

植物根系化合物调控微生物菌群研究进展

周倩, 黄安诚*

广东省普通高校植物细胞工厂分子设计重点实验室, 南方科技大学-北京大学植物与食品联合研究所, 南方科技大学生物系, 广东深圳518055

摘要: 植物根系所“组装”的微生物菌群是植物维护根系与土壤生物体稳态、响应胁迫、吸收营养和健康生长的重要体系。植物根部代谢产物介导和调控微生物菌群的组成、结构、分布和功能。但是, 目前对根系次生代谢产物的种类和功能尚缺乏充分研究。发现根部次生代谢产物并解析其在调控根际微生物菌群结构中的功能, 是解码植物与微生物相互作用的“化学信号”的关键。本文综述了根部化合物在根系微生物菌群组成和调控方面的最新研究进展, 并对应用合成生物学理念合成或调控植物根部次生代谢产物, 以此调控根系微生物菌群, 进而改善植物生长和性状的发展前景进行了探讨。

关键词: 根部代谢产物; 次生代谢产物; 微生物菌群; 植物-微生物互作

植物根部通常位于地下, 负责从土壤中吸收水分、无机盐和矿物质等营养物质, 并参与极其复杂的生物体多方互作[包括植物、微生物和动物(如昆虫、线虫等)]。植物的健康生长依赖植株根部与其他生物体的结构组成、多样性和数量的相对动态平衡, 而植物根部合成和分泌的代谢产物是维系和调控植物根部与其他生物体动态平衡的重要媒介, 可谓是植物与其他地下生物互作沟通的“化学信号”。植物光合作用固定的碳源中有约20%用于合成根部的有机化合物(Nguyen 2003), 包括初生代谢产物(primary metabolite)和次生代谢产物(secondary metabolite)两大类。初生代谢产物(如糖、氨基酸、脂肪酸和有机酸等)为与根系互作的异养生物生长繁殖提供其必需的碳、氮源, 而次生代谢产物可作为信号分子, 调控根系异养生物体的生长、群体结构和相应的生物学功能, 以此维系植物与土壤中的其他生物共存的相对稳态。次生代谢产物是植物适应环境变化不断进化而合成的化合物, 在不同的植物分类学谱系中有相对特异的结构组成和特定功能, 因此也被称为特异代谢物(specialized metabolite)。虽然初生代谢产物中有机物组成比例也能一定程度影响根系生物的群体结构, 但植物与土壤生物所建立的特异性关系仍主要由次生代谢产物介导(Huang等2019)。

经典的介导植物根系与地下生物互作的植物次生代谢产物主要包括:

(1)黄酮类(flavonoid)化合物。豆科类植物根部分泌的黄酮类化合物可诱导根瘤菌结瘤因子(nod factor)生物合成相关基因的表达。合成和分泌结瘤因子帮助根瘤菌定殖在植物根部形成根瘤共生体系, 从而使植物根部获得将氮气转化成氨态氮的固氮能力(Hassan和Mathesius 2012; Liu和Murray 2016)。

(2)萜类(terpenoid)化合物(Huang和Osborn 2019)。类胡萝卜素氧化裂解产生独脚金内酯(strigolactone), 其可诱导丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungus, AMF)菌丝分生, 并促进AMF与植物根系建立共生关系, 从而帮助植物吸收营养(Claassens和Hills 2018); 燕麦(*Avena sativa*)根尖特异性合成的三萜化合物燕麦素(avenacin A1)有抗真菌活性, 尤其对引起小麦(*Triticum aestivum*)/燕麦全蚀病(“Take-All”)的小麦全蚀病菌*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*生长有很强的抑制作用(Begley等1986; Carter等1999)。

(3)生物碱(alkaloid)。植保素(camalexin)和硫代葡萄糖苷(glucosinolate)是十字花科植物合成的植物防御素(phytoalexin), 对芸薹根肿菌*Plasmodiophora brassicae*等病原菌有较强的抗菌活性(Lemarié

收稿 2020-04-16 修定 2020-10-07

资助 广东省普通高校植物细胞工厂分子设计重点实验室项目(2019KSYS006)和国家自然科学基金青年科学基金项目(31801268)。

* 通讯作者(huangac@sustech.edu.cn)。

等2015; van Dam等2009; Stotz等2011)。玉米(*Zea mays*)根系合成的苯并噁唑酮类(benzoxazinoid)化合物能帮助植物抵御害虫的侵蚀和真菌的侵染(Niemeyer 2009; Niculaes等2018)。

过往的研究主要关注次生代谢产物介导的植物根部与地下单个或几个生物个体的互作关系(Massalha等2017), 而伴随高通量测序、生物信息学和合成生物学等相关学科的快速发展, 越来越多的研究开始集中在植物次生代谢产物介导的根系与微生物群体之间的互作上(Koprivova等2019; Stringlis等2018; Voges等2019; Huang等2019; Chen等2019; Hu等2018)。这些研究更真实和全面地反映了植物根系次生代谢产物在介导地下植物与微生物互作方面的功能, 也为利用合成生物学方法合成根部化合物操纵植物-微生物互作, 改善农业生产发展提供了理论依据。

1 植物微生物菌群

微生物是土壤中数量最大、种类最多的生物体, 在植物根际(root rhizosphere)和根内(root endo-

sphere)的微生物数量分别为 $1 \times 10^9 \sim 1 \times 10^6$ 和 $1 \times 10^8 \sim 1 \times 10^4$ 个 $\cdot g^{-1}$ (Bulgarelli等2013)。植物能否健康生长很大程度上取决于植物与根际和根内微生物菌群之间的动态平衡。植物根部微生物菌群的组成主要取决因素有: (1)土壤起始的微生物菌群, 即接种体(inoculum); (2)植物的基因型, 基因型决定了植物的根系结构及所合成的代谢物; (3)其他环境因素, 包括湿度、温度和土壤PH等。土壤里微生物菌群中既有有益菌又有致病菌, 植物根系对根际和根内的微生物群体有非常主动的选择过程(Lundberg等2012; Bulgarelli等2012)。在微生物绝对定量方法的开发研究中, 研究人员发现土壤微生物在植物根际种类最多且高度富集, 土壤微生物在植物根际呈现“扩增”趋势, 而且植物根部会对根际富集的微生物进行进一步选择(Wang等2020)。如果无法从所在的土壤中塑造或招募有利或维持植物生长必需的微生物菌群, 植物生长可能会受到不利影响甚至死亡。

土壤微生物菌群对植物生长的作用主要体现在以下4个方面(图1)。

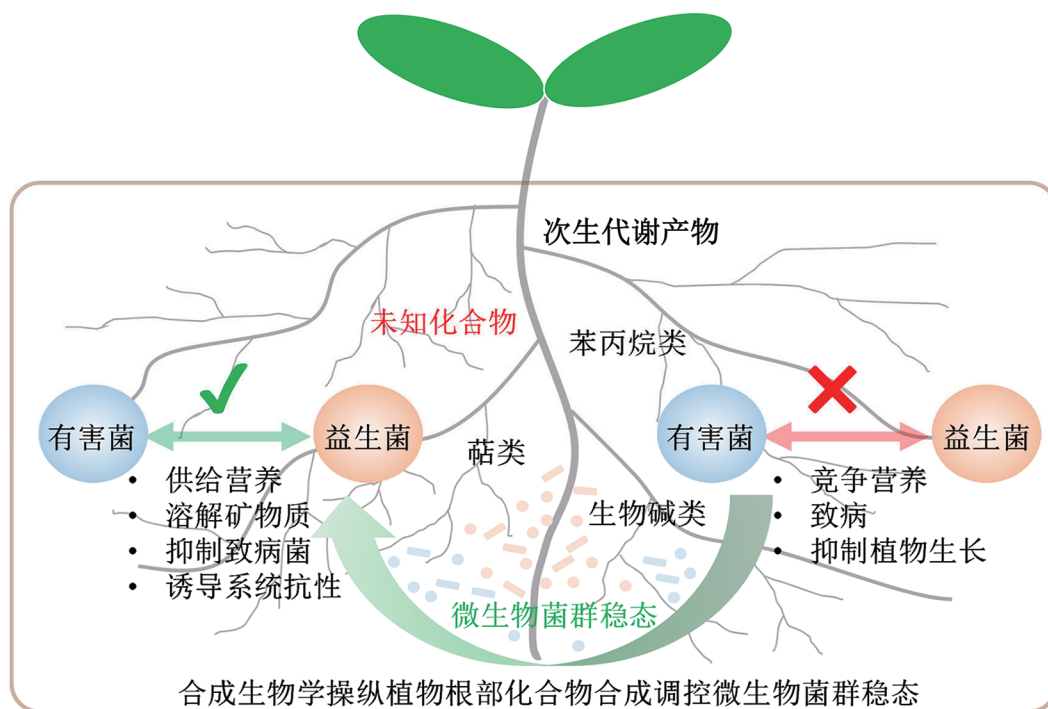


图1 植物根部代谢物对微生物菌群的调控作用

Fig.1 Modulation of microbiota via plant root metabolites

1.1 帮助植物获取生长所需的营养元素

土壤微生物主要通过生物转化反应和转运矿物质离子来帮助植物获取自然界的营养元素,包括氮、磷、钾、钙、镁、硫和铁等,具体方式包括:

(1)生物固氮。土壤中存在大量的固氮菌,能够将空气中的氮气还原成宿主植物可直接利用的氨态氮。由于植物自身没有固氮能力,其体内的生物氮有很大部分来自于微生物固氮作用(Santi等2013)。豆科植物可通过共生根瘤菌固氮(Mus等2016),其他植物也可通过根内外富集的固氮菌(如*Klebsiella pneumoniae* 342和*Azoarcus* sp. BH72)进行生物固氮(Urquiaga等2012; Hurek等2002; Iniguez等2004)或其他氮代谢相关的菌来获得氮源(Zhang等2019)。除了细菌的生物固氮,土壤中的真菌还可通过菌丝将土壤中的氮源转移至植物体内(Behie等2012)。

(2)溶解矿物质。土壤细菌和真菌可以协同为植物提供所需的其它营养元素(如磷)。土壤中有大量细菌能够合成和分泌有机酸,帮助溶解固体形式的矿物质,如羟基磷灰石[Ca₅(PO₄)₃(OH)],形成可溶物形式的矿物质离子,便于供给植物根系吸收利用(Rodríguez等2006);而共生真菌如AMF能帮助转运这些营养成分(Rausch等2001; Javot等2007)。

(3)合成转运载体。植物和微生物均可合成有机酸,溶解土壤中不溶性的+3价铁盐释放铁离子,且都可以进一步合成和分泌铁转运载体螯合铁离子,并将其转运至细胞中。许多植物根部细胞膜受体不仅能识别植物铁载体,还能识别部分微生物铁载体,从而可利用细菌所分泌的铁载体而获得更多的铁元素(Ahemad和Kibret 2014)。

1.2 合成植物激素

土壤微生物可以合成许多植物激素,包括生长素(auxin) (Spaepen等2007; Hermosa等2012)、细胞分裂素(cytokinin) (Nieto和Frankenberger 1989; de Salamone等2001)、赤霉素(gibberellin) (Tien等1979; Joo等2005)和脱落酸(abscisic acid) (Williams和De Mallorca 1982)等,这些激素可能直接参与植物的生长调控。虽然植物激素对植物的生长调控机理较为清楚,但是土壤微生物产生的植物激素

参与植物生长调控的具体机制仍不清楚。

1.3 抑制致病菌的增长

有益菌可通过竞争性增长而获取植物根部的营养和空间,间接地抑制病原菌(如腐霉菌)的生长(Elad和Chet 1987),或者通过合成抗生素、细胞壁降解酶或有毒的氢氰酸等物质直接抑制病原菌生长(Weller 2007; Förlnkrantz等2012; Berg 2009; Beneduzi等2012; Olanrewaju等2017)。

1.4 诱导系统抗性(induced systemic resistance, ISR)

土壤微生物的部分细胞结构及其所分泌的小分子化合物和多肽等可作为信号分子被植物根部受体捕获,激活植物的防御(如茉莉酸)和免疫(如水杨酸)信号通路,使植物在地表和地下均出现抗逆性状,即所谓的系统抗性(Zamioudis和Pieterse 2012; De Vleeschauwer和Höfte 2009)。

综上所述,植物的健康生长很大程度上取决于植物能否充分调动和组装土壤中的有益微生物菌群为其服务。土壤中致病菌过多或者植物未能组装充足的有益菌都将直接影响植物的健康生长,而合成和分泌化合物是植物构建其根系健康微生物菌群的重要方式。

2 植物根系化合物

植物初生和次生代谢产物的合成和分泌与其所处的生长环境密切相关(Canarini等2019)。植物根部合成和分泌的化合物一直被认为是构建根部特异微生物菌群的重要介质,但具体有哪些化合物参与,以及其所塑造的微生物菌群的具体生物学意义尚未明确。近期研究表明植物根部化合物在塑造根系微生物菌群方面确实发挥着重要作用(Zhalnina等2018; Lebeis等2015; Sasse等2018)。其中,次生代谢产物包括苯丙烷类(phenylpropanoid) (Stringlis等2018; Voges等2019)、萜类(Huang等2019; Chen等2019)和生物碱类化合物(Koprivova等2019),对植物根部微生物组的结构和功能均有不同程度的调控作用。随着越来越多的根部次生代谢产物被发现,植物根部化合物调控根系微生物菌群的神秘面纱正在被逐步揭开。

苯丙烷类化合物香豆素(coumarin)是植物合成分泌铁的载体,有助于铁离子的转运和吸收。

近期研究发现香豆素能够影响拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)根部微生物菌群的组成, 在缺铁条件下, 香豆素合成缺陷的拟南芥突变体根部微生物组分与野生型相比有显著差异(Stringlis等2018; Voges等2019), 并且体外抑菌实验显示香豆素衍生物scopoletin能选择性抑制致病真菌但不影响促进植物生长的益生菌生长(Stringlis等2018)。通过接种人工合成微生物菌群(synthetic community)实验发现, 与野生型相比, 有一株受香豆素衍生物sideretin抑制的假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)在香豆素缺失的拟南芥突变体中高度富集(Voges等2019), 进一步证实了植物合成的香豆素及其衍生物能够选择性调控植物根部微生物的组成和结构。

萜类化合物是数量最大(≈80 000种)的次生代谢产物(Christianson 2017), 许多萜类化合物是植物与地下其他生物互作的介质(Huang和Osborn 2019)。近期发现拟南芥根部合成分泌的结构新颖的三萜(triterpene) (Huang等2019)和二倍半萜(sesquiterpene) (Chen等2019)化合物是塑造根部微生物菌群的重要介质。这些萜类化合物生物合成通路突变体根系所组装的微生物菌群, 在菌群构成和多样性方面与野生型植物相比有显著差异。体外抑菌试验显示, 新发现的拟南芥根部三萜化合物能选择性促进大部分变形杆菌门细菌(Proteobacteria)而抑制大部分放线菌(Actinobacteria)的生长(Huang等2019)。并且有部分细菌能够选择性代谢植物根部合成分泌的三萜化合物, 比如氧化三萜化合物上的羟基和水解三萜脂肪酸酯等。这些三萜化合物是拟南芥根部分泌的主要次生代谢产物, 是其根部组装特异微生物菌群的主要信号分子, 选择性地富集了超过一半的拟南芥根部特有细菌群体(Huang等2019)。有趣的是, 编码合成这些根部萜类化合物的基因大部分在基因组中成簇存在并且在根部特异表达, 暗示这些化合物的合成可能受到了很强的自然选择进化, 但是这些化合物介导组装的菌群的具体功能仍有待解析。

生物碱类化合物是重要的植物防御分子, 在植物根部微生物菌群的塑造方面也有一定影响。玉米根部合成的苯并噁唑啉酮类化合物不仅有抗害虫功能, 还能介导构建根部微生物菌群, 其生物

合成通路缺失突变体的根部微生物组成不同于野生型, 突变体根部能富集黄单胞菌科细菌(Xanthomonadaceae)但排斥嗜甲基菌科细菌(Methylophilaceae) (Cotton等2019)。这些植物合成分泌的苯并噁唑啉酮类化合物会在土壤中存留较长时间从而改变土壤微生物组结构, 进而影响下一代植物所组装的微生物菌群结构和植物的生长(Hu等2018)。此外, 近期研究发现拟南芥根部植保素(camalexin)的生物合成对植物根部富集有益菌有重要作用(Koprivova等2019)。植保素具有抗真菌活性, 其生物合成突变体根部能够组装特异的微生物组。进一步的突变体与已表征的有益菌共培养实验结果显示, 在缺少植保素的条件下, 有益菌促进植物生长的作用无法产生, 说明植保素在塑造根部微生物组以及植物防御和生长等多方面具有重要作用(Koprivova等2019)。以上两种化合物在植物多个组织部位都有合成, 并非只在植物根部表达, 这也从侧面反映了这些化合物可能参与植物不同组织生长发育和抗逆的多个不同时间和空间的生物学过程。

除以上列举的三大类次生代谢产物以外, 植物根部还合成了大量的迄今尚未被发现的化合物, 这些未知化合物多数是在植物不同生长阶段响应多种环境变化所产生的, 其中很多化合物是响应局部空间信号而产生的。近期从番茄(*Lycopersicon esculentum*)中发现的酰基糖类(acyl sugar)化合物和壬二酸糖苷(glycosylated azelaic acid)即是响应局部的微生物(群体)所合成的化合物, 它们在塑造微生物菌群方面也有一定作用, 但具体功能仍然未知(Korenblum等2020)。由此可见, 发现和解析植物根部合成的未知化合物是解码植物根部微生物组组装和构建机制及其功能的关键步骤。

3 基于合成生物学的根系微生物菌群调控

图1说明, 土壤微生物在植物生长和抗逆过程中具有重要作用, 而植物根部代谢产物又可以选择性地富集和调控土壤微生物的生长, 因此发现植物根部代谢产物、解析其生物合成途径有助于工程化改造和调控植物根部代谢产物的合成, 从而实现用合成生物学手段操纵植物根部微生物菌

群的理念。对根系微生物菌群进行定向改造使植物根部富集更多有益菌,不仅可以减少肥料和农药的使用,还可以提高作物或果蔬的产量等,是现代绿色农业发展的可取之道。利用合成生物学操纵微生物菌群的潜在方法已有相关综述(Sheth等2016),本文主要讨论如何利用合成生物学方法合成植物根部代谢产物,或工程化改造植物以调控代谢产物在根部的积累量和组成,用以操纵植物根部微生物菌群。潜在的方法有:

(1)利用合成生物学体系体外合成调控土壤根系微生物菌群的化合物并进行外源施加。植物根部次生代谢产物通常化学结构复杂且在植物中含量很低,难以通过提取分离纯化或化学合成获得足够量的化合物用于实际应用。植物根部活性次生代谢产物及其生物合成基因的发现,为异源生物合成这些代谢产物提供了可能性。通过对异源表达宿主,如酵母、大肠杆菌(*Escherichia coli*)和模式植物底盘的工程化改造,获得各类次生代谢产物生物合成前体高积累的菌株和植株(Cravens等2019; Liu等2017; Reed等2018);在此基础上,将鉴定到的植物根部活性次生代谢产物生物合成通路基因导入这些工程化菌株和植株中,可以构建出生产特定次生代谢产物的菌株和植株;然后通过优化工程菌发酵条件或工程植株扩大培养条件,进一步提升工程菌株/植株的次生代谢产物的产量,以此实现利用合成生物学体系生产植物根部次生代谢产物,调控土壤微生物菌群组分的目的。在植物种植前或种植期间外源施加一定量的这些根际微生物菌群调节剂,有可能在一定程度上优化土壤中微生物菌群构成,帮助植物招募生长所需的有益微生物菌群,促进植物健康生长,改善植物的各类性状。

(2)构建转基因植株。部分植物根部次生代谢产物具有抵御致病菌的活性,比如燕麦根尖合成的抗真菌的燕麦素(Begley等1986),可以使合成这些化合物的植物在致病菌存在的土壤中健康生长。鉴定抗菌化合物生物合成通路的基因将使工程化改造其他植物,使其合成这些活性化合物成为可能。通过将活性次生代谢产物完整生物合成通路基因构建到一个或多个表达载体中,基于需

求引入诱导型、细胞型特异和根部特异表达的启动子,利用稳定转化将生物合成基因整合到其他植物(特别是作物)的基因组,使这些植物也能够根部合成调控根部微生物菌群的化合物。此方法有可能使转基因植物在致病菌存在或营养缺失的土壤中种植,使其可以获得抗病或耐受营养贫瘠土壤等性状。其次,通过鉴定次生代谢产物生物合成调控基因,可以在产生活性次生代谢产物的植物中过表达正向调控生物合成的基因,或者用CRISPR/Cas敲除与RNAi沉默负调控生物合成的基因,获取高产根部活性次生代谢产物的植株,用于轮作改善土壤的微生物菌群,使土壤更适合其他植物种植。需要注意的是,构建转基因植株要考虑引入或敲除基因对植物本身包括在生长和抗逆等方面的影响。

4 结语与展望

发现和鉴定植物根部调控微生物菌群的次生代谢产物信号分子及其生物合成通路基因,为利用合成生物学方法合成信号化合物并调控其在植物根部的合成提供了可能性。目标是操纵根系微生物菌群构成,促进植物生长,提升植物抗逆等性状。但要实现对植物根系微生物菌群的定向操纵仍然任重道远。绝大多数的根系次生代谢产物的完整生物合成途径和调控机制仍然未知,其在根系空间的具体分布、转运机制及如何响应环境信号尚未清楚,而且化合物所调控的微生物(菌群)的功能和调控机制也尚未被解析。破解植物根部的“化学信号”及其对微生物菌群的功能调控是运用合成生物学方法操纵微生物菌群的前提。人工重组微生物组体系可能是研究微生物组功能的一个重要工具(Liu等2019)。植物根部次生代谢产物的发现及其对土壤和微生物菌群的调控和功能的解析将会是定向操纵植物根部微生物菌群的关键。

由于植物根部次生代谢产物的含量很低,且一些化合物只在特定条件诱导下合成,因此需要更加灵敏的检测技术。高灵敏度和高分辨率质谱技术的发展将为发现植物根部低含量次生代谢产物提供重要支撑。提高质谱检测灵敏度不仅可以降低组织水平化合物的检测限,还可能使检测根

部不同细胞类型或单细胞的次生代谢产物成为现实(Fessenden 2016)。也可提高质谱成像体系的灵敏度(Boughton等2016), 在时间和空间上解析不同次生代谢产物的功能。此外, 开发植物合成生物学底盘和调控元件等也将加速定向合成和调控植物根部次生代谢产物的进程(Wright和Nemhauser 2019; Rai等2019), 促进基于合成生物学方法定向操纵植物根部微生物组理念的实现。

参考文献(References)

- Ahemad M, Kibret M (2014). Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective. *J King Saud Univ Sci*, 26 (1): 1–20
- Begley MJ, Crombie L, Crombie WML, et al (1986). The isolation of avenacins A-1, A-2, B-1, and B-2, chemical defences against cereal ‘Take-All’ disease. Structure of their ‘aglycones’, the avenesterigenins, and their anhydro dimers. *J Chem Soc, Perkin Trans 1*: 1905–1915
- Behie SW, Zelisko PM, Bidochka MJ (2012). Endophytic insect-parasitic fungi translocate nitrogen directly from insects to plants. *Science*, 336: 1576–1577
- Beneduzi A, Ambrosini A, Passaglia LMP (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet Mol Biol*, 35 (4): 1044–1051
- Berg G (2009). Plant–microbe interactions promoting plant growth and health: perspectives for controlled use of microorganisms in agriculture. *Appl Microbiol Biotechnol*, 84: 11–18
- Boughton BA, Thinagaran D, Sarabia D, et al (2016). Mass spectrometry imaging for plant biology: a review. *Phytochem Rev*, 15 (3): 445–488
- Bulgarelli D, Rott M, Schlaeppi K, et al (2012). Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota. *Nature*, 488: 91–95
- Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, et al (2013). Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 807–838
- Canarini A, Kaiser C, Merchant A, et al (2019). Root exudation of primary metabolites: mechanisms and their roles in plant responses to environmental stimuli. *Front Plant Sci*, 10: 157
- Carter JP, Spink J, Cannon PF, et al (1999). Isolation, characterization, and avenacin sensitivity of a diverse collection of cereal-root-colonizing fungi. *Appl Environ Microbiol*, 65: 3364–3372
- Chen Q, Jiang T, Liu YX, et al (2019). Recently duplicated sesterterpene (C25) gene clusters in *Arabidopsis thaliana* modulate root microbiota. *Sci China Life Sci*, 62: 947–958
- Christianson DW (2017). Structural and chemical biology of terpenoid cyclases. *Chem Rev*, 117: 11570–11648
- Claassens AP, Hills PN (2018). Effects of strigolactones on plant roots. In: Giri B, Prasad R, Varma A (eds). *Root Biology*. Cham: Springer International Publishing, 43–63
- Cotton TEA, Pétriacy P, Cameron DD, et al (2019). Metabolic regulation of the maize rhizobiome by benzoxazinoids. *ISME J*, 13: 1647–1658
- Cravens A, Payne J, Smolke CD (2019). Synthetic biology strategies for microbial biosynthesis of plant natural products. *Nat Commun*, 10: 2142
- de Salamone IEG, Hynes RK, Nelson LM (2001). Cytokinin production by plant growth promoting rhizobacteria and selected mutants. *Can J Microbiol*, 47: 404–411
- De Vleeschauwer D, Höfte M (2009). Rhizobacteria-induced systemic resistance. In: Van Loon LC (ed). *Advances in Botanical Research*. Vol 51. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Ltd., 223–281
- Elad Y, Chet I (1987). Possible role of competition for nutrients in biocontrol of *Pythium* damping-off by bacteria. *Phytopathology*, 77: 190–195
- Fessenden M (2016). Metabolomics: Small molecules, single cells. *Nature*, 540 (7631): 153–155
- Fürnkranz M, Lukesch B, Müller H, et al (2012). Microbial diversity inside pumpkins: microhabitat-specific communities display a high antagonistic potential against phytopathogens. *Microb Ecol*, 63: 418–428
- Hassan S, Mathesius U (2012). The role of flavonoids in root–rhizosphere signalling: opportunities and challenges for improving plant–microbe interactions. *J Exp Bot*, 63: 3429–3444
- Hermosa R, Viterbo A, Chet I, et al (2012). Plant-beneficial effects of *Trichoderma* and of its genes. *Microbiology*, 158: 17–25
- Hu L, Robert CAM, Cadot S, et al (2018). Root exudate metabolites drive plant–soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nat Commun*, 9: 2738
- Huang AC, Jiang T, Liu YX, et al (2019). A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota. *Science*, 364 (6440): eaau6389
- Huang AC, Osbourn A (2019). Plant terpenes that mediate below-ground interactions: prospects for bioengineering terpenoids for plant protection. *Pest Manage Sci*, 75: 2368–2377
- Hurek T, Handley LL, Reinhold-Hurek B, et al (2002). *Azoarcus* grass endophytes contribute fixed nitrogen to the plant in an unculturable state. *Mol Plant Microbe Interact*,

- 15: 233–242
- Iniguez AL, Dong Y, Triplett EW (2004). Nitrogen fixation in wheat provided by *Klebsiella pneumoniae* 342. *Mol Plant Microbe Interact*, 17: 1078–1085
- Javot H, Pumplin N, Harrison MJ (2007). Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant Cell Environ*, 30 (3): 310–322
- Joo GJ, Kim YM, Kim JT, et al (2005). Gibberellins-producing rhizobacteria increase endogenous gibberellins content and promote growth of red peppers. *J Microbiol*, 43: 510–515
- Koprivova A, Schuck S, Jacoby RP, et al (2019). Root-specific camalexin biosynthesis controls the plant growth-promoting effects of multiple bacterial strains. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116: 15735–15744
- Korenblum E, Dong Y, Szymanski J, et al (2020). Rhizosphere microbiome mediates systemic root metabolite exudation by root-to-root signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117: 3874–3883
- Lebeis SL, Paredes SH, Lundberg DS, et al (2015). Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa. *Science*, 349: 860–864
- Lemarié S, Robert-Seilanianantz A, Lariagon C, et al (2015). Camalexin contributes to the partial resistance of *Arabidopsis thaliana* to the biotrophic soilborne protist *Plasmodiophora brassicae*. *Front Plant Sci*, 6: 539
- Liu CW, Murray JD (2016). The role of flavonoids in nodulation host-range specificity: an update. *Plants*, 5 (3): 33
- Liu X, Ding W, Jiang H (2017). Engineering microbial cell factories for the production of plant natural products: from design principles to industrial-scale production. *Microb Cell Fact*, 16: 125
- Liu YX, Qin Y, Bai Y (2019). Reductionist synthetic community approaches in root microbiome research. *Curr Opin Microbiol*, 49: 97–102
- Lundberg DS, Lebeis SL, Paredes SH, et al (2012). Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome. *Nature*, 488: 86–90
- Massalha H, Korenblum E, Tholl D, et al (2017). Small molecules below-ground: the role of specialized metabolites in the rhizosphere. *Plant J*, 90: 788–807
- Mus F, Crook MB, Garcia K, et al (2016). Symbiotic nitrogen fixation and the challenges to its extension to nonlegumes. *Appl Environ Microbiol*, 82: 3698–3710
- Nguyen C (2003). Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie*, 23: 375–396
- Niculaes C, Abramov A, Hannemann L, et al (2018). Plant protection by benzoxazinoids—recent insights into biosynthesis and function. *Agronomy*, 8: 143
- Niemeyer HM (2009). Hydroxamic acids derived from 2-hydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one: key defense chemicals of cereals. *J Agric Food Chem*, 57: 1677–1696
- Nieto KF, Frankenberger WT (1989). Biosynthesis of cytokinins by *Azotobacter chroococcum*. *Soil Biol Biochem*, 21: 967–972
- Olanrewaju OS, Glick BR, Babalola OO (2017). Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. *World J Microbiol Biotechnol*, 33: 197
- Rai KM, Ghose K, Rai A, et al (2019). Genome engineering tools in plant synthetic biology. In: Singh SP, Pandey A, Du G, et al (eds). *Current Developments in Biotechnology and Bioengineering. Synthetic Biology, Cell Engineering and Bioprocessing Technologies*. Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 47–73
- Rausch C, Daram P, Brunner S, et al (2001). A phosphate transporter expressed in arbuscule-containing cells in potato. *Nature*, 414: 462–465
- Reed J, Osbourn A (2018). Engineering terpenoid production through transient expression in *Nicotiana benthamiana*. *Plant Cell Rep*, 37 (10): 1431–1441
- Rodríguez H, Fraga R, Gonzalez T, et al (2006). Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria. *Plant Soil*, 287: 15–21
- Santi C, Bogusz D, Franche C (2013). Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Ann Bot*, 111: 743–767
- Sasse J, Martinoia E, Northen T (2018). Feed your friends: Do plant exudates shape the root microbiome? *Trends Plant Sci*, 23: 25–41
- Sheth RU, Cabral V, Chen SP, et al (2016). Manipulating bacterial communities by *in situ* microbiome engineering. *Trends Genet*, 32 (4): 189–200
- Spaepen S, Vanderleyden J, Remans R (2007). Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiol Rev*, 31: 425–448
- Stotz HU, Sawada Y, Shimada Y, et al (2011). Role of camalexin, indole glucosinolates, and side chain modification of glucosinolate-derived isothiocyanates in defense of *Arabidopsis* against *Sclerotinia sclerotiorum*. *Plant J*, 67: 81–93
- Stringlis IA, Yu K, Feussner K, et al (2018). MYB72-dependent coumarin exudation shapes root microbiome assembly to promote plant health. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: E5213–E5222
- Tien TM, Gaskins MH, Hubbell DH (1979). Plant growth substances produced by *Azospirillum brasilense* and their effect on the growth of pearl millet (*Pennisetum americanum* L.). *Appl Environ Microbiol*, 37: 1016–1024
- Urquiaga S, Xavier RP, de Morais RF, et al (2012). Evidence from field nitrogen balance and ¹⁵N natural abundance

- data for the contribution of biological N₂ fixation to Brazilian sugarcane varieties. *Plant Soil*, 356: 5–21
- van Dam NM, Tytgat TOG, Kirkegaard JA (2009). Root and shoot glucosinolates: a comparison of their diversity, function and interactions in natural and managed ecosystems. *Phytochem Rev*, 8: 171–186
- Voges MJEEE, Bai Y, Schulze-Lefert P, et al (2019). Plant-derived coumarins shape the composition of an *Arabidopsis* synthetic root microbiome. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116: 12558–12565
- Wang X, Wang M, Xie X, et al (2020). An amplification-selection model for quantified rhizosphere microbiota assembly. *Sci Bull*, 65: 983–986
- Weller DM (2007). *Pseudomonas* biocontrol agents of soil-borne pathogens: looking back over 30 years. *Phytopathology*, 97: 250–256
- Williams PM, De Mallorca MS (1982). Absciscic acid and gibberellin-like substances in roots and root nodules of *Glycine max*. *Plant Soil*, 65: 19–26
- Wright RC, Nemhauser J (2019). Plant synthetic biology: quantifying the “known unknowns” and discovering the “unknown unknowns”. *Plant Physiol*, 179 (3): 885–893
- Zamioudis C, Pieterse CMJ (2012). Modulation of host immunity by beneficial microbes. *Mol Plant Microbe In*, 25 (2): 139–150
- Zhalnina K, Louie KB, Hao Z, et al (2018). Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nat Microbiol*, 3: 470–480
- Zhang J, Liu YX, Zhang N, et al (2019). *NRT1.1B* is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice. *Nat Biotechnol*, 37: 676–684

Recent progress on modulation of microbiota by plant root metabolites

ZHOU Qian, HUANG Ancheng*

Key Laboratory of Molecular Design for Plant Cell Factory of Guangdong Higher Education Institutes, SUSTech-PKU Institute of Plant and Food Science, Department of Biology, Southern University of Science and Technology, Shenzhen, Guangdong 518055, China

Abstract: Microbiota assembled by plant roots is an important system for plants to maintain the homeostasis of root associated biota, respond to environmental stresses, uptake nutrients and facilitate healthy growth. Root metabolites modulate the composition, structure, distribution and function of root microbiota. Discovering root secondary metabolites and elucidating their roles in modulating microbiota is the key to decoding chemical signals involved in plant–microbe interactions. Here, we review recent progress on the roles of plant root metabolites in microbiota assembly and regulation. In addition, the plausibility of manipulating root microbiota for improved growth and other traits of plants using synthetic biology-based synthesis and regulation of root secondary metabolites is discussed.

Key words: root metabolite; secondary metabolite; microbiota; plant–microbe interactions

Received 2020-04-16 Accepted 2020-10-07

This work was supported by the Key Laboratory of Molecular Design for Plant Cell Factory of Guangdong Higher Education Institutes (2019KSYS006), and the Young Scientists Fund of the National Natural Science Foundation of China (31801268).

*Corresponding author (huangac@sustech.edu.cn).