

合成菌群促生抗逆功能的研究进展^①

周芳芳¹, 李晓婷¹, 汤利^{2*}

(1 云南农业大学植物保护学院, 昆明 650201; 2 云南农业大学资源与环境学院, 昆明 650201)

摘要: 根际微生物群落与植物健康生长密切相关, 但由于根际微生物群落成员庞大, 结构复杂, 不利于根际微生物群落成员间互作及群落互作对根际免疫机制的深入研究。合成菌群因其结构简单、互作方式可控等优势, 在根际微生态领域研究中发挥重要作用, 一方面为微生物—微生物、微生物—植物互作功能及机制深入研究提供新的思路和方法, 另一方面合成菌群能够转化为农业知识, 助力农业绿色发展。鉴于此, 本文从合成菌群构建、合成菌群促生抗逆功能等方面综述了目前研究进展, 展望未来合成菌群的研究方向及对推动农业绿色发展的巨大潜力。

关键词: 根际微生物群落; 合成菌群; 促生长; 抗逆性

中图分类号: S182 文献标志码: A

Growth Promotion and Stress Resistance of Synthetic Microbial Community: A Review

ZHOU Fangfang¹, LI Xiaoting¹, TANG Li^{2*}

(1 College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2 College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: Rhizosphere microbial community is closely related to plant health. However, rhizosphere microbial community are huge in member and complex in structure, which hinders the further research on rhizosphere immune mechanism of the interactions between microbial communities and their members. Because of simple structure and controllable interaction mode, synthetic microbial community plays an important role in the research of rhizosphere microecology, on the one hand, it provides new ideas for investigating functions and mechanisms of microbial-microbial and microbial-plant interaction; on the other hand, synthetic microbial community can be transformed into agricultural knowledge and promote agricultural green development. Therefore, in this paper, the current research progress was reviewed from the aspects of the construction and function of growth promotion and stress resistance of synthetic microbial community, and the research direction of synthetic microflora in the future and their great potential for promoting the green development of agriculture were also prospected.

Key words: Rhizosphere microbial community; Synthetic microbial; Growth promotion; Stress resistance

植物生长过程中会受到生物及非生物多重胁迫, 如病虫害侵染、土壤胁迫(养分不协调、有害物质积累等)、不良气候条件等逆境胁迫, 目前解决上述问题多采用化学制品, 如化学农药、化学肥料、化学保水剂等, 但随着化学制品过量施用, 土壤结构被破坏、生产能力下降, 不利于农业绿色发展。生物技术是实现农业绿色发展的重要动力。挖掘和利用根际促生菌在植物病害防控、养分供给等方面取得较多成果^[1-2], 但在实际生产过程中存在田间使用后防治效果不稳定、定殖量降低、受环境影响大等问题, 不

利于有益微生物功能高效发挥^[3], 制约着微生物技术的发展和应用。

随着高通量测序技术的发展, 人们开始将研究对象扩大到整个根际菌群, 探索根际庞大微生物菌群与植物健康关系, 阐述根际微生物群落装配机制及其与作物健康相关关系等^[4], 为生物技术的发展提供新的思路和方法。由于根际微生物群落成员庞大, 结构复杂, 仍不完全清楚根际群落成员间互作及群落互作对根际免疫机制的影响等^[5]。因此, 简化根际群落, 形成功能、互作方式等可控的合成菌群。一方面, 简化

①基金项目: 云南省重大科技专项计划项目(202202AE090025, 202102AE090030)资助。

* 通讯作者(ltang@ynau.edu.cn)

作者简介: 周芳芳(1985—), 女, 内蒙古丰镇人, 博士研究生, 主要从事植物营养与病害控制。E-mail: zff912@163.com

后的群落可以作为模型系统,对深入研究微生物群落结构,解析群落中核心功能微生物,预测微生物群落潜在功能特性具有重要理论价值^[6];另一方面,构建与应用由两个或多个根际微生物菌株组成的合成菌群,具有更加高效、稳定的促生抗逆效果^[7],能够转化为对农业发展有益的途径和思路。基于此,本文从合成菌群构建、在生物技术中发挥功能以及目前在植物生长发育及逆境胁迫中研究现状等方面进行综述,以期为利用合成菌群增强作物促生抗逆性能和健康土壤培育提供有益参考。

1 合成菌群构建及其功能研究

合成菌群(Synthetic microbial community)是近年来新型的研究方向,是合成生物学、微生物组学、微生物生态学的交叉领域,基于生态学和合成生物学的基本理论,构建包含两个或多个微生物菌株的群体^[8]。合成菌群成员可以来源于自然界分离得到的野生型菌株,也可以来源于基因改造得到的微生物,在分析研究微生物群落成员之间相互作用、群落与寄主互作、群落与环境互作等方面有巨大的优势,在医学^[9]、工业^[10]、环境生态^[11]和农业^[6,12]等领域得到广泛研究和应用,具有极大的发展潜力。

合成微生物群落通常采用“自上而下(top-down)”的设计方法^[13],通过优化物理化学参数实现群落目标功能,但该方法忽略了群落的代谢网络和成员间相互作用,限制了在分子水平对群落进行优化。结合测序技术、多组学分析技术、微流体和自动化技术的发展,Goldford 等^[14]、Bairey 等^[15]提出“自下而上(bottom-up)”的设计理念,该方法以微生物群落的代谢网络及其产物为核心^[16],分析明确群落成员间互作关系,从分子层面设计并优化特定微生物群落的代谢特征^[17]。

植物根际微生物群落的结构和功能决定着植物的健康^[18],对植物生长具有重要影响。但根际复杂、庞大的微生物群落对深入研究其与植物互作关系及其发挥功能仍具有较大挑战。因此,在根际复杂的微生物群落中,简化并探析核心微生物,在精简群落的前提下有效增强群落功能,有利于推动合成菌群在作物抗逆促生方向的研究和应用。通过构建合成菌群,Castrillo 等^[19]明确了磷酸盐饥饿途径对拟南芥根-微生物建立的影响,也为根系代谢物参与根微生物组与植物之间相互作用研究提供新的思路^[20]。此外,利用合成菌群为研究不同环境条件下根部微生物组功能提供方法,如在无菌体系中接入合成菌群,有

助于增强天然土壤中细菌抵御病原微生物侵害的能力^[21],且能够促进植物对有机氮的吸收利用^[22]。利用合成菌群能够部分模拟自然条件,为进一步揭示根部微生物组在植物生长发育中的功能和机制提供新的思路,并具有转化为促进农业绿色发展的潜力。

从合成菌群功能来讲,主要有以下优势:①自然微生物群落结构复杂、庞大,内部成员功能不清晰,合成群落组成相对简单,可控性高;②相比单一菌株,合成菌群成员间通过互作,更适应易变环境,实现更复杂的功能;③合成菌群能够以代谢途径进行分工,优化个体功能,设计减轻细胞代谢负担^[23];④合成菌群能够利用数学模型模拟自然群落,对构建和证明更加复杂的系统模型具有重要价值^[24]。

2 合成菌群在植物生长及抗逆胁迫中的研究

2.1 合成菌群对植物生长的促进作用

土壤微生物群落是目前世界上已知的最大的生物多样性储藏库^[25],被称为植物的第二基因组,其构成及群落成员间互作关系能够促进植物生长、适应外界不良环境、维持植物健康等^[18,26]。土壤微生物群落中存在大量能够促进植物生长的微生物,被称为植物根际促生菌^[27]。常见的根际促生菌有固氮菌属、芽孢杆菌属、农杆菌属等,在促进植物生长领域有较大的发展空间^[28]。在原生根际环境中,微生物通过群落互作的形式影响植物生长,促进植物对养分吸收,从而增强其抵抗病原物侵染^[22]。相比单一菌株,合成菌群在促进玉米^[29]、小白菜^[30]、黄芪^[31]等发芽、生长及抵御病害侵染方面具有更加显著效果,可能与合成菌群成员多样性及在根际定殖能力强有关^[32]。因此,通过解析健康作物生长过程中根际核心微生物,构建简化合成菌群,探究其促生机理,对挖掘植物与其第二基因组增效潜力具有重要意义。

2.2 合成菌群在植物病害防控中的应用

应用拮抗微生物防治植物病害由来已久,早在1971年Broadbent 等^[33]发现拮抗细菌和放线菌对土传病害的抑制作用,其中假单胞菌属(*Pseudomonas* spp.)和芽孢杆菌属(*Bacillus*)是应用潜力较大的一类,可以防治大部分丝状真菌引起的植物病害,如水稻纹枯病、番茄叶霉病、大豆根腐病等^[34]。但长期以来,单一菌株进行病害防治是主要的防治方法,存在根际定殖能力弱、资源竞争能力差、受土壤抑菌作用及接种土壤后活体密度快速下降等问题,导致该方法在田

间应用效果不稳定，限制了其产业化发展^[35]。

自 2014 年以来，对合成菌群在控制土传病害方面开展了较多研究。Niu 等^[36]构建了由 7 个菌株组成的合成菌群，可明显抑制轮状镰刀菌(*Fusarium verticillioides*)定殖，控制玉米苗枯病的发生，并通过研究发现 *E.cloacae* 是合成菌群中的核心微生物，发挥着关键作用。根际核心微生物具有改善植物营养资源获取^[37]、触发植物免疫调节系统^[38]等功能，利用合成菌群破解植物根部抗病核心微生物在甜菜立枯病^[39]、香蕉枯萎病^[40]、香草兰枯萎病^[41]等方面取得较多成果，同时也为根际微生物抵御病原菌的群落装配机制研究提供了新的方法^[42]。在具备核心微生物的基础上，菌群多样性是影响防控效果的另一重要因素，菌群多样性越高，越有利于与病原物竞争碳源，控制病原微生物的定殖爆发，达到控制病害发生的目的^[42]。在病害爆发时，根际微生物群落会做出响应，出现上调或下调现象，为明确上调或下调微生物在植物-微生物互作中的功能，利用合成学方法构建由上调微生物组成的合成菌群和由下调微生物组成的合成菌群，对比发现上调微生物构建的合成菌群相比下调微生物构成的合成菌群具有更强的抗病促生效果，为抗病促生优质资源挖掘提供参考^[43]。合成菌群在防病防虫方面也有相关研究，如由淡紫拟青霉、红灰链霉菌和苍白杆菌组成的合成菌群，该菌群生物兼容性好，作用方式互补，在大田对黄瓜根际线虫的防效优于 10% 嘧唑膦^[44]。植物病虫害发生伴随植物生长的一生，其控制方法的选择不仅影响生态环境安全，还直接对人体造成影响，生物防治是农业绿色发展追求的目标，合成菌群将会成为未来生物防治的有效方式之一。

2.3 合成菌群对作物抵御非生物胁迫的作用

根际微生物中含有大量能够帮助植物应对干旱、高盐等非生物胁迫的益生菌，构建人工合成群落是实现高效利用根际益生菌的方式，也可能是未来作物健康、持续发展的途径之一。沙漠植物常面临缺水、盐胁迫等逆境，相比单一菌株，合成菌群具有更强适宜逆境的能力，从而保护无菌基质中番茄免受高盐胁迫，提高番茄抗逆能力^[45]。张慧^[31]构建 14 个合成菌群，发现其中 1 个菌群能够提高黄芪应对中强度干旱胁迫的能力，该处理下黄芪生长优于对照，根部促生特性更加显著，从而提升黄芪在干旱条件下的适应能力。在农业生产中农药污染是普遍存在的问题，高浓度污染对植物造成药害，不仅影响植物生长，残留在植物体内的农药对人体也会造成损害，利用微生物降

解农药残留是一种绿色、健康的生产方式，构建合成菌群具有更强定殖能力和高效降解能力，如由 4 株细菌组成的合成菌群能够有效降解农药锈去津^[46]，*E.coli* 和 *Ochrobactrum* 组合形成合成菌群对农药甲基对硫磷具有高效降解能力^[47]。化感自毒物质是作物产生连作障碍的主要因素之一^[48]，利用生物降解技术是克服作物自毒作用的一种有效措施，但关于合成菌群在自毒物质降解、自毒物质与病原微生物互作的作用机理等方面仍知之甚少，限制了克服连作障碍技术的进步和发展。

3 合成菌群调节植物生长及增强抗逆性机理研究

合成菌群能够实现比单一菌株更高效、更稳定的功能^[7]。其原理主要有：①提高植物诱导抗性。在黄芪根部添加合成菌群能够诱导宿主植物 ISR 来防控黄芪根腐病^[49]，且能够诱导提升黄芪植株生理性能来应对不良环境变化^[31]。②根际微生物组能通过调控植物基因的转录水平，从而调控植物吸收和利用养分。在大豆根部添加由 12 种细菌形成的合成菌群，氮转运相关基因(*Glyma.15G073000*、*Glyma.17GI17200*、*Glyma.12G22500* 等)和磷酸盐转运相关基因(*Gm SPX1*、*Gm PHR5*、*GmPT2* 等)的转录水平上调，从而增加大豆对氮、磷养分的协同吸收^[50]。植物在磷饥饿反应途径中，合成菌群能激活关键转录因子 PHR1 的表达，促进植物低磷胁迫下磷的吸收^[19]，还能够抑制脱落酸转录信号通路关键基因的表达，降低脱落酸含量，提高植物应对养分胁迫的能力。③具有更强的资源和生态位竞争优势。群落成员间既存在正面互作，也存在负面互作，且群落成员间互作与抑病促生长有直接关系。菌群成员相互作用的利弊关系主要有有利(+)、不利(-)和中立(0)，具体分为互利共生(+/+)、偏利共生(+/0)、偏害共生(-/0)、寄生或捕食(+/-)和中立(0/0)6 种不同的相互作用^[51-52](图 1)。Freilich 等^[53]根据 118 个物种的代谢模型预测物种间相互作用，发现合作是普遍存在的，但往往是单向的偏利共生关系。在共生体系中，黄色黏球菌与大肠杆菌之间存在捕食关系^[54]，具有相同生态位的菌株在生长过程中存在竞争排斥现象，出现一系列生长相互抑制的物种组合^[55]。便利性群落能够通过缓解拮抗作用从而释放有效空间，有利于土传青枯病的入侵，而竞争性群落的拮抗作用则有助于抑制病原青枯菌的入侵^[56]，这也与营养和拮抗有关，合成菌群成员间资源需求不同，容易形成互补效应，产生不同抑菌

物质协同抵御青枯病菌的侵入^[57]。但根际微生物群落成员间相互作用复杂,其对植物影响及响应胁迫机

制研究还不够深入,群落成员互作机制深入研究能够为植物抵御不良环境提供新的思路和途径。

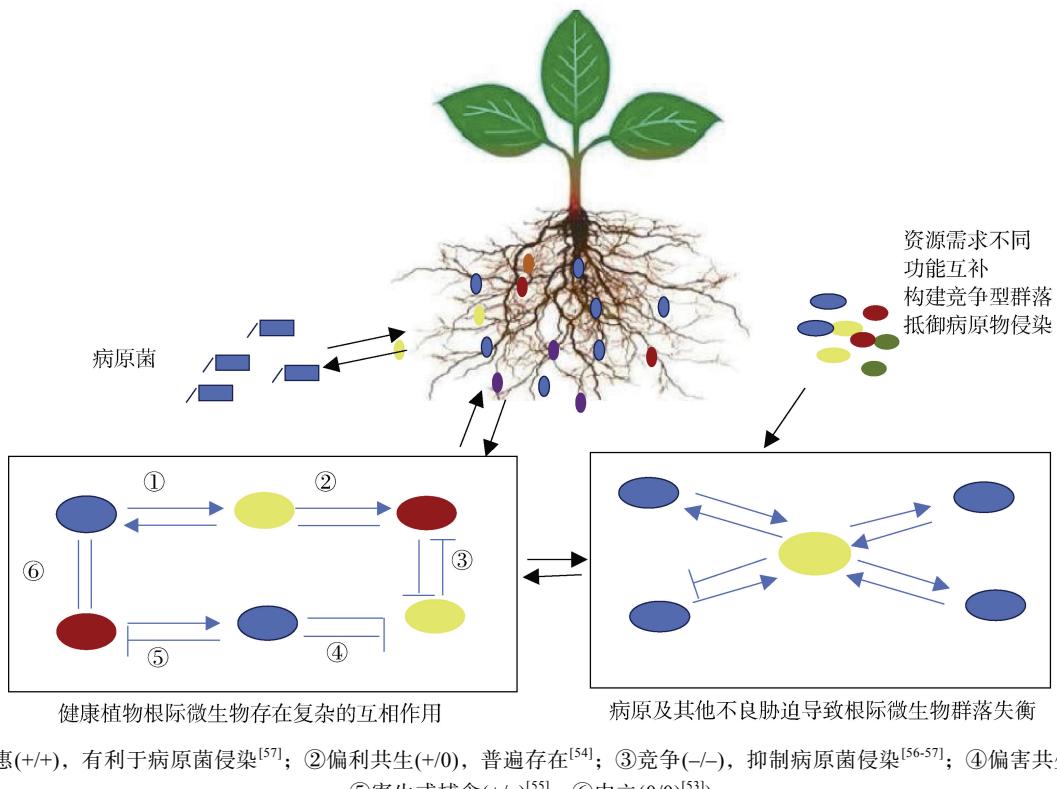


图1 根际微生物群落互作与植物健康及合成菌群对抗病原菌侵染

Fig.1 Microbial interactions in plant rhizosphere and synthetic microbiome against pathogen

4 展望

随着高通量测序技术的发展,抑病根际土壤与感病根际土壤微生物群落特征被解析,明确群落结构和功能对植物健康的影响^[58]。但根际复杂、庞大的微生物群落对深入研究微生物-微生物、微生物-植物之间互作分子机制及生态系统功能造成阻碍。基于生态学和生物合成学原理,简化根际微生物组构建合成菌群,有助于解析根际复杂微生物群落核心微生物,为深入理解群落成员间、群落与病原菌之间及群落与植物之间相互作用,以及为复杂微生物组改造提供重要科学依据。通过调控微生物-宿主-环境之间的相互作用,充分发挥合成菌群抑菌促生、抗逆作用,增强菌群在植物根际定殖、资源竞争、生态位竞争等作用,为农业绿色、健康发展提供新的途径和思路。

近年来,合成菌群在植物促生抗逆方向开展了较多研究,取得了较多成果,为植物抗逆研究提供了新思路和方法。但目前抗逆研究主要集中在抗病^[38-39]、抗干旱^[40]、耐盐^[46]等方向,关于抗连作、抗重金属等逆境胁迫方向报道成果较少,且与单菌相比,合成

菌群发挥优势机理研究仍偏少,以至于如何构建稳定、高效的功能菌群,群落成员间如何发挥其功能,如何挖掘增强群落功能及如何实现生产应用等问题尚未解决,需持续开展并挖掘合成菌群潜在功能,为转化为可用的农业技术措施奠定坚实基础,从而助力农业绿色发展。

参考文献:

- Waghund R R, Shelake R M, Sabalpara A N. *Trichoderma: A significant fungus for agriculture and environment*[J]. African Journal of Agricultural Research, 2016, 11(22): 1952–1965.
- Raza W, Ling N, Zhang R F, et al. Success evaluation of the biological control of *Fusarium* wilts of cucumber, banana, and tomato since 2000 and future research strategies[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2017, 37(2): 202–212.
- Mazzola M, Freilich S. Prospects for biological soilborne disease control: Application of indigenous versus synthetic microbiomes[J]. Phytopathology, 2017, 107(3): 256–263.
- 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.
- [5] 韦中, 杨天杰, 任鹏, 等. 合成菌群在根际免疫研究中的现状与未来[J]. 南京农业大学学报, 2021, 44(4): 597–603.
- [6] Liu Y X, Qin Y, Bai Y. Reductionist synthetic community approaches in root microbiome research[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2019, 49: 97–102.
- [7] McCarty N S, Ledesma-Amaro R. Synthetic biology tools to engineer microbial communities for biotechnology[J]. *Trends in Biotechnology*, 2019, 37(2): 181–197.
- [8] Großkopf T, Soyer O S. Synthetic microbial communities[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2014, 18: 72–77.
- [9] Ley R E, Turnbaugh P J, Klein S, et al. Microbial ecology: Human gut microbes associated with obesity[J]. *Nature*, 2006, 444(7122): 1022–1023.
- [10] Patle S, Lal B. Ethanol production from hydrolysed agricultural wastes using mixed culture of *Zymomonas mobilis* and *Candida tropicalis*[J]. *Biotechnology Letters*, 2007, 29(12): 1839–1843.
- [11] Dangi A K, Sharma B, Hill R T, et al. Bioremediation through microbes: Systems biology and metabolic engineering approach[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2019, 39(1): 79–98.
- [12] 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.
- [13] Lawson C E, Harcombe W R, Hatzenpichler R, et al. Common principles and best practices for engineering microbiomes[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2019, 17(12): 725–741.
- [14] Goldford J E, Lu N X, Bajić D, et al. Emergent simplicity in microbial community assembly[J]. *Science*, 2018, 361(6401): 469–474.
- [15] Bairey E, Kelsic E D, Kishony R. High-order species interactions shape ecosystem diversity[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 12285.
- [16] Nobu M K, Narihiro T, Rinke C, et al. Microbial dark matter ecogenomics reveals complex synergistic networks in a methanogenic bioreactor[J]. *The ISME Journal*, 2015, 9(8): 1710–1722.
- [17] Rotaru A E, Shrestha P M, Liu F H, et al. A new model for electron flow during anaerobic digestion: Direct interspecies electron transfer to *Methanosaeta* for the reduction of carbon dioxide to methane[J]. *Energy & Environmental Science*, 2014, 7(1): 408–415.
- [18] Berendsen R L, Pieterse C M J, Bakker P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(8): 478–486.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] Durán P, Thiergart T, Garrido-Oter R, et al. Microbial inter kingdom interactions in roots promote *Arabidopsis* survival[J]. *Cell*, 2018, 175(4): 973–983.e14.
- [22] 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(6): 676–684.
- [23] Pandhal J, Noirel J. Synthetic microbial ecosystems for biotechnology[J]. *Biotechnology Letters*, 2014, 36(6): 1141–1151.
- [24] 刘炜伟, 吴冰, 向梅春, 等. 从微生物组到合成功能菌群[J]. 微生物学通报, 2017, 44(4): 881–889.
- [25] Gams W. Biodiversity of soil-inhabiting fungi[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2007, 16(1): 69–72.
- [26] 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.
- [27] Bhattacharyya P N, Jha D K. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Emergence in agriculture[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2012, 28(4): 1327–1350.
- [28] 穆文强, 康慎敏, 李平兰. 根际促生菌对植物的生长促进作用及机制研究进展[J]. 生命科学, 2022, 34(2): 118–127.
- [29] Mohsin Ali. 玉米内生微生物菌群及其合成应用[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020.
- [30] 段惠然. 合成菌群及其生物膜形成能力对小白菜生长的影响探究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.
- [31] 张慧. 合成菌群对黄芪生长及抗旱能力的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2021.
- [32] Santhanam R, Menezes R C, Grabe V, et al. A suite of complementary biocontrol traits allows a native consortium of root-associated bacteria to protect their host plant from a fungal sudden-wilt disease[J]. *Molecular Ecology*, 2019, 28(5): 1154–1169.
- [33] Broadbent P, Baker K F, Waterworth Y. Bacteria and actinomycetes antagonistic to fungal root pathogens in Australian soils[J]. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1971, 24(5): 925–944.
- [34] 程洪斌, 刘晓桥, 陈红漫. 枯草芽孢杆菌防治植物真菌病害研究进展[J]. 上海农业学报, 2006, 22(1): 109–112.
- [35] Sarma B K, Yadav S K, Singh S, et al. Microbial consortium-mediated plant defense against phytopathogens: Readdressing for enhancing efficacy[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 87: 25–33.
- [36] 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.

- [37] Chang J J, Tian L, Leite M F A, et al. Nitrogen, manganese, iron, and carbon resource acquisition are potential functions of the wild rice *Oryza rufipogon* core rhizomicrobiome[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 196.
- [38] Bai B, Liu W D, Qiu X Y, et al. The root microbiome: Community assembly and its contributions to plant fitness[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(2): 230–243.
- [39] Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria[J]. *Science*, 2011, 332(6033): 1097–1100.
- [40] Shen Z Z, Ruan Y Z, Xue C, et al. Soils naturally suppressive to banana *Fusarium* wilt disease harbor unique bacterial communities[J]. *Plant and Soil*, 2015, 393(1): 21–33.
- [41] Xiong W, Li R, Ren Y, et al. Distinct roles for soil fungal and bacterial communities associated with the suppression of *Vanilla Fusarium* wilt disease[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 107: 198–207.
- [42] Lebeis S L, Paredes S H, Lundberg D S, et al. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa[J]. *Science*, 2015, 349(6250): 860–864.
- [43] Irikiin Y, Nishiyama M, Otsuka S, et al. Rhizobacterial community-level, sole carbon source utilization pattern affects the delay in the bacterial wilt of tomato grown in rhizobacterial community model system[J]. *Applied Soil Ecology*, 2006, 34(1): 27–32.
- [44] 冀宇, 武云鹏, 王胤, 等. 功能型复合微生物菌剂防治黄瓜根结线虫的研究[J]. 中国生物防治学报, 2016, 32(4): 493–502.
- [45] Schmitz L, Yan Z C, Schneijderberg M, et al. Synthetic bacterial community derived from a desert rhizosphere confers salt stress resilience to tomato in the presence of a soil microbiome[J]. *The ISME Journal*, 2022, 16(8): 1907–1920.
- [46] Zhang Y, Cao B, Jiang Z, et al. Metabolic ability and individual characteristics of an atrazine-degrading consortium DNC5[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2012, 237/238: 376–381.
- [47] Li L, Yang C, Lan W S, et al. Removal of methyl parathion from artificial off-gas using a bioreactor containing a constructed microbial consortium[J]. *Environmental Science & Technology*, 2008, 42(6): 2136–2141.
- [48] 孙敬国, 王昌军, 孙光伟, 等. 连作年限对植烟根际土壤化感物质积累的影响——以湖北黄棕壤烟田为例[J]. *土壤*, 2021, 53(1): 148–153.
- [49] Li Z F, Bai X L, Jiao S, et al. A simplified synthetic community rescues *Astragalus mongolicus* from root rot disease by activating plant-induced systemic resistance[J]. *Microbiome*, 2021, 9(1): 217.
- [50] 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.
- [51] Song H, Ding M Z, Jia X Q, et al. Synthetic microbial consortia: From systematic analysis to construction and applications[J]. *Chemical Society Reviews*, 2014, 43(20): 6954–6981.
- [52] Faust K, Raes J. Microbial interactions: From networks to models[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(8): 538–550.
- [53] Freilich S, Zarecki R, Eilam O, et al. Competitive and cooperative metabolic interactions in bacterial communities[J]. *Nature Communications*, 2011, 2: 589.
- [54] Zhang W C, Wang Y, Lu H N, et al. Dynamics of solitary predation by *Myxococcus xanthus* on *Escherichia coli* observed at the single-cell level[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(3): e02286–e02219.
- [55] Chapman R N. The struggle for existence[J]. *Ecology*, 1935, 16(4): 656–657.
- [56] Li M, Wei Z, Wang J N, et al. Facilitation promotes invasions in plant-associated microbial communities[J]. *Ecology Letters*, 2019, 22(1): 149–158.
- [57] Wei Z, Yang T J, Friman V P, et al. Trophic network architecture of root-associated bacterial communities determines pathogen invasion and plant health[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 8413.
- [58] Hamid M I, Hussain M, Wu Y P, et al. Successive soybean-monoculture cropping assembles rhizosphere microbial communities for the soil suppression of soybean cyst nematode[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(1): fiw222.