

DOI: 10.11766/trxb202310140417

荀卫兵, 张瑞福, 沈其荣. 根际微生物组功能补偿装配的概念、内涵和展望[J]. 土壤学报, 2024, 61 (6): 1481–1491.

XUN Weibing, ZHANG Ruifu, SHEN Qirong. Functional Compensatory Assembly of Rhizosphere Microbiome: Concept, Content, and Outlook[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61 (6): 1481–1491.

根际微生物组功能补偿装配的概念、内涵和展望*

荀卫兵[†], 张瑞福, 沈其荣

(南京农业大学资源与环境科学学院/江苏省固体有机废弃物资源化高技术研究重点实验室, 南京 210095)

摘要: 根际微生物组能通过活化根区养分、增强植物耐逆和抗病能力等功能促进植物生长和健康, 充分挖掘根际微生物组的功能, 是支撑农业绿色发展的重要途径。系统解析作物根际微生物组的装配过程、作用机制和调控机理是增强农业生态系统服务功能和促进作物增产提质增效的重要前提。植物在不同环境中均能招募特定的对自身生长有利的功能微生物定殖, 因此植物应对环境压力的功能需求与其根际微生物组的功能特征之间是内在关联的, 本文将这种根际微生物组装配过程中通过其特定功能“补偿”作物应对环境压力所“需求”的功能, 称为根际微生物组“功能补偿”装配。本文重点梳理根际微生物组功能补偿装配概念形成的 4 个阶段: (1) 根际微生物组装配理论的发展与现状; (2) 根际微生物组的结构特征和影响因素; (3) 根际微生物组的功能特征与作用机制; (4) 根际微生物组功能补偿装配的概念与内涵。在此基础上, 提出根际微生物组功能补偿促进作物健康高产和农业资源高效的研究方向, 强调了未来需要系统揭示根际微生物组的功能补偿机制和调控途径, 完善功能补偿装配理论体系, 并将其纳入土壤质量评价和诊断体系中, 为推动我国农业绿色转型提供新思路。

关键词: 根际; 微生物组; 群落结构与功能; 装配理论; 功能补偿装配

中图分类号: S154.3 文献标志码: A

Functional Compensatory Assembly of Rhizosphere Microbiome: Concept, Content, and Outlook

XUN Weibing[†], ZHANG Ruifu, SHEN Qirong

(College of Resources and Environmental Sciences/Jiangsu Key Laboratory of Solid Organic Waste Utilization, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: The rhizosphere microbiome can strongly promote plant growth and health by increasing nutrient availability, enhancing plant stress tolerance, and improving disease resistance. It has become an important pathway to support the development of green agriculture to fully exploit the plant-beneficial functions of the rhizosphere microbiome. Therefore, there is a great need to systematically investigate the assembly processes and functional and regulation mechanisms of the rhizosphere microbiome, to enhance the ecosystem service functionality and promote the productivity, quality, and nutrient use efficiency of

* 国家重点研发计划项目 (2021YFD1900300)、国家自然科学基金项目 (42277293) 和中央高校基本科研业务费专项资金 (KYT2023001) 资助 Supported by the National Key Research and Development Program (No. 2021YFD1900300), the National Natural Science Foundation of China (No. 42277293), and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (No. KYT2023001)

[†] 通讯作者 Corresponding author

作者简介: 荀卫兵 (1990—), 男, 江苏泰州人, 博士, 教授, 主要从事根际微生物组互动与调控。E-mail: xunwb@njau.edu.cn

收稿日期: 2023–10–14; 收到修改稿日期: 2024–01–08; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2024–05–17

crops. Plants have the capability of recruiting specific functional microbes that are advantageous for their growth under diverse environmental conditions. As such, a fundamental correlation presents between the functional requirements of plants to adapt to environmental stresses and the functional features of the rhizosphere microbiome. We defined this trait, of which the rhizosphere microbiome-derived specific functions compensate the functional requirements of the host plant, as the “functional compensatory assembly” of the rhizosphere microbiome. In this review, we introduced this concept in four stages: (1) the development and current status of rhizosphere microbiome assembly concept, (2) the structural features and impacting factors of rhizosphere microbiome, (3) the functional characteristics of rhizosphere microbiome and their mechanisms in promoting plant growth, and (4) the concept and intension of functional compensatory assembly of rhizosphere microbiome. Firstly, three models of “two-step selection”, “multistep selection”, and “amplification selection” have been proposed to describe the compositional assembly process of the rhizosphere microbiome. These models demonstrate that the rhizosphere microbiome assembly process is a selective enrichment process of the soil microbiome under rhizodeposition. Secondly, it has been established that the composition of the rhizosphere microbiome is primarily influenced by soil properties and plant genotypes. Presently, there is a growing interest in identifying and clarifying the crucial host genes that can regulate the colonization of specific microbial taxa through microbiome genome-wide association studies (mGWAS) between the host plant’s genetic and the rhizosphere microbiome. Thirdly, the interaction between the rhizosphere functional microbes and the host plant under various environmental conditions has been extensively researched. Briefly, plant recruits specific functional microbes in the rhizosphere by releasing specific exudates, while enriched functional microbes can also promote the plants’ resistance to environmental stress through diverse approaches. Finally, the concept of the functional compensation assembly of rhizosphere microbiome was introduced. We elaborated on the content of functional compensation assembly, covering its condition and object, process and mechanism, regulation, and application strategy. To summarize, we highlighted the potential for enhancing resource utilization efficiency and promoting crop growth and health by increasing the functional compensation ability of the rhizosphere microbiome. However, although our fundament research achievement is growing exponentially, there is much to study before fully exploiting the plant beneficial functions of the rhizosphere microbiome. We encourage exploration of the mechanisms of functional compensation and exploit strategies of rhizosphere microbiome, improve the theoretical framework of the functional compensation assembly, and incorporate it into the soil quality assessment and diagnosis system. This review could present a theoretical basis to enhance the efficiency of resource utilization and crop productivity, hence providing new insights for promoting the green transition of agriculture.

Key words: Rhizosphere; Microbiome; Community structure and function; Assembly concept; Functional compensatory assembly

根际 (Rhizosphere) 是指植物根系周围受到根系活动影响, 其理化性质和生物活性与土体土壤明显不同的狭小土壤区域。根际是生态系统中土壤和根系互联互通的关键桥梁, 是物质、能量流动和信息交换的核心场所。根际富集了大量的微生物类群, 这些微生物的集合统称根际微生物组。根际微生物组不仅能参与土壤生物化学过程, 如养分循环和有机碳周转, 还能通过产生各种植物激素或信号物质调控植物生长, 因此也被称为植物的第二基因组^[1]。近年来, 微生物群落基因组测序、宏培养组、合成菌群研究体系等方法的建立极大推动了根际微生物组结构和功能的研究, 对模式植物 (拟南芥)^[2]、

粮食作物 (水稻、小麦、玉米等)^[3-5] 和经济作物 (番茄、香蕉、柑橘等)^[6-8] 等植物的根际微生物组均有了比较深入的解析。研究发现植物根际除了一些有害微生物外, 更多的有益微生物类群能通过提高植物养分获取、增强植物抵抗病害和促进植物耐受胁迫等途径提高作物生长和健康^[9]。利用多种根际可培养益生微生物开发了各类生物产品, 包括生物菌剂、生物活性物质、生物有机肥等, 已在促进农业生产上作出了重要贡献^[10-12], 但是对根际有益微生物功能的挖掘仍然有巨大的潜力和空间。因此, 系统梳理根际微生物组在植物根际的装配过程 (Assembly process), 揭示根际微生物组的结构组成

特征，阐明根际微生物组功能的调控机理，将有助于利用根际微生物组提高作物生产力。

根际微生物组的结构在不同土壤环境和不同作物类型（或基因型）之间存在明显差异^[3]，但植物在不同胁迫环境中均能招募特定的对自身生长有利的功能微生物定殖，例如玉米在磷有效性低的土壤中定向强化根际溶磷微生物的定殖^[13]，番茄在受土传病原菌感染时选择性富集根际拮抗功能微生物^[6]，水稻在盐胁迫土壤中招募的根际微生物能提高其耐盐能力^[14-15]。因此，植物应对环境压力的功能需求与其根际微生物组的功能特征之间是内在关联的，本文将这种根际微生物组装配过程中通过其特定功能“补偿”作物应对环境压力所“需求”功能的现象，称为“功能补偿”（Functional compensation）。然而，目前针对根际微生物组功能的研究才刚刚起步，在初步了解一些根际微生物功能类群作用特征背景下，对根际环境中微生物-土壤、微生物-微生物、微生物-植物之间的互作机制和调控机理仍知之甚少。本文重点阐述了根际微生物组功能补偿装配概念的四个方面：（1）根际微生物组装配理论的发展与现状；（2）根际微生物组的结构特征和影响因素；（3）根际微生物组的功能特征与作用机制；（4）根际微生物组功能补偿装配的概念与内涵。在此基础上，呼吁和鼓励学科交叉，完善根际微生物组功能补偿装配理论体系，揭示功能补偿的机制和调控特征，以期为健康土壤培育和作物高产优质提供理论依据和调控思路。

1 根际微生物组装配理论的发展与现状

根际微生物的研究最初是通过可培养类群来评估群落结构和功能多样性的，包括后来开发的指纹识别方法（Fingerprinting methods）和微阵列基因芯片分析技术（Microarray analysis）等，均已初步明确了根际效应（Rhizosphere effect）的存在，即植物会对土壤微生物组进行选择富集^[16-17]。随着分子生物学技术的发展，高通量扩增子测序技术（High-throughput amplicon pyrosequencing）于 2010 年首次应用于橡树根际微生物群落分析中^[18]。自此，先后在多种作物中证实了根际效应的存在，所有研究均发现能在根际富集类群大多来源于变形菌门（Proteobacteria）、拟杆菌门（Bacteroidetes）、放线菌

门（Actinobacteria）和厚壁菌门（Firmicutes）等^[19-20]。2012 年，Lundberg 等^[2]和 Bulgarelli 等^[21]首次系统分析了拟南芥不同基因型在不同土壤中形成的根际微生物组的结构差异，发现根际微生物组成主要受到土壤微生物组成的影响，而宿主基因型的影响虽然很显著但整体较弱。基于前人的研究结果，Bulgarelli 等^[22]于 2013 年首先提出了一个“两步选择”模型（Two-step selection model），该模型第一步选择是根际沉积物（Rhizodeposits）产生的底物选择作用驱动根际微生物群落装配，第二步选择是宿主基因型主导的根系内生微生物群落选择过程（图 1）。随后，Edwards 等^[4]将植物根系界面划分为根际、根表（Rhizoplane）和根内（Endosphere）三个空间格局，在此基础上提出了“多步选择”模型（Multistep selection model），即微生物从土体土壤进入根内需要三步甚至多步的逐级选择过程，该过程扩展了微生物与根系在根表界面直接物理接触的选择性，这种选择性主要由微生物的生物膜（Biofilm）形成能力和一些与植物相关的分子信号、根分泌物、植物细胞壁成分和膜蛋白等多种因素决定，共同导致了微生物物种多样性从土体土壤到根内呈现逐步下降的趋势。

根际效应不仅促进了微生物组成方面的选择性富集，而且在微生物数量上有显著的提升作用。以上的装配模型仅从微生物的物种多样性和相对丰度角度进行了总结和描述，但是忽视了根际微生物绝对数量的优势，因此，Wang 等^[23]进一步提出了根际微生物装配的“扩增-选择”模型（Amplification-selection model）。该模型认为，主要的类群在根际沉积物的作用下均会获得数量上的大幅“扩增”，然后宿主植物再对扩增的微生物进行筛选，最终形成特异的根际微生物群落。尽管“扩增-选择”模型已经在物种数量角度进行了提升，根际微生物组的装配模型依然局限在物种组成层次，并未考虑微生物组的功能性状。

2 根际微生物组的结构特征和影响因素

植物将一部分光合作用产物以根系分泌物的形式释放到根际环境中，这些易被微生物利用的高质量碳源有利于快速生长的 r 策略型微生物（r-strategists）在根际定殖，其中变形菌门在根际的相对丰度最高，

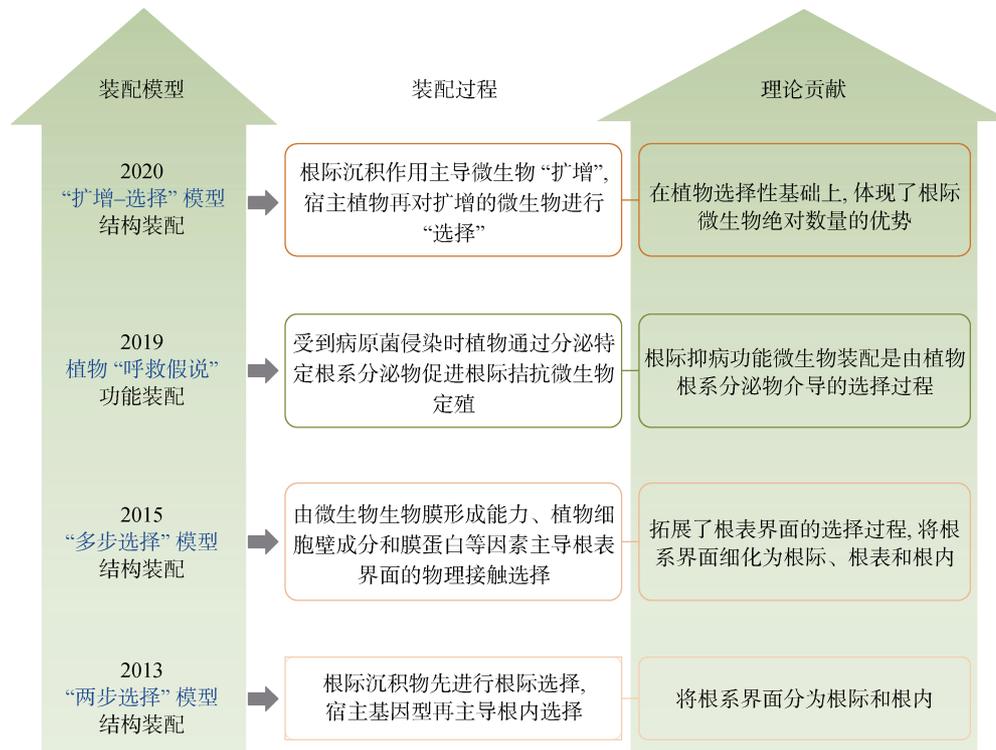


图1 根际微生物组装配理论的发展过程

Fig. 1 Development of the rhizosphere microbiome assembly concept

其次是放线菌门、拟杆菌门和厚壁菌门。这种微生物选择性富集导致的群落结构变化会影响群落功能组成，基因组分析表明与土壤微生物组相比，根际微生物组中参与有机化合物转化和固氮等过程相关的基因丰度显著提高，而硝化作用等过程相关的基因丰度则显著降低^[24]。

根际微生物组的物种组成受到土壤性质、母质类型、土地利用方式、气候条件和植物类型等多种因素的影响。土壤微生物是根际微生物最重要的“种子库”（Seed bank），不同地理格局分布的土壤母质类型不同，同一土壤经过不同耕作或利用方式之后理化性质也不同，土壤酸碱度、元素含量和组成、温湿度等性质的差异均会影响微生物“种子库”的组成^[25-27]。研究表明，土壤 pH、有机碳含量和氧分压等因素是土壤微生物结构和活性的最关键驱动因素^[28]，如土壤 pH 能影响土壤中绝大部分生物化学过程，是对土壤微生物影响最广泛的因素之一，很多区域尺度或全球范围的微生物多样性和组成研究均发现土壤 pH 是决定微生物分布的最关键解释因子^[25-29]，因此母质类型和土地利用方式等均可以通过改变土壤性质驱动土壤微生物组的结构演替，从

而影响根际微生物组装配的起始群落组成^[30-31]。当然，植物种子内生的微生物也是根际微生物组的重要来源之一，对促进子代生长和健康也有非常重要的作用，但由于其在植物生活史中的数量和多样性均相对较低，目前尚未引起足够的重视^[32-34]。

除了土壤性质，植物基因型控制了根际微生物的选择过程，因此也是根际微生物组装配的重要决定因素。Lundberg 等^[2]分析了不同基因型拟南芥的根际微生物组的结构差异，证明了根际微生物组中有一小部分核心微生物是受宿主基因控制的。宿主基因可以通过控制特定分泌物的合成和分泌影响根际沉积过程，从而影响根际微生物组成^[35-36]。例如，根系分泌的一些三萜类^[37-38]、黄酮类^[39]化合物，可以影响根际微生物的碳源代谢特征和互作关系，促进芽孢杆菌属（*Bacillus*）、肠杆菌属（*Enterobacter*）、草酸杆菌科（*Oxalobacteraceae*）等益生菌在根际定殖。这些受植物基因控制的根际微生物类群可能存在一定的宿主偏好性，即其在同源宿主根际的定殖能力会远高于在远缘宿主根际定殖^[40]。然而，这种紧密的互作关系可能会在作物驯化过程中因为某些关键基因丢失而衰减^[41]，研究表明在高产玉米

品种驯化过程中根际微生物组参与氮高效利用的微生物类群减少，而与氮损失相关的类群增加^[42]。近几年，已有大量研究通过植物第一基因组和第二基因组关联分析，鉴定和明确了一些能调控根际微生物组特定类群定殖的关键宿主基因^[43-46]。

气候条件可以同时通过影响土壤性质和植物生理特征影响根际微生物装配。干旱能促进根际富集与铁转运和代谢相关的放线菌^[47]，还能富集一些具有生长素合成功能的类芽孢杆菌科（*Paenibacillaceae*）

和黄杆菌科（*Flavobacteriaceae*）等植物益生菌，促进根际土壤形成耐受干旱胁迫的根鞘结构^[48]。光照强度能影响植物生长-防御权衡（Growth-defence trade-off）及其与根际微生物组之间的信号调控关系，拟南芥在弱光照条件下装配的根际微生物组可以通过依赖转录因子MYC2的调控过程增强地上部的生长能力并降低其防御能力，从而缓解植物在弱光照条件下的生长限制^[49]。因此，根际微生物组的装配过程归根结底是受到土壤性质和植物基因型的影响（图2）。

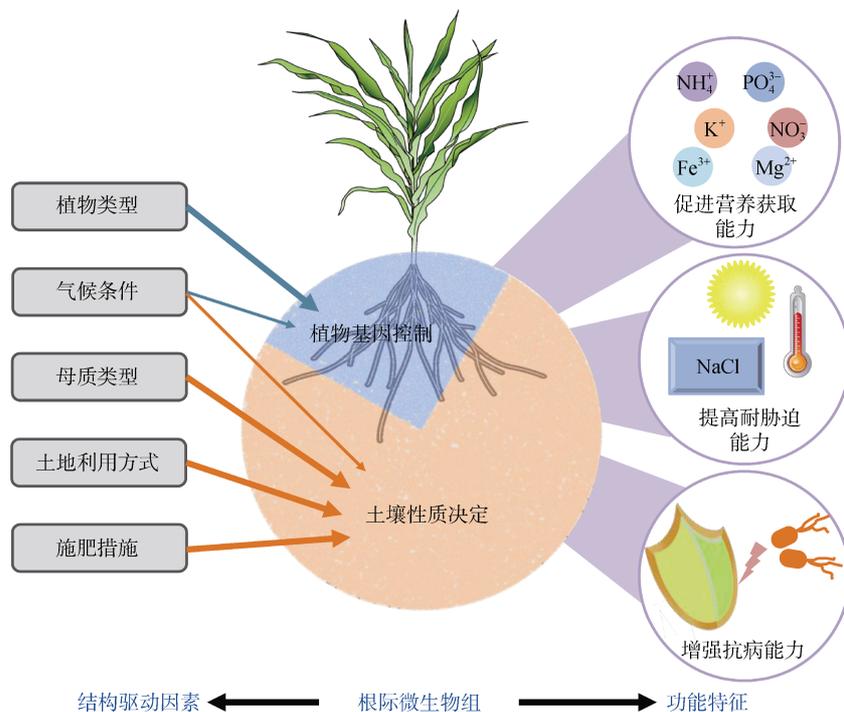


图2 根际微生物组装配的影响因素和功能特征

Fig. 2 Compositional impacting factors and functional characteristics of the rhizosphere microbiome

3 根际微生物组的功能特征与作用机制

根际微生物对植物生长发育具有重要的促进作用（图2），尤其是在促进植物矿质营养吸收、增强植物抗病性、提高植物耐受非生物胁迫能力等方面^[9]。过去大都集中在根际微生物组物种组成特征的描述性研究，而随着微生物培养组技术发展^[50]，根际微生物特定功能类群与植物之间的互作特征和机制已经成为新的研究热点。然而目前只对一小部分根际微生物与植物的相互作用进行了深入研究，仍有很多微生物的功能特征和作用机制尚不清楚。

植物主要通过改变根系分泌物的组成和含量影响根际微生物组，相较于简单的初级代谢产物，结

构复杂的次级代谢产物在调控根际微生物组方面具有更强的特异性^[37]。植物能招募与其养分吸收能力匹配的根际功能微生物，水稻硝态氮高效吸收的品种会在根际富集参与有机氮矿化的微生物^[51]，玉米氮高效品种也能通过根系分泌的黄酮类化合物富集草酸杆菌科的微生物来提高其氮获取能力^[39]。在养分缺乏的土壤中，植物也能通过调控根际微生物功能类群丰度提高其养分获取能力。在缺氮土壤中，小麦根际会富集增强根际氮素转的微生物组^[52]。在缺磷土壤中，植物能通过内源磷饥饿响应（Phosphate starvation reaction, PSR）提高根际微生物组中具有溶磷^[13]、促进排根形成^[53]和激活根系磷吸收^[54]相关功能的微生物丰度；相比之下，随机组装的根际微

生物反而会加剧作物的磷饥饿胁迫^[55]。在铁营养缺乏时,拟南芥根系香豆素分泌量显著提高,从而调控根际微生物组成并改善植物铁营养状态^[56-57]。

在应对各种非生物或生物胁迫时,植物也能通过调控根际微生物组来增强其抵抗胁迫的能力。干旱胁迫下高粱根际富集的放线菌持有的铁代谢和转运功能可以有效补偿宿主铁转运蛋白的功能缺失^[47]。水稻耐盐相关的 *SST* 基因可以通过根系分泌的白芷素特异性富集戴氏菌属 (*Dyella*)、根瘤菌属 (*Rhizobium*)、硫单胞菌属 (*Thiomonas*) 等微生物类群,这些微生物能调控水稻 Na^+ 和 K^+ 吸收特征,从而降低水稻体内 Na^+ 积累并提高水稻的耐盐性^[14]。水稻在酸性土壤中生长时,其根际微生物能通过质子化过程将表面有机阴离子官能团与质子相互作用形成中性分子,从而缓解水稻酸铝胁迫^[58]。2019年, Rolfe 等^[59]提出植物“呼救假说”(Cry-for-help hypothesis),阐述了植物在受到病原生物侵染时通过分泌特定根系分泌物成分促进根际有益微生物定殖的过程。该假说在近几年的研究中已经得到了广泛认可^[7, 60],研究表明根际有益微生物可以通过直接作用方式保护植物健康,如小麦在受到土传真菌病原体立枯丝核菌 (*Rhizoctonia solani*) 侵染时,在根际富集的紫色杆菌 (*Janthinobacterium*) 等有益类群对病原菌具有较高的抑制活性^[61];玉米在受到种柄镰刀菌侵染时,在根际选择性富集的芽孢杆菌属可通过分泌芬芥素 (fengycin) 直接拮抗病原菌^[62]。此外,根际有益微生物也可以通过竞争资源等间接方式限制病原微生物生长,如番茄根际微生物组可以通过合成病原青枯菌 (*Ralstonia solanacearum*) 不能利用的铁载体来抑制病原菌生长^[63],一些有益黄杆菌可以通过高效的糖代谢能力限制病原菌的糖获取水平^[6],从而保护番茄植株免受侵染。总体而言,植物在面对环境压力时与根际微生物组之间存在密切的互作关系,植物可以通过特定的根系分泌物选择和促进根际关键功能微生物在根际定殖,这些有益微生物也能通过多种方式提高植物应对环境压力的能力。

4 根际微生物组功能补偿装配的概念

尽管根际微生物组装配的“两步选择”“多步选择”和“扩增-选择”模型已相继提出,但以上模型

均是基于对微生物组物种组成的描述性总结,未能体现微生物组的功能特征。植物的“呼救假说”从根际微生物组增强植物抑病能力的功能方面进行了剖析,但对于根际微生物组抑病功能之外的功能缺乏指导(图1)。

近年来针对根际微生物组的功能特征与互作机制的研究表明,在特定环境条件下植物似乎倾向于招募能增强其应对环境不利因素的功能微生物类群^[64],即植物在土壤养分供应不足时招募养分循环功能微生物,在受到土壤非生物胁迫时招募能增强其耐受逆境的功能微生物,在受到病原菌等生物胁迫时招募抑病功能微生物^[65]。这些研究共同证明了植物对根际微生物的选择并不是随机的,而是植物在不同环境条件下为实现最佳生长状态对根际微生物特定功能进行选择性的过程。Ren 等^[66]研究了植物在不同速效养分含量土壤中的根际微生物组功能特征,发现在低养分土壤中作物对根际微生物组中参与养分循环功能的微生物依赖程度较高,此时养分循环功能在群落整体功能中的重要性较高,且来源于假单胞菌属 (*Pseudomonas*) 和克雷伯菌属 (*Klebsiella*) 的两个关键的参与养分循环的功能细菌在根际的相对丰度可达 32.8%;而在高养分土壤中作物对根际微生物组中参与养分循环功能的微生物依赖程度较低,此时养分循环功能在群落整体功能中的重要性下降。进一步针对具体的养分循环功能研究发现^[13],在缺磷红壤中玉米种传的唐菖蒲伯克氏菌 (*Burkholderia gladioli*) 可以在根际补偿性定殖,其相对丰度可达 12.7%,且基因组中包含多个磷酸酶编码基因拷贝。以上研究表明根际微生物组的装配实质是植物与根际微生物组之间合作适应环境的互作结果。

本文在以上工作基础上总结并首次提出根际微生物组装配的功能补偿概念,即植物根际微生物组的装配过程是在功能上“补偿”植物在不同环境条件下功能需求(养分获取、耐逆和抗病)的过程(图3)。不同土壤环境中的微生物组在物种组成上有很大差异,但是微生物组在功能上是冗余的^[67],因此功能补偿不仅承认了物种组成的差异性和特异性,而且围绕植物生长和健康的目标总结了根际微生物组功能装配的一般性规律,这是对传统的根际微生物组结构装配理论的提升,是对植物“呼救假说”的扩展和延伸。

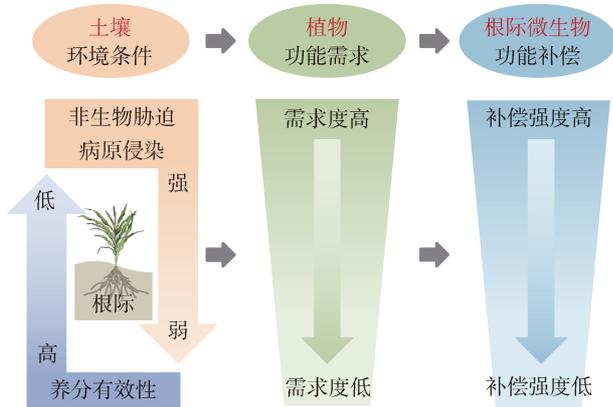


图3 根际微生物组功能补偿装配的概念框架

Fig. 3 Conceptual framework of functional compensatory assembly of the rhizosphere microbiome

5 根际微生物组功能补偿装配的内涵

5.1 根际微生物组功能补偿装配的条件与对象

在农业生态系统中，作物生长过程必然面临各种环境压力，这是土壤提供的生长条件与作物正常生长需求之间的解耦状态。作物自身虽然有各种响应不利环境的调节机制，但过度响应会影响作物生长，甚至导致产量下降^[68-69]，根际微生物组的功能可以有效补偿作物的功能需求，从而调节作物在生长和环境响应之间的权衡与能量分配^[49]。因此，作物的生长和健康需要根际微生物组的功能补偿，而根际微生物组的功能补偿影响了作物的生长和健康。

5.2 根际微生物组功能补偿装配的过程与机制

根际微生物组的功能补偿包括特定功能类群的招募和补偿性定殖，以及功能补偿性表达三个过程。特定功能类群的筛选过程主要通过根系分泌物中的次级代谢产物进行，具有较强的特异性^[14, 38-39]。微生物补偿性定殖及其功能补偿性表达这两个过程更注重激活菌株生长和功能基因表达，主要依赖根系分泌物中的简单碳源（活性小分子有机碳）进行调控^[60, 70]。此外，作物在不同生长阶段对土壤养分和其他胁迫条件的响应能力不同，导致作物对根际微生物组的功能补偿需求也会有所不同。研究表明，作物可以通过调节根系分泌物组成来调控根际微生物组的结构，在营养生长期招募更高效提供矿质养分的根际微生物组^[71]。不仅如此，对一些多功能的根际益生菌，作物还能通过特定根系分泌物组分定

向激活特定益生功能表达，实现根际微生物补偿功能的快速“切换”（Functional reprogramming）^[72]。

5.3 根际微生物组功能补偿装配的调控与应用

充分挖掘能靶向提高微生物功能补偿能力的活性物质是强化根际微生物组功能补偿作用的有效手段^[70, 73]。除此之外，以培育能自主装配根际有益微生物组的作物新品种为目标的现代育种途径已得到越来越多的关注，受作物基因控制的根际微生物能在不同土壤环境中始终与作物保持密切的互作关系^[74]，因此可以将这部分微生物组作为作物的“拓展有益性状”（Additional beneficial traits）纳入未来作物育种中。总体而言，农业生产中可以通过多种方式加强根际微生物组的功能补偿能力来提高资源利用效率，促进作物生长和健康。

6 展望

当前，我国农业正处在由集约化生产向资源高效、环境友好、提质增产的高质量发展的转折点，根际微生物组的多功能性和可操纵性使其成为农业绿色发展的关键调控目标。根际微生物组的功能补偿以植物根系和根际微生物组这一共生体系为中心，综合土壤学、微生物学和植物营养学等多学科的理论和技术研究，强调了可以通过加强根际微生物组的功能补偿能力来提高资源利用效率和作物生产力。然而，根际微生物组功能补偿装配的框架体系尚不完善，仍需要不同领域学者合作探究，本文对未来的研究方向进行了展望。

6.1 完善根际微生物组功能补偿装配理论体系

根际微生物组功能补偿是从土壤到根系的横向传递和从地上到地下纵向传递在根际区域的交汇，空间格局上是分离的，但是存在高效的反馈互作关系。根际微生物组的结构组成变化是较长时间尺度上多因素驱动下的累积效应，而微生物组功能表型是受根系分泌物瞬时调控的，能在较短的时间尺度上反映植物的功能需求特征。因此，进一步加强根际微生物组的功能表型组学研究，明确根际微生物不同类型功能补偿与作物生长和养分利用之间的关系，有望突破根际微生物组功能补偿过程中的物质、能量和信息交互作用机制，建立起完善的根际微生物组功能补偿装配理论体系。

6.2 建立可纳入土壤质量评价和诊断体系的根际微生物组功能补偿指标

耕地土壤是粮食生产的“命根子”，然而当前土壤质量评价和诊断体系更侧重土壤本身的性质和功能。尽管土壤生物学指标已经得到广泛的关注^[75]，但是土壤质量评价和诊断的最终目标是保障粮食安全，目前针对粮食生产的直接指标仅有作物产量和品质这些生产后特征，而对作物生长过程中的指标还没有关注。不同作物的最佳生长条件不同，所以在田块或区域尺度上的作物是否高产，与作物在不同环境中装配的根际微生物组能否高效补偿作物的功能需求密切相关。因此，建立根际微生物组功能补偿与作物协同增产提质增效关系的评价指标并将其纳入土壤质量评价和诊断体系，量化根际微生物组在作物在不同土壤条件或不同生长时期的功能补偿作用，明确功能补偿特征与作物高产和养分高效利用之间的耦合关系，完善和轻简化功能补偿促进作物高产和资源高效利用的评价参数。

6.3 揭示土壤环境驱动的根本微生物组功能补偿机制及其调控途径

了解农业实践如何影响根际微生物组，有助于制定根际微生物组功能的定向调控策略。已有研究证明农业管理措施能调控土壤环境驱动的根本微生物组的功能特征，但这些功能的调控特征需要对不同管理措施的影响进行较长时间的跟踪观测，缺乏高效的精准预测模型对根际微生物组的调控措施及效应进行预测和筛选。尽管目前已有有一些预测模型的初步尝试^[76]，但需要考虑微生物组与不同环境因素之间的相互作用；同时也存在调控机制不清的问题，如何通过合理的管理措施靶向调节微生物功能和维持功能稳定性也是一个挑战性问题。此外，随着微生物培养技术的提高，从土壤特异性和作物匹配性等角度挖掘优异的功能菌资源，也是建立根际微生物功能靶向调控的一个关键内容。

6.4 阐明植物基因型驱动的根本微生物组功能补偿机制及其调控途径

尽管目前已有研究建立了植物基因与根际微生物功能类群之前的联系，但是这些联系是否存在特异的根际互作关系，以及其中的互作调控机制均不清楚。将根际微生物组的特异性功能群作为植物关键基因的功能性状整合到现代育种中仍是一个巨大的挑战，需要继续挖掘具有根际微生物功能群调控

潜力的候选植物基因，尝试识别根系分泌物中的关键信号并将其与植物遗传特征联系起来，建立候选基因与根际微生物功能补偿之间的互作关系，可以推动“微生物优化”的新型作物品种培育(Microbiome-assisted crop-breeding)。

总之，根际微生物组的功能补偿不仅瞄准耕地土壤这一粮食生产的“命根子”，而且思考了根际微生物组在作物新品种培育这一张农业“芯片”上的应用价值和潜力，重点推动当前以定性的结构和功能组成描述为主的研究提升到以根际微生物功能表型解析和系统互作定量化评价的框架中来，本领域的研究将为促进多学科融合与发展、推动我国农业绿色转型提供新思路。

参考文献 (References)

- [1] Shen J B, Bai Y, Wei Z, et al. Rhizobiont: An interdisciplinary innovation and perspective for harmonizing resources, environment, and food security[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58 (4): 805—813. [申建波, 白洋, 韦中, 等. 根际生命共同体: 协调资源、环境和粮食安全的学术思路与交叉创新[J]. *土壤学报*, 2021, 58 (4): 805—813.]
- [2] Lundberg D S, Lebeis S L, Paredes S H, et al. Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome[J]. *Nature*, 2012, 488 (7409): 86—90.
- [3] Walters W A, Jin Z, Youngblut N, et al. Large-scale replicated field study of maize rhizosphere identifies heritable microbes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115 (28): 7368—7373.
- [4] Edwards J, Johnson C, Santos-Medellin C, et al. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112 (8): E911—E920.
- [5] Turner T R, Ramakrishnan K, Walshaw J, et al. Comparative metatranscriptomics reveals kingdom level changes in the rhizosphere microbiome of plants[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7 (12): 2248—2258.
- [6] Kwak M J, Kong H G, Choi K, et al. Rhizosphere microbiome structure alters to enable wilt resistance in tomato[J]. *Nature Biotechnology*, 2018, 36: 1100—1109.
- [7] Liu S S, Tao C Y, Zhang L Y, et al. Plant pathogen resistance is mediated by recruitment of specific rhizosphere fungi[J]. *The ISME Journal*, 2023, 17 (6): 931—942.
- [8] Xu J, Zhang Y Z, Zhang P F, et al. The structure and function of the global citrus rhizosphere microbiome[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 4894.

- [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: 607—621.
- [10] Deng X H, Zhang N, Li Y C, et al. Bio-organic soil amendment promotes the suppression of *Ralstonia solanacearum* by inducing changes in the functionality and composition of rhizosphere bacterial communities[J]. *New Phytologist*, 2022, 235 (4): 1558—1574.
- [11] Ye X F, Li Z K, Luo X, et al. A predatory myxobacterium controls cucumber Fusarium wilt by regulating the soil microbial community[J]. *Microbiome*, 2020, 8: 49.
- [12] Tao C Y, Wang Z, Liu S S, et al. Additive fungal interactions drive biocontrol of Fusarium wilt disease[J]. *New Phytologist*, 2023, 238 (3): 1198—1214.
- [13] 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 & Biochemistry*, 2021, 159: 108273.
- [14] Lian T X, Huang Y Y, Xie X N, et al. Rice *SST* variation shapes the rhizosphere bacterial community, conferring tolerance to salt stress through regulating soil metabolites[J]. *mSystems*, 2020, 5 (6): e00721-20.
- [15] Ma A Y, Ren Y, Wang J, et al. Isolation and application of rhizosphere core strains to improve salt tolerance of rice[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2024. [马爱媛, 任轶, 汪姣, 等. 提高水稻耐盐能力的根际核心菌株筛选及应用[J]. *土壤学报*, 2024.] DOI: 10.11766/trxb202302190069
- [16] Bouffaud M L, Kyselková M, Gouesnard B, et al. Is diversification history of maize influencing selection of soil bacteria by roots?[J]. *Molecular Ecology*, 2012, 21 (1): 195—206.
- [17] Bressan M, Roncato M A, Bellvert F, et al. Exogenous glucosinolate produced by *Arabidopsis thaliana* has an impact on microbes in the rhizosphere and plant roots[J]. *The ISME Journal*, 2009, 3 (11): 1243—1257.
- [18] Uroz S, Buée M, Murat C, et al. Pyrosequencing reveals a contrasted bacterial diversity between oak rhizosphere and surrounding soil[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2010, 2 (2): 281—288.
- [19] Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria[J]. *Science*, 2011, 332 (6033): 1097—1100.
- [20] Inceoğlu Ö, Al-Soud W A, Salles J F, et al. Comparative analysis of bacterial communities in a potato field as determined by pyrosequencing[J]. *PLoS One*, 2011, 6: e23321
- [21] Bulgarelli D, Rott M, Schlaeppi K, et al. Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota[J]. *Nature*, 2012, 488 (7409): 91—95.
- [22] Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, et al. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2013, 64: 807—838.
- [23] Wang X L, Wang M X, Xie X G, et al. An amplification-selection model for quantified rhizosphere microbiota assembly[J]. *Science Bulletin*, 2020, 65(12): 983—986.
- [24] Ling N, Wang T T, Kuzyakov Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 836.
- [25] Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103 (3): 626—631.
- [26] Xun W B, Zhao J, Xue C, et al. Significant alteration of soil bacterial communities and organic carbon decomposition by different long-term fertilization management conditions of extremely low-productivity arable soil in South China[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18 (6): 1907—1917.
- [27] Luan L, Jiang Y J, Dini-Andreote F, et al. Integrating pH into the metabolic theory of ecology to predict bacterial diversity in soil[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023, 120 (3): e2207832120.
- [28] Fierer N. Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15: 579—590.
- [29] Bahram M, Hildebrand F, Forslund S K, et al. Structure and function of the global topsoil microbiome[J]. *Nature*, 2018, 560: 233—237.
- [30] Xun W B, Huang T, Zhao J, et al. Environmental conditions rather than microbial inoculum composition determine the bacterial composition, microbial biomass and enzymatic activity of reconstructed soil microbial communities[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 90: 10—18.
- [31] Xun W B, Li W, Xiong W, et al. Diversity-triggered deterministic bacterial assembly constrains community functions[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 3833.
- [32] Shahzad R, Khan A L, Bilal S, et al. What is there in seeds? Vertically transmitted endophytic resources for sustainable improvement in plant growth[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 24.
- [33] Matsumoto H, Fan X Y, Wang Y, et al. Bacterial seed endophyte shapes disease resistance in rice[J]. *Nature Plants*, 2021, 7: 60—72.
- [34] Zhang X X, Ma Y N, Wang X, et al. Dynamics of rice microbiomes reveal core vertically transmitted seed endophytes[J]. *Microbiome*, 2022, 10 (1): 216.
- [35] Zhalnina K, Louie K B, Hao Z, et al. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3: 470—480.

- [36] Li Z Q, Zhao B Z, Zhang J B. Effects of maize variety on rhizospheric microbe utilizing photosynthetic carbon[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2016, 53(5): 1286—1295. [李增强, 赵炳梓, 张佳宝. 玉米品种对根际微生物利用光合碳的影响[J]. *土壤学报*, 2016, 53(5): 1286—1295.]
- [37] Huang A C, Jiang T, Liu Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota[J]. *Science*, 2019, 364(6440): eaau6389.
- [38] Zhong Y, Xun W B, Wang X H, et al. Root-secreted bitter triterpene modulates the rhizosphere microbiota to improve plant fitness[J]. *Nature Plants*, 2022, 8: 887—896.
- [39] 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: 481—499.
- [40] Wipfel K, Tao K, Niu Y L, et al. Host preference and invasiveness of commensal bacteria in the *Lotus* and *Arabidopsis* root microbiota[J]. *Nature Microbiology*, 2021, 6: 1150—1162.
- [41] Sun M X, Song C X. Progress of impact of plant domestication on composition and functions of microbiome[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(1): 66—78. [孙铭雪, 宋春旭. 驯化对植物微生物组结构和功能影响的研究进展[J]. *土壤学报*, 2022, 59(1): 66—78.]
- [42] Favela A, Bohn O M, Kent D A. Maize germplasm chronosequence shows crop breeding history impacts recruitment of the rhizosphere microbiome[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(8): 2454—2464.
- [43] Escudero-Martinez C, Coulter M, Alegria Terrazas R, et al. Identifying plant genes shaping microbiota composition in the barley rhizosphere[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 3443.
- [44] Oyserman B O, Flores S S, Griffioen T, et al. Disentangling the genetic basis of rhizosphere microbiome assembly in tomato[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 3228.
- [45] Wang Y Y, Wang X L, Sun S, et al. GWAS, MWAS and mGWAS provide insights into precision agriculture based on genotype-dependent microbial effects in foxtail millet[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 5913.
- [46] Deng S, Caddell D F, Xu G, et al. Genome wide association study reveals plant loci controlling heritability of the rhizosphere microbiome[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15: 3181—3194.
- [47] Xu L, Dong Z B, Chiniquy D, et al. Genome-resolved metagenomics reveals role of iron metabolism in drought-induced rhizosphere microbiome dynamics[J]. *Nature Communications*, 2021, 12: 3209.
- [48] Xu F Y, Liao H P, Yang J Y, et al. Auxin-producing bacteria promote barley rhizosheath formation[J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 5800.
- [49] Hou S J, Thiergart T, Vannier N, et al. A microbiota-root-shoot circuit favours *Arabidopsis* growth over defence under suboptimal light[J]. *Nature Plants*, 2021, 7: 1078—1092.
- [50] Zhang J Y, Liu Y X, Guo X X, et al. High-throughput cultivation and identification of bacteria from the plant root microbiota[J]. *Nature Protocols*, 2021, 16: 988—1012.
- [51] Zhang J Y, Liu Y X, Zhang N, et al. *NRT1.1B* is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37: 676—684.
- [52] Xiong Y, Zheng L, Shen R F, et al. Effects of nitrogen deficiency on microbial community structure in rhizosphere soil of wheat[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(1): 218—230. [熊艺, 郑璐, 沈仁芳, 等. 缺氮胁迫对小麦根际土壤微生物群落结构特征的影响[J]. *土壤学报*, 2022, 59(1): 218—230.]
- [53] Zhang Q, Yang J Y, Zhou X X, et al. Soilborne bacterium *Klebsiella pneumoniae* promotes cluster root formation in white lupin through ethylene mediation[J]. *New Phytologist*, 2023, 237(4): 1320—1332.
- [54] 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.
- [55] Finkel O M, Salas-González I, Castrillo G, et al. The effects of soil phosphorus content on plant microbiota are driven by the plant phosphate starvation response[J]. *PLoS Biology*, 2019, 17(11): e3000534.
- [56] Stringlis I A, Yu K, Feussner K, et al. *MYB72*-dependent coumarin exudation shapes root microbiome assembly to promote plant health[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(22): E5213—E5222.
- [57] 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.
- [58] 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: 912—924.
- [59] Rolfe S A, Griffiths J, Ton J. Crying out for help with root exudates: Adaptive mechanisms by which stressed plants assemble health-promoting soil microbiomes[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2019, 49: 73—82.
- [60] Wen T, Yuan J, He X M, et al. Enrichment of beneficial cucumber rhizosphere microbes mediated by organic acid secretion[J]. *Horticulture Research*, 2020, 7: 154.
- [61] Yin C T, Casa Vargas J M, Schlatter D C, et al. Rhizosphere community selection reveals bacteria associated

- with reduced root disease[J]. *Microbiome*, 2021, 9: 86.
- [62] 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.
- [63] Gu S H, Wei Z, Shao Z Y, et al. Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes[J]. *Nature Microbiology*, 2020, 5 : 1002—1010.
- [64] Chen Y, Wang J, Yang N, et al. Wheat microbiome bacteria can reduce virulence of a plant pathogenic fungus by altering histone acetylation[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 3429.
- [65] Xun W B, Shao J H, Shen Q R, et al. Rhizosphere microbiome: Functional compensatory assembly for plant fitness[J]. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 2021, 19: 5487—5493.
- [66] Ren Y, Xun W B, Yan H, et al. Functional compensation dominates the assembly of plant rhizospheric bacterial community[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2020, 150: 107968.
- [67] Yan Y, Kuramae E E, de Hollander M, et al. Functional traits dominate the diversity-related selection of bacterial communities in the rhizosphere[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11 (1): 56—66.
- [68] Sun X M, Xiong H Y, Jiang C H, et al. Natural variation of *DROT1* confers drought adaptation in upland rice[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 4265.
- [69] Tang N, Shahzad Z, Lonjon F, et al. Natural variation at *XND1* impacts root hydraulics and trade-off for stress responses in *Arabidopsis*[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 3884.
- [70] Wen T, Xie P H, Liu H W, et al. Tapping the rhizosphere metabolites for the prebiotic control of soil-borne bacterial wilt disease[J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 4497.
- [71] Zhao M L, Zhao J, Yuan J, et al. Root exudates drive soil-microbe-nutrient feedbacks in response to plant growth[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44 (2): 613—628.
- [72] Feng H C, Fu R X, Luo J Y, et al. Listening to plant's Esperanto via root exudates : Reprogramming the functional expression of plant growth-promoting rhizobacteria[J]. *New Phytologist*, 2023, 239 (6): 2307—2319.
- [73] Yang K M, Fu R X, Feng H C, et al. RIN enhances plant disease resistance via root exudate-mediated assembly of disease-suppressive rhizosphere microbiota[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16 (9): 1379—1395.
- [74] Zhang J Y, Liu W D, Bu J S, et al. Host genetics regulate the plant microbiome[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2023, 72: 102268.
- [75] Zhang J Z, Li Y Z, Li Y, et al. Advances in the indicator system and evaluation approaches of soil health[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59 (3): 603—616. [张江周, 李奕赞, 李颖, 等. 土壤健康指标体系与评价方法研究进展[J]. *土壤学报*, 2022, 59 (3): 603—616.]
- [76] Yuan J, Wen T, Zhang H, et al. Predicting disease occurrence with high accuracy based on soil macroecological patterns of *Fusarium* wilt[J]. *The ISME Journal*, 2020, 14 (12): 2936—2950.

(责任编辑：卢 萍)