对铁的吸收^[61]。

1.2 根际微生物分泌的植物激素在养分吸收利用中的作用

根际微生物富含合成和分泌多种植物激素的基因，这些微生物源植物激素 (如生长素、赤霉素、细胞分裂素、乙烯、脱落酸) 在极低浓度下，通过调节植物养分利用相关生理过程 (根系生长、根毛发育、细胞分裂等)，成为沟通植物与根际微生物共生关系的关键桥梁。宏基因组研究表明，根际细菌相较于其他环境具备更强的吲哚-3-乙酸合成能力^[62]。赤霉素生物合成途径也存在于根际微生物中，例如 *Bradyrhizobium japonicum* 和 *Sinorhizobium fredii* 等^[63-64]。值得注意的是，赤霉素在植物与微生物的共生过程中扮演着关键角色，尤其是在豆科植物与根瘤菌的共生中的关键信号分子^[65-66]。此外，*Azospirillum*、*Bacillus*、*Methylobacterium*、*Pseudomonas* 和 *Rhizobium* 等多种植物促生菌能够产生细胞分裂素，这对于调控植物的养分吸收起着至关重要的作用^[67]。此外，研究发现根际微生物还能通过调控激素水平来影响植物对激素的响应。例如，*Variovorax* 可降解生长素，从而缓解微生物产生的过量生长素对植物根系发育的抑制^[68]。综上所述，根际微生物通过在根际环境中产生或代谢植物激素，对植物的养分吸收过程进行调控，使其在复杂的环境中能够维持较高的养分利用效率。

2 根际合成微生物组与养分高效利用：从单菌改造到菌群构建

合成生物学旨在通过工程化设计改造生物系统，使其具备新的功能或优化现有能力。近年来，随着基因编辑、模块化设计和计算机辅助建模等技术的突破，合成生物学的工具包不断丰富，研究范围也从单菌改造拓展至微生物群落系统编程，显著提升了其在促进植物养分高效吸收利用方面的应用潜力。

2.1 基因编辑构建养分活化高效菌株

基因编辑技术能够对生物体基因组特定位点进行修饰与改造。以该技术为核心的单菌改造策略,与结合动态调控和代谢工程手段相结合,正在推动农业从依赖化学肥料向微生物驱动的绿色生产模式转变。基因编辑工具的持续迭代为精准操控微生物功能奠定了基础。早期研究受限于传统质粒克隆和同源重组效率低等因素,CRISPR-Cas系统的发展开启了微生物改造的新纪元。以Cas9、Cas12a为代表的核酸酶通过靶向切割实现基因敲除或插入,但其应用潜力受到特异性、靶向范围以及需要依靠内源性双链断裂(double-strand break, DSB)修复等关键因素的限制^[69]。此外,CRISPR组分的递送受到递送载体和靶细胞或生物体的特定限制。随后发展的碱基编辑(base editing, BE)技术能在不引起双链断裂的情况下进行特定碱基的精确替换,研究发现腺嘌呤碱基编辑器(adenine base editor) ABE9几乎不引起随机的DNA和RNA脱靶编辑,展示出极高的精准编辑特性^[70]。近年来,Fanzor2系统的开发标志着RNA引导基因编辑领域取得重大突破。该系统源自真核生物中转座子编码的OMEGA系统,能够有效克服传统CRISPR工具在微生物宿主中的递送效率限制,实现了无旁切活性的精准编辑^[71-72]。同时,蛋白质转座编辑(protein transposon editing, PTE)技术利用正交分裂内含肽作为“分子剪刀”,将目标片段嵌入宿主蛋白内部,移除原有内含肽,实现天然折叠状态下的蛋白质编辑^[73]。

早期的固氮合成生物学可以追溯到1972年,研究人员首次将肺炎克氏杆菌(*Klebsiella oxytoca*) *nif*基因簇导入大肠杆菌(*Escherichia coli*)并测出固氮酶活性^[74]。2012年,Voigt实验室报道了*Klebsiella oxytoca*固氮基因簇重构,其应用自下而上的方法重建了*nif*基因簇,表明合成生物学工具在生物固氮工程化应用中具有重要潜力^[75]。研究人员发现通过修饰启动子以及转录调节因子等转录调控元件,可以提高现有固氮微生物的固氮效率,从而促进植物的养分吸收。随后,研究发现通过替换启动子可以提高固氮酶活性^[76-77]。通过部分失活固氮菌株*Azotobacter chroococcum*中固氮负

调控因子*nifL*并组成型表达正调控因子*nifA*,显著提高菌株的固氮酶活性^[78],在氮缺乏条件下接种该工程菌株显著促进小麦的生长^[79]。此外,通过使用基因编辑工具进行转基因和靶向诱变,可以改良菌株并提高生物肥料性能^[80]。例如,为克服土壤氮充足条件下固氮菌的氮抑制问题,研究人员通过靶向抑制固氮负调控因子*nifL*,成功构建工程菌株*Klebsiella variicola* 137-1036,多地点田间试验表明,与化学肥料相比,接种该工程菌株后玉米总产量显著增加并降低了年际波动^[81]。同时,赋予作物自主固氮能力,是创造“氮自养”谷类作物进程中一个充满希望但极具挑战性的环节。先前的研究已成功从固氮原核生物识别出最小的固氮基因簇,将其转移到非固氮原核生物后,转基因菌株表现出了正常的固氮活性^[82]。目前,科学家们也尝试将固氮基因簇引入植物基因组,包括线粒体和叶绿体基因组^[83]。尽管在植物细胞中激活转移的固氮操纵子(*nif*)仍面临重大挑战,但关键的固氮酶辅因子成熟酶(NifB)已被成功引入并在水稻的线粒体中表达^[84]。

溶磷作用聚焦于土壤矿物磷的生物活化,土壤中无机磷酸盐溶解的主要机制涉及通过分泌强有机酸来降低土壤pH^[85],研究人员试图通过优化微生物有机酸合成途径的策略,提高其溶磷能力。研究发现在荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)中过表达聚球藻*Synechococcus elongatus* PCC 6301来源的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(*SePpc*),显著增加葡萄糖分解代谢通量,促进葡萄糖酸、丙酮酸和乙酸的合成,从而提高了菌株的磷酸盐(Pi)溶解能力^[86]。随后研究人员成功构建了由NADH不敏感型柠檬酸合成酶(*gltA1*)和柠檬酸转运蛋白基因(*citC*)组成的人工操纵子,并整合至六株具有植物促生功能的*Pseudomonas fluorescens*的基因组中,显著提升了菌株的柠檬酸与葡萄糖酸分泌能力,并增强了矿物磷酸盐的溶解效率^[87]。Shulze等^[88]采用合成生物学策略构建了82种生化特性不同的植酸酶,并将其整合至*Pseudomonas putida*、*Pseudomonas simia*和*Ralstonia* spp.菌株的基因组中,构建的工程菌株成功从植酸中释放出有效磷;其中在植酸作为唯一磷源的条件下显著促进了植物的生物量积累。

针对微量元素的调控同样取得突破, 研究人员发现 *Bacillus velezensis* SQR9 依赖 T7SS (VII 型分泌系统) 在定植早期分泌 YukE 蛋白插入植物根部导致铁的短暂泄漏, 启动根表定植并形成生物膜, 持续为植物供铁, 通过敲除 *yukE* 验证了微生物“先借后还”的互作模式^[89]。有研究表明, 内生菌 *Enterobacter* sp. YG-14 具有活化土壤砷的能力。通过构建 YG-14 肠杆菌素 (*enterobactin*) 合成基因缺失突变体 (Δ *entD*), 证实了 YG-14 通过分泌铁载体有效地促进了矿物土壤中铁砷络合物的活化, 释放可被生物利用的铁和砷到根际中^[90]。

2.2 养分活化根际合成菌群构建策略

近年来, SynCom 的发展势头日益强劲, 超越了单一菌株应用范围。这种新方法基于选择和组装具有互补性状的多个物种, 构建模块化且复杂度低的群落, 具有独特的群落涌现特性, 从而提高整体有效性。越来越多的证据表明, 这种复杂的微生物群落比单个菌株表现更好, 可以被设计用于实现所需的功能, 并且对于研究植物-微生物组相互作用的各个方面至关重要, 包括不同群落成员之间相互作用的调控机制^[91]。

SynCom 的优化设计与功能表征是微生物群落应用于农业实践的关键环节, 为特定作物构建养分吸收利用功能增强的定制化 SynCom 是一项具有挑战性的任务。例如, 使用 ¹³C 和 ¹⁵N 标记的营养资源来精确监测不同条件下的微生物代谢通量, 为解析微生物行为提供了有价值的见解^[92]。结合基于基因组的模型与实验监测数据可预测微生物碳代谢偏好, 这为逐步设计功能性 SynCom 以实现精准农业微生物组工程提供了依据, 进而实现植物和微生物间智能可控的互作^[93]。首先筛选模拟宿主植物天然微生物组的分类组成和功能特征的代表性菌株, 进而系统性评估其田间定植能力及生态功能有效性^[94-95]。通常指导 SynCom 组装的原则大致分为自下而上或自上而下。自下而上的设计基于单个菌株的功能特征筛选互补功能菌株, 通过模块化组装实现协同增效^[96]。Wang 等^[97] 利用 6 株功能与根际资源利用特征各异的植物有益菌株构建多功能促生群落, 发现窄资源利用谱的菌株

通过代谢互作网络提升群落稳定性。基于吡啶乙酸合成、磷溶解及拮抗尖孢镰刀菌等互补促生特性, 研究人员筛选节杆菌属 (*Arthrobacter* spp.)、肠杆菌属 (*Enterobacter* spp.)、短杆菌属 (*Brevibacterium* spp.) 和植物杆菌属 (*Plantibacter* spp.) 构建 SynCom, 发现与单菌株接种相比, SynCom 显著提升棉花的生长与适应性^[98]。相比之下, 自上而下的方法从复杂的天然微生物群落出发, 依据菌株丰度和生态位筛选核心子集, 旨在最大程度还原目标微生物群落的结构多样性和功能复杂性^[99-101]。例如, Qiao 等^[102] 基于细菌在不同肥力土壤中的分布和适应性, 筛选 16 株核心菌种构建 SynCom, 评估其在自然环境下提高植物健康的效果。特别是在生物胁迫条件下, 发现 SynCom 接种显著促进未嫁接西瓜的生长, 其生物量增加 29%, 并增强对尖孢镰刀菌引起的枯萎病抗性。

在构建功能性 SynCom 方面, 自下而上和自上而下两种策略都发挥了重要作用, 但各自存在特定的概念和操作层面的瓶颈。其中, 自下而上法虽能基于目标性状精确筛选菌株成员, 但因其成员规模有限, 可能过度简化高阶微生物间的互作网络。这种简化设计在自然环境中易导致群落多样性缺失及由此衍生的涌现特性弱化, 往往是制约其实际效果的核心因素。此外, 该方法构建过程繁冗度高, 需通过大规模筛选以获取兼具功能性状和成员兼容性的菌株, 显著增加时间与资源成本。反观自上而下法, 其优势在于优先富集与宿主植物及内源微生物群落具备天然兼容性的土著微生物, 更贴近生态位适应性原则^[103]。自上而下法构建的合成菌群虽能有效模拟天然微生物组的结构复杂性, 但群落规模的扩大导致其功能性可控性与应用潜力面临着根本性制约^[104]。群落规模的扩大直接导致调控能力减弱, 并因土著微生物的竞争排斥作用诱发显著的功能差异; 更关键的是该方法在筛选成员时严重依赖于核心微生物的组成信息, 隐含特定基因组特征或分类单元存在直接转化为功能活性的预设, 实则忽略沉默基因簇的激活以及菌株间代谢互养的网络动态平衡, 致使目标性状预测准确性偏离理论预期^[95]。这些系统性缺陷使得结构性模拟策略虽具生态兼容性优势, 却因标准化操纵体系缺失与工程化适配障

碍，最终严重阻碍其规模化应用进程。

2.3 根际合成微生物组促进作物养分利用的效果

从农业角度来看，SynCom通过理性设计微生物功能模块，靶向驱动“根际微环境改良-宿主生理调控-养分循环活化”三位一体增效机制，显著提高作物养分利用效率。在氮素增效方面，Wang等^[105]构建的SynCom1在N和P营养缺乏条件下显著促进宿主植物的生长和养分获取，田间产量增幅达36.1%；其简化版sfSynCom（核心菌*Bradyrhizobium elkanii* BXYD3+辅助菌*Pantoea* sp. NXR320/SDR495）进一步通过菌株互作强化定植稳定性，显著提高大豆结瘤和共生固氮效率^[106]。对于磷素活化，研究人员设计的耐铝SynCom在酸性土壤中通过质子化作用提高根际pH值，结合菌群胞外多糖螯合铝离子，使水稻根组织铝含量降低，同时激活解磷菌分泌草酸/柠檬酸溶解有机磷，使PhoD磷酸酶活性倍增，显著提高表层土壤磷有效性；此外，该菌群同步诱导水稻根系构型的优化，促进了植物在酸性土壤中根系和根毛的发育，形成浅层细根网络（浅根型）以高效获取活化磷^[107]。分子机制研究表明，SynCom可系统调控宿主养分信号网络。例如，大豆接种SynCom1后，磷酸盐饥饿响应基因（*PSR*）上调促进磷吸收，而硝酸盐转运基因下调引导氮分配优化，同时激活生长素响应通路驱动碳氮代谢重编程^[105]。在磷酸盐限制条件下，不同复杂性的SynCom增强了参与植物磷酸盐饥饿反应基因的转录，从而增加了植物对无机磷酸盐的吸收^[108]。

3 挑战与展望

农业合成生物学旨在理性设计与改造根际微生物，从而构建新型植物-微生物互作系统，以提升植物养分利用效率。尽管该领域展现出革命性的应用前景，但目前仍面临多维度、多层次的技术瓶颈，亟待取得系统性突破。工程微生物在复杂根际生态位的定植与竞争劣势是首要挑战，只有少数微生物接种剂成功商业化并在复杂的田间环境下持续有效^[109]。人工构建的固氮、溶磷等功

能菌株在进入自然土壤环境后，面临土著微生物群落对有限生态位点和碳源营养的激烈争夺，其生存优势常因实验室环境与田间原位生态环境的显著差异而被打破^[110]。根际环境中高度动态的pH值波动、水分胁迫及温度变化等因素，削弱了工程菌株的功能稳定性与适应性。更深层次的难点在于跨界生物互作的精准调控面临严峻的复杂性与不确定性，工程菌合成的类黄酮、脂几丁质寡糖（如Nod因子）等植物信号分子，在复杂的土壤生物网络中极易受到土著微生物的干扰降解或被植物错误识别，致使预设的共生信号通路传导紊乱或失效。尽管在大豆中已实现了氮固定与碳投入的最优能量平衡，但作物产量与生态系统之间的权衡仍是重大挑战^[111]。根际微生物通过固氮、溶磷等代谢活动为植物提供养分时，需要消耗植物光合作用产生的碳源作为能量。然而，若微生物的能量获取缺乏有效调控，则可能加剧植物的碳代谢压力，进而影响其正常生长发育。因此，系统性优化光合产物的能量分配，协同调控外源养分输入与植物光合产物利用效率之间的关系，不仅能有效避免资源浪费，还能保障作物产量，为农业绿色高效生产提供重要支撑。在追求多重养分协同优化时，工程菌群的设计也面临内在限制，单一菌株难以同时高效参与氮、磷、铁等多元素的循环过程，而多菌株协同体系又常因种间资源竞争或代谢抑制而出现功能冲突或稳定性不足。在微生物组工程尺度，理性设计的复杂性呈指数级上升，缺乏能够精确模拟和预测微生物间竞争、共生、拮抗等多维互作关系的系统性计算模型，导致人工设计的合成菌群在进入异质性极高的自然土壤后，其预设结构及功能网络往往迅速瓦解失衡。同时，微生物功能表达的时空精准调控至今仍是瓶颈，理想的养分释放模式需严格匹配植物需求高峰（如作物抽穗灌浆期），但现有基于光、热或根系分泌物响应的诱导表达系统普遍存在响应延迟、信号泄漏、背景噪声高等问题，限制了植物养分利用效率及环境适应能力。综上，这些相互交织的技术瓶颈共同塑造了农业合成生物学在赋能根际微生物驱动养分高效利用发展方面的限制条件。

合成微生物组的农业应用需平衡功能精准性

与生态稳健性之间的关系，其核心在于构建更智能、更适配的“植物-微生物-生态环境”协同系统。首先聚焦于工程菌设计升级与智能化，依托定向进化策略模拟根际复杂环境对功能菌株施加选择压力，以筛选获得兼具高效代谢功能与土著微生物竞争优势的进化菌株，此为提升田间环境适应性的底层基础。其次，推动工程菌模块化系统设计，精准集成养分代谢模块，根系靶向定植模块以及环境抗逆模块。在群落尺度层面，人工智能与系统生物学正驱动微生物组设计迈入智能化时代。基于机器学习和多组学整合分析，构建根系微生物组的网络拓扑模型，识别维持群落鲁棒性的核心互作模块，进而指导构建具备结构弹性与功能冗余性的合成菌群。最后，通过整合作物特异性适配平台，构建覆盖主要作物的遗传背景数据库，利用全基因组关联分析（GWAS）鉴定影响微生物定植的关键宿主基因，进而为其定制适配其遗传背景的特异性微生物组配方。总体而言，以上策略共同勾勒出农业合成生物学驱动根际微生物组发展的未来愿景，从单一工程菌的线性功能增强，到植物-微生物双向互作的系统重建，在最大限度维持农田生态系统健康的前提下，实现作物养分利用效率与农业可持续生产力的革命性突破。

参 考 文 献

- [1] LAMBERS H, RAVEN J A, SHAVER G R, et al. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2008, 23(2): 95-103.
- [2] SHI J C, WANG X L, WANG E T. Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: from genes to ecosystems [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2023, 74: 569-607.
- [3] YANG J, LAN L Y, JIN Y, et al. Mechanisms underlying legume-rhizobium symbioses[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(2): 244-267.
- [4] PANG Z Q, CHEN J, WANG T H, et al. Linking plant secondary metabolites and plant microbiomes: a review[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 621276.
- [5] VENTURI V, KEEL C. Signaling in the rhizosphere[J]. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(3): 187-198.
- [6] ZHOU X G, ZHANG J Y, KHASHI U RAHMAN M, et al. Interspecific plant interaction *via* root exudates structures the disease suppressiveness of rhizosphere microbiomes[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(5): 849-864.
- [7] YU P, HE X M, BAER M, et al. Plant flavones enrich rhizosphere *Oxalobacteraceae* to improve maize performance under nitrogen deprivation[J]. *Nature Plants*, 2021, 7(4): 481-499.
- [8] SINGH B K, HU H W, MACDONALD C A, et al. Microbiome-facilitated plant nutrient acquisition[J]. *Cell Host & Microbe*, 2025, 33(6): 869-881.
- [9] TRIVEDI P, LEACH J E, TRINGE S G, et al. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607-621.
- [10] GRIFFIN C, OZ M T, DEMIRER G S. Engineering plant-microbe communication for plant nutrient use efficiency[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2024, 88: 103150.
- [11] DAI R, ZHANG J Y, LIU F, et al. Crop root bacterial and viral genomes reveal unexplored species and microbiome patterns [J]. *Cell*, 2025, 188(9): 2521-2539.e22.
- [12] DONG Q Q, SU H J, SUN Y X, et al. Metagenomic insights into nitrogen cycling functional gene responses to nitrogen fixation and transfer in maize-peanut intercropping[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 47(12): 4557-4571.
- [13] ELIAS M, TANAKA M, SAKAI M, et al. C-terminal periplasmic domain of *Escherichia coli* quinoprotein glucose dehydrogenase transfers electrons to ubiquinone[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2001, 276(51): 48356-48361.
- [14] LIU Y, JIA B L, REN Y, et al. Bacterial social interactions in synthetic *Bacillus* consortia enhance plant growth[J]. *iMeta*, 2025, 4(4): e70053.
- [15] BERG G, KUSSTATSCHER P, ABDELFATTAH A, et al. Microbiome modulation-toward a better understanding of plant microbiome response to microbial inoculants[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 650610.
- [16] ERLACHER A, CARDINALE M, GROSCH R, et al. The impact of the pathogen *Rhizoctonia solani* and its beneficial counterpart *Bacillus amyloliquefaciens* on the indigenous lettuce microbiome[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 175.
- [17] JIANG W Y, BIKARD D, COX D, et al. RNA-guided editing of bacterial genomes using CRISPR-Cas systems[J]. *Nature Biotechnology*, 2013, 31(3): 233-239.
- [18] JOHNS N I, BLAZEJEWSKI T, GOMES A L, et al. Principles for designing synthetic microbial communities[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2016, 31: 146-153.
- [19] STENUIT B, AGATHOS S N. Deciphering microbial community robustness through synthetic ecology and molecular systems synecology[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2015, 33: 305-317.
- [20] HU J, WEI Z, FRIMAN V P, et al. Probiotic diversity enhances rhizosphere microbiome function and plant disease suppression

- [J]. *mBio*, 2016, 7(6): e01790-16.
- [21] WANG J J, LI R C, ZHANG H, et al. Beneficial bacteria activate nutrients and promote wheat growth under conditions of reduced fertilizer application[J]. *BMC Microbiology*, 2020, 20(1): 38.
- [22] WANG J, UWIRAGIYE Y, CAO M M, et al. Global land use change impacts on soil nitrogen availability and environmental losses[J]. *Environmental Science & Technology*, 2025, 59(33): 17595-17605.
- [23] HINSINGER P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review[J]. *Plant and Soil*, 2001, 237(2): 173-195.
- [24] GUERINOT M L, YI Y. Iron: nutritious, noxious, and not readily available[J]. *Plant Physiology*, 1994, 104(3): 815-820.
- [25] GALLOWAY J N, TOWNSEND A R, ERISMAN J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions[J]. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [26] YUE H, YUE W J, JIAO S, et al. Plant domestication shapes rhizosphere microbiome assembly and metabolic functions[J]. *Microbiome*, 2023, 11(1): 70.
- [27] XU H R, LIU W D, HE Y H, et al. Plant-root microbiota interactions in nutrient utilization[J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2025, 12(1): 16-26.
- [28] CRAINE J M, MORROW C, FIERER N. Microbial nitrogen limitation increases decomposition[J]. *Ecology*, 2007, 88(8): 2105-2113.
- [29] FONTAINE S, HENAULT C, AAMOR A, et al. Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(1): 86-96.
- [30] DAKORA F D, PHILLIPS D A. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments[J]. *Plant and Soil*, 2002, 245(1): 35-47.
- [31] LIU S B, HE F K, KUZUYAKOV Y, et al. Nutrients in the rhizosphere: a meta-analysis of content, availability, and influencing factors[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 826: 153908.
- [32] SCHALK I J. Bacterial siderophores: diversity, uptake pathways and applications[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2025, 23(1): 24-40.
- [33] FAN X Y, GE A H, QI S S, et al. Root exudates and microbial metabolites: signals and nutrients in plant-microbe interactions [J]. *Science China Life Sciences*, 2025, 68(8): 2290-2302.
- [34] KUYPERS M M M, MARCHANT H K, KARTAL B. The microbial nitrogen-cycling network[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(5): 263-276.
- [35] CHENG S S, GONG X, XUE W F, et al. Evolutionarily conserved core microbiota as an extended trait in nitrogen acquisition strategy of herbaceous species[J]. *New Phytologist*, 2024, 244(4): 1570-1584.
- [36] YANG N, NESME J, RØDER H L, et al. Emergent bacterial community properties induce enhanced drought tolerance in *Arabidopsis*[J]. *NPJ Biofilms and Microbiomes*, 2021, 7: 82.
- [37] PORTER S S, DUPIN S E, DENISON R F, et al. Host-imposed control mechanisms in legume-rhizobia symbiosis[J]. *Nature Microbiology*, 2024, 9(8): 1929-1939.
- [38] PRIYA H, DHAR D W, SINGH R, et al. Co-cultivation approach to decipher the influence of nitrogen-fixing *Cyanobacterium* on growth and N uptake in rice crop[J]. *Current Microbiology*, 2022, 79(2): 53.
- [39] HUREK T, REINHOLD-HUREK B. *Azoarcus* sp. strain BH72 as a model for nitrogen-fixing grass endophytes[J]. *Journal of Biotechnology*, 2003, 106(2-3): 169-178.
- [40] WALLER S, WILDER S L, SCHUELLER M J, et al. Examining the effects of the nitrogen environment on growth and N₂-fixation of endophytic *Herbaspirillum seropedicae* in maize seedlings by applying ¹⁴C radiotracing[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(8): 1582.
- [41] STEENHOUDT O, VANDERLEYDEN J. *Azospirillum*, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2000, 24(4): 487-506.
- [42] HASKETT T L, PARAMASIVAN P, MENDES M D, et al. Engineered plant control of associative nitrogen fixation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(16): e2117465119.
- [43] ZHANG L Y, ZHANG M L, HUANG S Y, et al. A highly conserved core bacterial microbiota with nitrogen-fixation capacity inhabits the xylem sap in maize plants[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 3361.
- [44] VAN DEYNZE A, ZAMORA P, DELAUX P M, et al. Nitrogen fixation in a Landrace of maize is supported by a mucilage-associated diazotrophic microbiota[J]. *PLoS Biology*, 2018, 16(8): e2006352.
- [45] CALVO P, ZEBELO S, MCNEAR D, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria induce changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression of nitrate and ammonium uptake genes[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2019, 14(1): 224-231.
- [46] CHEN Y, LI Y C, FU Y S, et al. The beneficial rhizobacterium *Bacillus velezensis* SQR9 regulates plant nitrogen uptake via an endogenous signaling pathway[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(11): 3388-3400.
- [47] MCGRATH J W, CHIN J P, QUINN J P. Organophosphonates revealed: new insights into the microbial metabolism of ancient molecules[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11(6): 412-419.
- [48] GROSS A, LIN Y, WEBER P K, et al. The role of soil redox conditions in microbial phosphorus cycling in humid tropical

- forests[J]. *Ecology*, 2020, 101(2): e02928.
- [49] LIANG J L, LIU J, JIA P, et al. Novel phosphate-solubilizing bacteria enhance soil phosphorus cycling following ecological restoration of land degraded by mining[J]. *The ISME Journal*, 2020, 14(6): 1600-1613.
- [50] BILLAH M, KHAN M, BANO A, et al. Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: keys for sustainable agriculture [J]. *Geomicrobiology Journal*, 2019, 36(10): 904-916.
- [51] ZHAO B Y, JIA X Q, YU N, et al. Microbe-dependent and independent nitrogen and phosphate acquisition and regulation in plants[J]. *New Phytologist*, 2024, 242(4): 1507-1522.
- [52] DE ZUTTER N, AMEYE M, VERMEIR P, et al. Innovative rhizosphere-based enrichment under P-limitation selects for bacterial isolates with high-performance P-solubilizing traits [J]. *Microbiology Spectrum*, 2022, 10(6): e02052-22.
- [53] SINGH S K, WU X X, SHAO C Y, et al. Microbial enhancement of plant nutrient acquisition[J]. *Stress Biology*, 2022, 2(1): 3.
- [54] SHAO J H, MIAO Y Z, LIU K M, et al. Rhizosphere microbiome assembly involves seed-borne bacteria in compensatory phosphate solubilization[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 159: 108273.
- [55] PANG F, LI Q, SOLANKI M K, et al. Soil phosphorus transformation and plant uptake driven by phosphate-solubilizing microorganisms[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1383813.
- [56] LIU J P, XU W F, ZHANG Q, et al. OsPHR2-mediated recruitment of *Pseudomonadaceae* enhances rice phosphorus uptake[J]. *Plant Communications*, 2024, 5(8): 100930.
- [57] LIU C, BAI Z, LUO Y, et al. Multiomics dissection of *Brassica napus* L. lateral roots and endophytes interactions under phosphorus starvation[J]. *Nature Communications*, 2024, 15 (1): 9732.
- [58] HARBORT C J, HASHIMOTO M, INOUE H, et al. Root-secreted coumarins and the microbiota interact to improve iron nutrition in *Arabidopsis*[J]. *Cell Host & Microbe*, 2020, 28(6): 825-837.e6.
- [59] WANG N Q, WANG T Q, CHEN Y, et al. Microbiome convergence enables siderophore-secreting-rhizobacteria to improve iron nutrition and yield of peanut intercropped with maize[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 839.
- [60] ZAMILOUDIS C, KORTELAND J, VAN PELT J A, et al. Rhizobacterial volatiles and photosynthesis-related signals coordinate MYB72 expression in *Arabidopsis* roots during onset of induced systemic resistance and iron-deficiency responses[J]. *The Plant Journal*, 2015, 84(2): 309-322.
- [61] PRITY S A, SAJIB S A, DAS U, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi mitigate Fe deficiency symptoms in sorghum through phytosiderophore-mediated Fe mobilization and restoration of redox status[J]. *Protoplasma*, 2020, 257(5): 1373-1385.
- [62] ZHANG P F, JIN T, KUMAR SAHU S, et al. The distribution of tryptophan-dependent indole-3-acetic acid synthesis pathways in bacteria unraveled by large-scale genomic analysis [J]. *Molecules*, 2019, 24(7): 1411.
- [63] NETT R S, MONTANARES M, MARCASSA A, et al. Elucidation of gibberellin biosynthesis in bacteria reveals convergent evolution[J]. *Nature Chemical Biology*, 2017, 13 (1): 69-74.
- [64] SALAZAR-CEREZO S, MARTÍNEZ-MONTIEL N, GARCÍA-SÁNCHEZ J, et al. Gibberellin biosynthesis and metabolism: a convergent route for plants, fungi and bacteria[J]. *Microbiological Research*, 2018, 208: 85-98.
- [65] HAYASHI S, GRESSHOFF P M, FERGUSON B J. Mechanistic action of gibberellins in legume nodulation[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2014, 56(10): 971-978.
- [66] GROBKINSKY D K, TAFNER R, MORENO M V, et al. Cytokinin production by *Pseudomonas fluorescens* G20-18 determines biocontrol activity against *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis*[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 23310.
- [67] NUMAN M, BASHIR S, KHAN Y, et al. Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants: a review[J]. *Microbiological Research*, 2018, 209: 21-32.
- [68] CONWAY J M, WALTON W G, SALAS-GONZÁLEZ I, et al. Diverse MarR bacterial regulators of auxin catabolism in the plant microbiome[J]. *Nature Microbiology*, 2022, 7(11): 1817-1833.
- [69] PACESA M, PELEA O, JINEK M. Past, present, and future of CRISPR genome editing technologies[J]. *Cell*, 2024, 187(5): 1076-1100.
- [70] CHEN L, ZHANG S, XUE N N, et al. Engineering a precise adenine base editor with minimal bystander editing[J]. *Nature Chemical Biology*, 2023, 19(1): 101-110.
- [71] XU P Y, SAITO M, FAURE G, et al. Structural insights into the diversity and DNA cleavage mechanism of Fanzor[J]. *Cell*, 2024, 187(19): 5238-5252.e20.
- [72] WEI Y H, GAO P F, PAN D, et al. Engineering eukaryotic transposon-encoded Fanzor2 system for genome editing in mammals[J]. *Nature Chemical Biology*, 2025. (2025-05-20) [2025-09-01]. <https://doi.org/10.1038/s41589-025-01902-7>.
- [73] HUA Y, TAY N E S, YE X J, et al. Protein editing using a coordinated transposition reaction[J]. *Science*, 2025, 388 (6742): 68-74.
- [74] DIXON R A, POSTGATE J R. Genetic transfer of nitrogen fixation from *Klebsiella pneumoniae* to *Escherichia coli*[J]. *Nature*, 1972, 237(5350): 102-103.
- [75] TEMME K, ZHAO D H, VOIGT C A. Refactoring the nitrogen fixation gene cluster from *Klebsiella oxytoca*[J].

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(18): 7085-7090.
- [76] WANG L Y, ZHANG L H, LIU Z Z, et al. A minimal nitrogen fixation gene cluster from *Paenibacillus* sp. WLY78 enables expression of active nitrogenase in *Escherichia coli*[J]. PLoS Genetics, 2013, 9(10): e1003865.
- [77] LI X X, LIU Q, LIU X M, et al. Using synthetic biology to increase nitrogenase activity[J]. Microbial Cell Factories, 2016, 15: 43.
- [78] ZHANG T, YAN Y L, HE S, et al. Involvement of the ammonium transporter AmtB in nitrogenase regulation and ammonium excretion in *Pseudomonas stutzeri* A1501[J]. Research in Microbiology, 2012, 163(5): 332-339.
- [79] 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.
- [80] COMPANT S, CASSAN F, KOSTIĆ T, et al. Harnessing the plant microbiome for sustainable crop production[J]. Nature Reviews Microbiology, 2025, 23(1): 9-23.
- [81] WEN A, HAVENS K L, BLOCH S E, et al. Enabling biological nitrogen fixation for cereal crops in fertilized fields [J]. ACS Synthetic Biology, 2021, 10(12): 3264-3277.
- [82] 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.
- [83] 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.
- [84] HE W S, BURÉN S, BAYSAL C, et al. Nitrogenase cofactor maturase NifB isolated from transgenic rice is active in FeMo-co synthesis[J]. ACS Synthetic Biology, 2022, 11(9): 3028-3036.
- [85] ALORI E T, GLICK B R, BABALOLA O O. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 971.
- [86] BUCH A, ARCHANA G, NARESH KUMAR G. Heterologous expression of phosphoenolpyruvate carboxylase enhances the phosphate solubilizing ability of fluorescent pseudomonads by altering the glucose catabolism to improve biomass yield[J]. Bioresource Technology, 2010, 101(2): 679-687.
- [87] ADHIKARY H, SANGHAVI P B, MACWAN S R, et al. Artificial citrate operon confers mineral phosphate solubilization ability to diverse fluorescent pseudomonads[J]. PLoS One, 2014, 9(9): e107554.
- [88] 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.
- [89] LIU Y P, SHU X, CHEN L, et al. Plant commensal type VII secretion system causes iron leakage from roots to promote colonization[J]. Nature Microbiology, 2023, 8(8): 1434-1449.
- [90] CHEN J W, ZHANG X, KUANG M, et al. Endophytic *Enterobacter* sp. YG-14 mediated arsenic mobilization through siderophore and its role in enhancing phytostabilization[J]. Journal of Hazardous Materials, 2024, 465: 133206.
- [91] DE SOUZA R S C, ARMANHI J S L, ARRUDA P. From microbiome to traits: designing synthetic microbial communities for improved crop resiliency[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 1179.
- [92] XI H C, NIE X Q, GAO F, et al. A bacterial spermidine biosynthetic pathway *via* carboxyaminopropylagmatine[J]. Science Advances, 2023, 9(43): eadj9075.
- [93] SHEN J Y, WANG M X, WANG E T. Exploitation of the microbiome for crop breeding[J]. Nature Plants, 2024, 10(4): 533-534.
- [94] VORHOLT J A, VOGEL C, CARLSTRÖM C I, et al. Establishing causality: opportunities of synthetic communities for plant microbiome research[J]. Cell Host & Microbe, 2017, 22(2): 142-155.
- [95] JING J Y, GARBEVA P, RAAIJMAKERS J M, et al. Strategies for tailoring functional microbial synthetic communities[J]. The ISME Journal, 2024, 18(1): wrac049.
- [96] LAWSON C E, HARCOTBE W R, HATZENPICHLER R, et al. Common principles and best practices for engineering microbiomes[J]. Nature Reviews Microbiology, 2019, 17(12): 725-741.
- [97] WANG W, XIA Y W, ZHANG P P, et al. Narrow-spectrum resource-utilizing bacteria drive the stability of synthetic communities through enhancing metabolic interactions[J]. Nature Communications, 2025, 16: 6088.
- [98] KAUR S, EGIDI E, QIU Z G, et al. Synthetic community improves crop performance and alters rhizosphere microbial communities[J]. Journal of Sustainable Agriculture and Environment, 2022, 1(2): 118-131.
- [99] CHAI Y N, GE Y F, STOERGER V, et al. High-resolution phenotyping of sorghum genotypic and phenotypic responses to low nitrogen and synthetic microbial communities[J]. Plant, Cell & Environment, 2021, 44(5): 1611-1626.
- [100] NIU B, PAULSON J N, ZHENG X Q, et al. Simplified and representative bacterial community of maize roots[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(12): E2450-E2459.
- [101] XUN W B, REN Y, YAN H, et al. Sustained inhibition of maize seed-borne *Fusarium* using a *Bacillus*-dominated rhizospheric stable core microbiota with unique cooperative

- patterns[J]. *Advanced Science*, 2023, 10(5): 2205215.
- [102] QIAO Y Z, WANG Z D, SUN H, et al. Synthetic community derived from grafted watermelon rhizosphere provides protection for ungrafted watermelon against *Fusarium oxysporum* via microbial synergistic effects[J]. *Microbiome*, 2024, 12(1): 101.
- [103] XU X M, DINESEN C, PIOPPI A, et al. Composing a microbial symphony: synthetic communities for promoting plant growth[J]. *Trends in Microbiology*, 2025, 33(7): 738-751.
- [104] NORTHEN T R, KLEINER M, TORRES M, et al. Community standards and future opportunities for synthetic communities in plant-microbiota research[J]. *Nature Microbiology*, 2024, 9(11): 2774-2784.
- [105] WANG C H, LI Y J, LI M J, et al. Functional assembly of root-associated microbial consortia improves nutrient efficiency and yield in soybean[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(6): 1021-1035.
- [106] LI Y J, LI R R, LIU R, et al. A simplified SynCom based on core-helper strain interactions enhances symbiotic nitrogen fixation in soybean[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2025, 67(6): 1582-1598.
- [107] LIU C Y, JIANG M T, YUAN M M, et al. Root microbiota confers rice resistance to aluminium toxicity and phosphorus deficiency in acidic soils[J]. *Nature Food*, 2023, 4(10): 912-924.
- [108] CASTRILLO G, TEIXEIRA P J P L, PAREDES S H, et al. Root microbiota drive direct integration of phosphate stress and immunity[J]. *Nature*, 2017, 543(7646): 513-518.
- [109] HASKETT T L, TKACZ A, POOLE P S. Engineering rhizobacteria for sustainable agriculture[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(4): 949-964.
- [110] OFEK M, VORONOV-GOLDMAN M, HADAR Y, et al. Host signature effect on plant root-associated microbiomes revealed through analyses of resident vs. active communities[J]. *Environmental Microbiology*, 2014, 16(7): 2157-2167.
- [111] ZHONG X B, WANG J, SHI X L, et al. Genetically optimizing soybean nodulation improves yield and protein content[J]. *Nature Plants*, 2024, 10(5): 736-742.



通讯作者: 张瑞福(1974—),男,教授,博士生导师。研究方向为根际微生物与生物肥料、农业有机废弃物微生物降解转化与有机肥料等。

E-mail: rfzhang@njau.edu.cn



第一作者: 郑雷(1995—),男,博士研究生。研究方向为根际微生物功能解析与植物养分吸收调控。

E-mail: zzzl@stu.njau.edu.cn