



植物高效共生固氮研究进展

鲁良¹, 樊仔慧¹, 张霞霞¹, 孔照胜^{1,2*}

1. 微生物多样性与资源创新利用全国重点实验室, 中国科学院微生物研究所农业微生物组学与生物技术研究室, 北京 100101

2. 山西省后稷实验室, 山西农业大学农学院, 太原 030000

* 联系人: E-mail: zskong@im.ac.cn

2026-04-17 收稿, 2026-05-25 修回, 2026-06-01 接受, 2026-06-02 网络版发表

国家自然科学基金重点项目(32230007)资助

摘要 生物固氮是陆地生态系统氮素输入的关键途径, 其中豆科植物与根瘤菌形成的共生固氮体系固氮量最大、效率最高, 兼具重要生态价值与农业应用潜力, 是替代化学氮肥、推动农业绿色低碳可持续发展的重要支撑. 因此, 系统解析植物高效共生固氮的分子调控机制、将固氮能力拓展至非豆科主粮作物, 已成为植物营养学与合成生物学领域的重要研究方向. 本文系统梳理了豆科植物与根瘤菌共生建立及高效固氮维持的分子调控机制, 重点阐述了定型根瘤与不定型根瘤在营养交换中的代谢差异与氮同化模式, 并总结了氨基酸转运及铁、钼、铜、锌、镁、硫等离子的运输与稳态调控规律. 此外, 本文归纳了天然非豆科植物共生固氮的基本特征, 以及禾本科作物固氮工程化改造的研究进展, 深入探讨了该领域现存的关键科学问题与技术挑战, 并对作物固氮性状改良及潜在应用前景进行了展望, 旨在为共生固氮基础理论与农业生物技术应用提供系统性理论参考.

关键词 共生固氮, 氮同化, 营养交换, 非豆科植物, 作物固氮工程化

氮素是植物生长发育必需的大量营养元素, 是构成蛋白质、核酸、叶绿素、酶类及多种次生代谢产物的关键组分, 直接决定植物的生长速率、产量形成与品质优劣, 也是限制作物生产力的核心营养因子^[1~3]. 地球大气中氮气占比高达78%, 但因其惰性特征, 绝大多数植物无法直接吸收利用, 仅能依靠土壤中的铵态氮、硝态氮等无机氮满足生长需求, 因此氮素有效性是制约植物生长发育的主要因素^[4]. 在现代农业生产体系中, 为大幅提升作物产量, 化学氮肥被广泛且过量施用, 长期不合理的氮肥施用引发了一系列严峻的生态环境问题: 氮肥利用率普遍偏低, 大量氮素流失导致土壤酸化板结、微生物群落结构失衡、土壤肥力持续下降; 氮素迁移造成水体富营养化, 诱发湖泊、河流的水华污染; 氮肥生产与施用过程中排放的氧化亚氮等温室气体, 进一步加剧全球气候变暖, 严重制约农业的

绿色、低碳、可持续发展^[5]. 由此, 挖掘并利用自然界高效生物固氮资源, 降低农业生产对化学氮肥的依赖, 构建环境友好型养分供应体系, 已成为全球农业科学领域亟待解决的重大科学课题与战略需求^[6].

自然界中部分微生物可将大气分子态氮转化为植物可利用的铵态氮, 该过程被称为生物固氮^[7~10]. 与工业化学固氮相比, 生物固氮具有高效、经济、环保的显著特征, 在全球生物圈氮循环中发挥核心作用. 在众多生物固氮类型中, 豆科植物与根瘤菌形成的共生固氮体系固氮效率最高、固氮量最大, 也是研究最为系统的生物固氮模式, 在生态农业中占据举足轻重的地位^[11~13]. 据报道, 豆科植物与根瘤菌共生固氮系统每年可向农业系统输入5000万吨氮素^[14]. 所谓“高效共生固氮”, 是指豆科植物与根瘤菌在特定遗传背景和环境条件下, 通过精准识别、高效侵染、根瘤正常发育、类

引用格式: 鲁良, 樊仔慧, 张霞霞, 等. 植物高效共生固氮研究进展. 科学通报, 2026, 71: 4824–4834

Lu L, Fan Z, Zhang X, et al. Research progress on efficient symbiotic nitrogen fixation in plants (in Chinese). Chin Sci Bull, 2026, 71: 4824–4834, doi: [10.1360/CSB-2026-0513](https://doi.org/10.1360/CSB-2026-0513)

菌体有效分化以及碳氮代谢协调,实现较高氮固定量、较低资源消耗和显著宿主生长收益的综合过程,往往不是通过某个单一指标实现和评价的。其评价指标可包括结瘤效率、有效根瘤比例、固氮酶活性、单位根瘤固氮能力、植株总氮积累量、生物量或产量提升、碳氮投入产出效率以及减氮条件下的生产稳定性等。因此,高效共生固氮是由“早期识别—侵染定殖—根瘤建成—固氮功能维持—固定氮利用”多个连续环节共同决定的复杂性状^[3,7,15,16]。

近年来,功能基因组学、单细胞测序、基因编辑、合成生物学等前沿技术快速发展并交叉应用,推动植物共生固氮领域研究取得一系列突破性进展。从豆科植物与根瘤菌的早期信号识别^[17~19]、侵染线形成与根瘤器官发生的分子调控网络^[20~22],到定型与不定型根瘤发育的差异化调控机制^[17,23,24];从根瘤内氮同化路径、氨基酸转运等核心营养交换过程^[25,26],到铁、钼、铜、锌等重要离子的定向运输及其对固氮酶活性的维持机制^[27~30];从根瘤共生的演化起源与保守模块解析^[31],到非豆科作物固氮工程化改造的探索实践,相关研究不断深化人类对高效共生固氮调控机制的科学认知,也为探究非豆科主粮作物固氮潜能提供了理论参考。本文围绕植物高效共生固氮这一核心主题,系统梳理了豆科植物根瘤共生固氮的分子调控机制,重点阐释了定型根瘤与不定型根瘤在营养交换过程中的代谢分化特征、关键转运蛋白功能及矿质元素运输调控规律,总结了天然非豆科植物共生固氮的研究现状与禾本科作物固氮改造的最新进展,剖析了当前领域面临的关键科学问题与技术瓶颈,并对未来作物固氮性状改良、高效固氮体系构建进行了展望,以期对共生固氮基础理论创新与农业生物技术应用提供系统性参考依据。

1 豆科植物与根瘤菌共生建立研究进展

豆科植物与根瘤菌的共生建立是多阶段、多信号协同调控的复杂过程,核心分为宿主与根瘤菌的特异性信号识别、共生信号跨细胞传导、根瘤器官发育及根瘤菌胞内侵染与类菌体形成四个阶段。随着相关研究的不断突破,共生建立的分子机制逐步明晰,推动研究从现象描述向分子解析深入,为人工调控共生关系提供了关键靶点。

1.1 特异性信号识别

共生关系的建立始于豆科植物与根瘤菌之间的精

准信号对话,这种双重识别机制是决定共生特异性的核心,该过程包含植物信号释放与根瘤菌响应、根瘤菌信号释放与植物识别两个双向互作环节。豆科植物首先向植物根际释放一种酚类化合物,主要是黄酮类或者类黄酮化合物。当根瘤菌感知到黄酮类信号时,根瘤菌会移动到靠近根系的区域,然后激活相关结瘤基因的表达,合成结瘤因子(nod factors, NFs)所需的关键酶类,最终产生和分泌结瘤因子NFs^[18,19]。随后,根瘤菌释放的Nod因子被豆科植物根毛细胞膜上的LysM(lysine motif)类受体激酶识别,主要包括NFP(nod factor perception)、LYK3(LysM domain-containing receptor-like kinase 3)、NFR5(nod factor receptor 5)和NFR1(nod factor receptor 1)等。Nod因子识别后,植物细胞内启动共生信号通路,引发核内钙振荡,并通过DMI3(doesn't make infections 3)/CCaMK(calcium and calmodulin-dependent protein kinase)、IPD3(interacting protein of dmi3)/CYCLOPS等组分将钙信号传递至下游转录调控网络。随后,NSP1(nodulation signaling pathway 1)、NSP2(nodulation signaling pathway 2)、NIN(nodule inception)、ERN1(ERF required for nodulation 1)等转录因子被激活,诱导早期结瘤响应基因如ENOD11(early nodulin 11)的表达^[20,21]。这些信号事件最终导致根毛变形与卷曲、根瘤菌附着、侵染线形成,以及根皮层细胞重新分裂,启动根瘤原基形成。

近期,Ruan等人^[32]解析了豌豆根瘤菌NodD蛋白与类黄酮(橙皮素)结合的高分辨复合物晶体结构,发现NodD通过两个独特口袋结合类黄酮,揭示了NodD识别类黄酮的分子机制。另外,Wang等人^[33]发现细胞质内的类受体激酶蛋白MtLICK1/2(LYK3-interacting cytoplasmic kinases)与细胞膜受体发生相互磷酸化,一方面激活共生信号通路并启动根瘤发育,另一方面精准调控宿主免疫反应,在侵染初期抑制免疫应答以避免植物对根瘤菌的“误伤”,并在共生建立后维持免疫稳态以抵御病原菌侵染。这种类似“智能门禁系统”的调控模式,实现了共生建立与免疫防御的动态平衡,保障二者的协同互作。

1.2 根瘤器官发育

根瘤是豆科植物与根瘤菌共生建立的特异性器官,其发育过程受植物自身基因与根瘤菌信号的协同调控^[34~39]。当根毛识别到根瘤菌释放的Nod因子之后,根毛细胞响应Nod因子信号诱发的钙离子震荡会激活

CCaMK, 被激活的CCaMK和转录因子CYCLOPS相互作用并将其磷酸化, 从而激活与根瘤起始关联的重要转录因子NIN的表达, 从而触发根瘤原基的启动. 侵染线中的根瘤菌沿着侵染线方向向前延伸, 进入到宿主根的皮层细胞中, 刺激其分裂, 然后形成根瘤原基. 随着不断发展, 根瘤原基发育为成熟的具有固氮功能的根瘤^[36,38]. “为什么豆科植物能与根瘤菌共生结瘤”这一问题, 长期困扰着科研人员. 2021年, Dong等人^[37]揭示了SHR-SCR(shortroot-scarecrow)干细胞模块在根瘤发育中的核心作用, 为共生建立的器官基础提供了重要解析. 研究发现, SHR-SCR是植物发育的干细胞程序关键模块, 通常仅在植物干细胞区域和内皮层表达. 然而, 在豆科植物的进化过程中, 干细胞关键基因SCR在皮层细胞中表达, 另一个干细胞关键转录因子SHR在维管束表达后可移动至皮层细胞, 二者结合赋予豆科植物皮层细胞分裂潜能, 这是豆科植物能够形成根瘤的前提条件, 也是豆科植物与非豆科植物的核心差异之一^[37].

根据发育特征, 豆科植物的根瘤可分为定型根瘤与不定型根瘤: 定型根瘤(如大豆、百脉根)生长有限, 形状规则呈圆球状, 其发育依赖皮层细胞的同步分裂与分化; 不定型根瘤(如苜蓿、豌豆)可持续生长, 一般呈长棒状, 由根瘤顶端的分生组织不断分裂增殖形成^[24,38]. 二者的发育差异同样受SHR-SCR模块及后续调控基因的协同调控^[37]. 在蒺藜苜蓿中, SHR-SCR模块可被根瘤菌的结瘤因子信号激活, 诱导皮层细胞分裂并形成根瘤原基, 进而逐步发育为成熟根瘤^[37].

1.3 胞内侵染与共生体成熟

根瘤菌胞内侵染是豆科植物与根瘤菌共生建立的核心细胞学过程. 该过程始于根瘤菌在根毛表面的附着和微菌落形成, 随后宿主根毛发生变形与卷曲, 将根瘤菌包裹于局部侵染位点. 伴随细胞壁局部降解、质膜内陷, 植物细胞形成管状侵染结构——侵染线(infection thread, IT). 侵染线由宿主细胞主动构建, 具有细胞壁包被和质膜包裹的特征, 根瘤菌沿其从根毛向根皮层和根瘤原基内定向延伸^[40-42]. 侵染线作为根瘤菌进入宿主根毛及皮层细胞的特化管状结构, 其起始、极性生长与细胞壁重塑受多种蛋白协同调控^[43-45]. 已有研究报道VPY(vapyrin)、LIN(lumpy infections)、EXO70H4(exocyst subunit exo70 family protein H4)、RPG(rhizobium-directed polar growth)、FLOT4(flotillin

4)、NPL(nodulation pectate lyase)等蛋白参与侵染线起始、极性生长和膜运输调控. 其中, VPY-LIN-EXO70H4-RPG等因子被认为可在侵染线生长端形成调控复合体, 协调共生相关囊泡定向运输, 保障侵染线持续向根瘤原基推进^[44,45]. 另外, Qiao等人^[45]研究发现Formin家族蛋白SYFO2(symbiotic formin 2)特异性定位于细胞膜纳米微区, 参与调控侵染线极性延伸与根瘤菌胞内入侵进程, 该调控机制在豆科-根瘤菌、植物-丛枝菌根真菌两类共生系统中高度保守.

根瘤菌进入宿主细胞后, 会被宿主细胞形成的共生体膜包裹并分化为类菌体, 该过程需要宿主与根瘤菌的协同调控. 不定型根瘤类菌体存在终末分化特征, 该过程由宿主特异编码的NCR(nodule-specific cysteine-rich)多肽家族核心调控. NCR基因仅在根瘤侵染细胞中特异表达, 其编码的小分子多肽经N端信号肽剪切加工后, 由宿主DNF1(defective in nitrogen fixation 1)信号肽酶介导的特异性分泌通路靶向运输至共生体内部. NCR靶向干扰细菌细胞周期调控网络、抑制分裂相关基因表达, 直接诱导细胞形态显著膨大伸长, 最终丧失分裂增殖能力, 完成终末分化^[46,47]. 多个核心NCR肽是类菌体正常分化与固氮功能必需的, 是维持共生体结构稳定性与长期高效固氮的核心分子基础^[46-50]. 比如在蒺藜苜蓿中, MtNCR343是维持分化中类菌体活力的关键多肽, 可介导根瘤菌细胞膨大与基因组多倍体化, 突变体中分化早期类菌体快速死亡, 完全丧失固氮能力^[48]; MtNCR169为类菌体分化核心必需因子, 该基因缺失会直接导致类菌体分化完全受阻、根瘤白化并呈现固氮完全缺陷表型^[51]; MtNCR247通过靶向结合根瘤菌FtsZ(filamenting temperature-sensitive mutant Z)、GroEL(chaperonin groel)等核心蛋白, 双重抑制细菌细胞分裂与翻译过程, 基因敲低后根瘤发育异常、固氮效率显著下降^[52]. 在根瘤菌层面, *fix*(fixation)基因家族参与类菌体的成熟与功能调控, 其中*fixK*、*fixJ*等基因的表达可促进类菌体对微氧环境的适应, 为后续固氮酶的活性维持奠定基础^[53-55]. 类菌体的成熟标志着豆科植物与根瘤菌共生关系的完全建立, 此时二者形成稳定的互利共生模式: 植物为根瘤菌提供光合碳源与低氧微环境, 根瘤菌则启动固氮作用, 将大气中的氮气转化为植物可利用的铵态氮.

2 共生固氮中的营养交换

在豆科植物-根瘤菌共生固氮体系中, 营养转运与

代谢互作是连接宿主植物与根瘤菌生理代谢、维系高效固氮功能的重要环节。根瘤菌将大气分子氮转化为植物可利用的氮素, 宿主为根瘤菌提供碳源及必需营养元素, 二者通过精密的营养转运网络实现互利共生。成功的共生固氮关系需要植物和微生物之间多种代谢和转运途径的协调, 并依赖植物地上地下的营养流动和共生界面上高效的物质运输。

2.1 宿主-根瘤菌氮素双向转运

氮同化是共生固氮营养转运的起始环节, 核心是将根瘤菌固氮产生的无机铵转化为宿主可吸收利用的有机氮, 全程依赖宿主与根瘤菌的协同代谢, 涉及铵的释放、初级同化及同化产物的转运三大关键步骤。值得注意的是, 豆科植物的定型根瘤与不定型根瘤, 其氮同化过程及同化产物输出存在显著差异, 且该差异与二者的发育特征密切相关。根瘤内的类菌体通过固氮酶将 N_2 还原为 NH_4^+ 后, 释放至宿主根瘤侵染细胞的细胞质, 这是氮同化的第一步。进入根瘤侵染细胞的 NH_4^+ , 主要通过谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)-谷氨酸合成酶(glutamate synthase, GOGAT)循环完成初级同化^[15](图1)。在 不定型根瘤(如苜蓿、豌豆)中, 初级同化产生的 NH_4^+ 在侵染细胞中经GS/GOGAT循环转化为谷氨酸和谷氨酰胺; 再以谷氨酰胺和天冬氨酸为底物, 在非侵染细胞中由天冬酰胺合成酶(asparagine synthetase, AS)进一步催化合成天冬酰胺, 最后主要以谷氨酰胺和天冬酰胺等酰胺类物质输出^[15](图1(a))。定型根瘤(如大豆、百脉根)的氮同化途径具有明确特异性, 其初级同化产生的谷氨酸会进一步通过尿素循环代谢, 在非侵染细胞中生成酰胺类物质(主要为尿囊素和尿囊酸), 这是其主要的氮同化产物和输出形式^[15,55](图1(b))。有研究明确指出定型根瘤中尿囊素和尿囊酸的合成依赖尿酸氧化酶(urate oxidase, UOX)和尿囊素酶(allantoinase, ALN)的协同作用, 二者的表达水平直接决定酰胺的积累效率^[56]。尿囊素和尿囊酸的转运需要位于维管系统邻近细胞中的酰胺透性酶(ureide permease 1, UPS1)发挥作用, 将酰胺从根瘤的皮层和维管束内皮层转运至根瘤木质部然后向地上部分运输以满足宿主的生长需要^[55](图1(b))。

从进化和代谢角度分析, 豆科植物根瘤中固氮输出形式主要包括酰胺型和酰胺型^[56-58]。多数豆科植物主要以酰胺类物质进行固定氮的长距离运输, 而大豆等热带或者亚热带豆科植物则主要以酰胺类物质作为

固定氮输出形式^[56]。与酰胺型输出相比, 酰胺型输出具有较高的N/C比和较好的碳经济性, 可能有利于固定氮的长距离运输^[57,58]。但酰胺型和酰胺型各有其进化背景和生理适应性, 未来人工固氮体系的构建可能需要综合借鉴两类模式的优势, 而不是简单复制某一种根瘤代谢模式。

除了氮素从根瘤菌向宿主的单向转运, 宿主与根瘤菌之间还存在精密的氨基酸双向交换, 这是维持类菌体代谢活性与固氮功能的重要保障。在宿主层面, 共生体膜定位的氨基酸转运蛋白MtCAT1b(cationic amino acid transporter 1b)和MtCAT1c介导植物与根瘤菌间的氨基酸交换, 可能协同调控类菌体的氨基酸代谢稳态^[59]。

2.2 碳源供应

宿主植物光合作用产生的蔗糖在蔗糖合酶(sucrose synthase, SS)或转化酶水解的作用下进行分解, 然后通过维管系统韧皮部运输到根瘤。在百脉根*sus1/sus3*双突变体和蒺藜苜蓿*Sucs*的RNAi植物中, SS活性降低并严重损害共生固氮^[43,60]。目前普遍认为二羧酸盐(主要是苹果酸、琥珀酸)是宿主植物向类菌体提供的主要碳源, 为共生固氮提供能量, 并作为氨基酸合成的碳骨架。百脉根ALMT4属于铝激活苹果酸转运蛋白ALMT(aluminum-activated malate transporter)家族, 已证实在根瘤维管束薄壁细胞中表达, 推测其参与向根瘤供应二羧酸^[61]。关于SWEET(sugars will eventually be exported transporter)家族糖转运蛋白的作用, 早期研究认为百脉根*SWEET3*和蒺藜苜蓿*SWEET11*功能缺失对根瘤形成和固氮无显著影响^[62,63], 这表明SWEET家族在共生碳源供应中可能存在功能冗余与精细分工。

在根瘤菌中, 类菌体C4-二羧酸盐系统(dicarboxylate transport system, Dct)由三个蛋白组成, 即DctA、DctB和DctD, 其中DctA负责二羧酸盐的转运, DctB和DctD参与调控DctA的表达^[64]。豌豆根瘤菌以及草木樨中华根瘤菌*dctA*突变体均表现出显著的共生固氮功能缺陷^[65], 这些现象支持了二羧酸盐作为类菌体生长主要碳源的结论。

2.3 矿质元素的运输与稳态调控

矿质元素是固氮酶复合体组装、代谢酶辅因子构成、细胞氧化还原稳态及根瘤微环境维持的核心物质基础, 各类营养的定向转运、胞内稳态及元素间协同

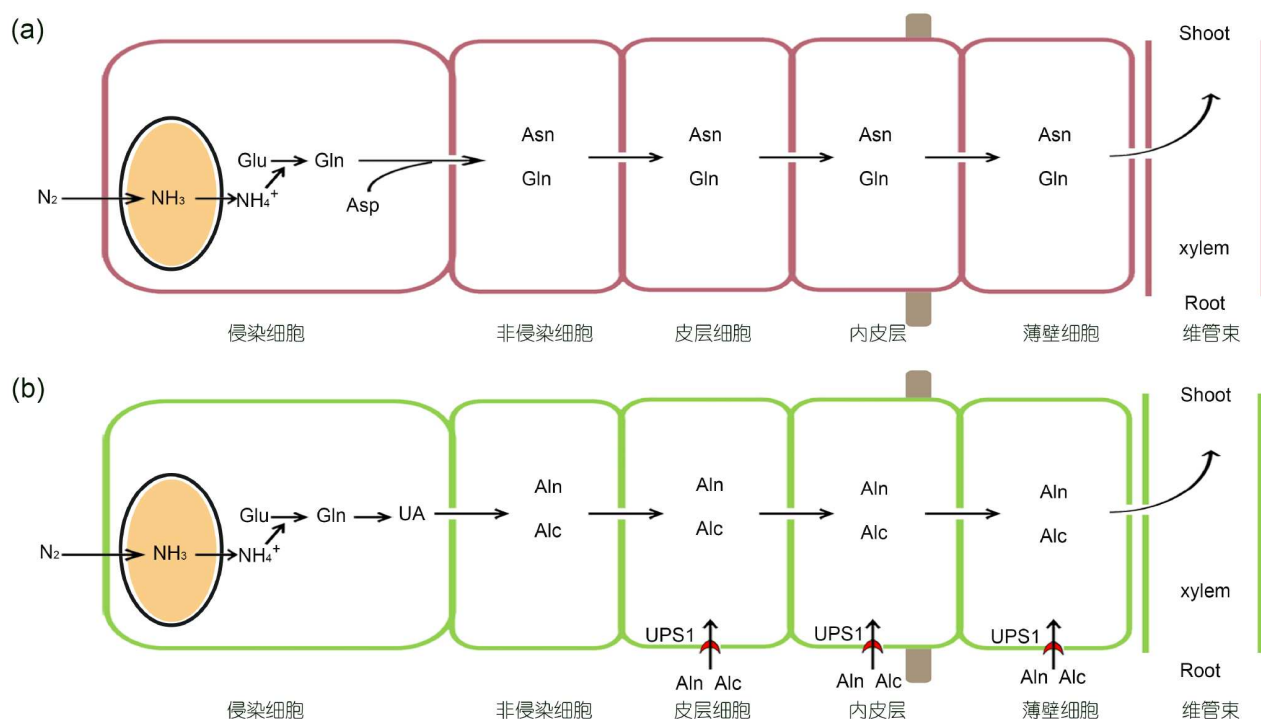


图 1 不定型与定型根瘤中氮同化和转运模式图。(a) 不定型根瘤中固定氮的同化和转运过程图；(b) 定型根瘤中固定氮的同化和转运过程图。

Asp, 天冬氨酸; Asn, 天冬酰胺; Glu, 谷氨酸; Gln, 谷氨酰胺; UA, 尿素; Aln, 尿囊素; Alc, 尿囊酸; UPS1, 酰脲透性酶

Figure 1 Model of nitrogen assimilation and transport in indeterminate and determinate nodules. (a) The assimilation and transport processes of fixed nitrogen in indeterminate nodules; (b) the assimilation and transport processes of fixed nitrogen in determinate nodules. Asp, aspartate; Asn, asparagine; Glu, glutamate; Gln, glutamine; UA, uric acid; Aln, allantoin; Alc, allantoic acid; UPS1, ureide permease 1

调控, 直接决定共生固氮效率。钼在豆科植物的共生固氮过程中起着关键作用, 它是固氮酶中钼铁蛋白的核心组分, 其向根瘤的精准供给是固氮作用的必要条件。这种营养元素必须由宿主植物从土壤中提供, 通过钼酸盐转运蛋白(molybdate transporters, MOT)跨膜运输。蒺藜苜蓿的钼酸盐转运蛋白MOT1.2是MOT1家族的一员, 定位于根和根瘤的内皮细胞中, 主要通过维管组织介导钼酸盐向根瘤的运输^[66]。另外, 钼酸盐转运蛋白MtMOT1.3定位于根瘤过渡区和固氮区细胞的质膜上^[66,67]。MtMOT1.2和MtMOT1.3的突变均会导致钼酸盐无法通过维管组织输送到固氮根瘤, 从而抑制根瘤的共生固氮^[67]。除此之外, 大豆MOT1.1和百脉根MOT1也被证实参与根瘤钼酸盐供应, 且大豆MOT1.1的等位变异是影响大豆不同品种固氮效率差异的重要遗传位点^[68,69]。

铁参与固氮酶铁蛋白、根瘤血红蛋白及呼吸链电子传递体的合成, 其转运涉及根系吸收与根瘤内再分配两个核心环节。宿主根系通过铁转运体吸收 Fe^{2+} , 经烟酰胺整合后运输至根瘤; 根瘤内的铁还原酶将 Fe^{3+} 还

原为 Fe^{2+} , 再通过自然抗性相关巨噬细胞蛋白(natural resistance-associated macrophage protein, NRAMP)转运至共生体, 供类菌体合成固氮酶^[70]。蒺藜苜蓿NRAMP1是促进质外体铁吸收至根瘤感染区感染细胞的转运蛋白, 突变植株表现为根瘤生长受损和固氮能力下降^[71]。大豆NRAMP1也被证实参与根瘤铁稳态调控, 过表达NRAMP1可显著提高大豆根瘤铁含量与固氮效率^[72]。此外, 锌、铜、镁等微量元素也参与共生固氮的调控。锌作为多种代谢酶的辅因子, 通过ZIP家族转运体(zinc-regulated transporter-like protein)转运至根瘤。在蒺藜苜蓿中, 降低ZIP6的表达会导致根瘤固氮酶活性显著降低^[30]。铜参与根瘤血红蛋白的氧化还原, 通过COPT家族转运体(copper transporter)供给给根瘤, 铜缺乏会破坏根瘤氧稳态, 间接影响固氮酶活性。蒺藜苜蓿铜转运蛋白COPT1是一种在根瘤中特异性表达的铜转运蛋白, 负责将铜离子从质外体转运到根瘤细胞中, COPT1蛋白的缺失会导致根瘤中的固氮酶活性降低^[73]。另外, 宿主植物通过镁转运蛋白MGT从土壤中吸收镁离子。大豆MGT4和MGT5也被证实参与根瘤镁稳

态调控,且镁素供应水平与大豆根瘤数量和固氮效率呈显著正相关^[74]。

硫是固氮酶FeMo-co辅因子和铁硫簇的重要组成部分,其稳态调控对固氮酶活性至关重要。在百脉根中,硫酸盐转运蛋白*LjSST1*定位于百脉根根瘤的共生体膜,负责将硫酸盐从植物细胞质转运至根瘤菌内^[75]。蒺藜苜蓿中,*ESN2*(early senescent nodule 2)编码一个硫酸盐转运蛋白,该蛋白仅在根和根瘤中表达,在根瘤的过渡区和固氮区表达水平最高。*MtESN2*在酵母中表达时表现出硫酸盐转运活性。免疫定位分析显示,*MtESN2*定位于根瘤内非侵染细胞和侵染细胞的质膜上,它可能将硫酸盐转运至根瘤的侵染和非侵染的细胞中。*MtESN2*的突变导致共生条件下严重的发育和功能缺陷,包括植株矮化、根瘤早衰以及较低的固氮酶活性。这些工作证明了植物硫酸盐转运在共生固氮过程中的重要性^[76]。

上述各类矿质元素的转运与调控并非独立存在,而是形成相互关联、协同作用的网络体系。例如,铁的吸收与转运依赖于铜参与的氧化还原反应,钼的利用需要硫参与的金属簇合成,镁和钾则共同保障碳氮代谢的能量供应。这种协同调控网络确保了共生固氮过程中各类矿质元素的精准供给,是维持高效固氮的重要分子基础。

3 非豆科植物共生固氮的研究

豆科植物与根瘤菌形成的共生固氮体系是自然界高效的生物固氮途径,而水稻、小麦、玉米等非豆科作物(尤其是禾本科作物)作为全球粮食安全的核心支撑,无法形成天然共生固氮体系。因此,解析非豆科植物共生固氮的分子基础、探索其固氮能力的工程化改造,成为农业绿色发展领域的研究热点与难点。近年来,分子生物学、合成生物学及基因编辑技术的快速发展,推动科研人员在该领域取得一系列重要探索性进展。

3.1 非豆科植物固氮的现状与挑战

当前非豆科植物共生固氮研究仍处于机制解析与工程化探索初级阶段,多研究路径并行推进,同时面临多重科学与技术瓶颈。在研究现状方面,科研人员已明确非豆科植物与豆科植物的共生固氮差异,核心在于非豆科植物缺失豆科植物特有的共生识别、侵染、根瘤器官发生和营养交换调控体系。在基础研究层面,已证实植物与丛枝菌根真菌的共生关系与豆科植物-根

瘤菌共生关系共享“共生共享信号通路”(common symbiotic signaling pathway, CSSP),该通路在非豆科作物中功能保守,为非豆科植物固氮改造提供了重要分子基础^[77,78]。另外,研究人员从蓝杆藻(一类具昼夜节律的蓝细菌)中筛选出35个固氮相关基因,将其转入非固氮的集胞藻,使其获得固氮能力,为非豆科植物固氮基因的异源筛选提供了新参考^[79]。Dong等人^[37]和Wu等人^[80]不仅发现豆科植物特有的SHR-SCR干细胞模块可赋予非豆科植物类根瘤形成潜力,还联合合作者组装了沙棘参考基因组,明确其与弗兰克氏放线菌共生的分子机制,同时也发现相关共生基因与豆科植物直系同源,证实了放线菌共生固氮机制的保守性。此外,一项相关研究通过高通量测序发现,西藏沙棘根瘤内生菌多样性丰富,弗兰克氏菌属为优势属,相对丰度达47.63%,且存在不同物种的弗兰克氏菌,为非豆科植物天然共生固氮微生物的筛选提供了重要数据支撑^[81]。

非豆科植物固氮改造的核心挑战集中在三个方面:一是固氮效率低下,固氮酶对氧气高度敏感,非豆科植物光合产氧与固氮酶活性存在天然矛盾^[82,83];二是共生稳定性不足,非豆科植物缺乏豆科植物特有的共生信号识别系统,与固氮微生物的互作适配性差,如西藏沙棘根瘤中虽存在大量弗兰克氏菌,但不同菌株的共生适配性差异较大,而田间复杂环境会进一步加剧共生关系的不稳定性^[82,84,85];三是技术落地难度大,非豆科植物经改造形成的类根瘤结构功能不完善,固氮产物转运效率低,缺乏普适性的改造方案,且田间应用的成本与环境适应性仍需优化,如固氮益生菌制剂在不同土壤类型中的应用效果差异显著^[82]。

3.2 非豆科植物共生固氮创制的生物学策略

合成生物学是非豆科植物共生固氮改造的核心技术手段,围绕非豆科植物自身改造、固氮微生物改造、共生互作系统改造三大方向,形成了针对性的技术策略(图2)。一是植物自身共生通路改造:针对非豆科植物缺失根瘤发生、共生信号响应能力的问题,异源导入豆科植物共生信号通路、SHR-SCR干细胞发育模块、营养转运及氧稳态调控等核心功能基因,重塑根系皮层细胞分裂潜能与共生信号识别能力。比如将蒺藜苜蓿的SHR-SCR干细胞模块导入拟南芥和水稻皮层细胞,成功诱导皮层细胞发生分裂,形成类根瘤原基结构,证明该模块可赋予非豆科植物根瘤器官发生的基础能力^[37]。二是固氮微生物功能优化:针对固氮酶氧敏

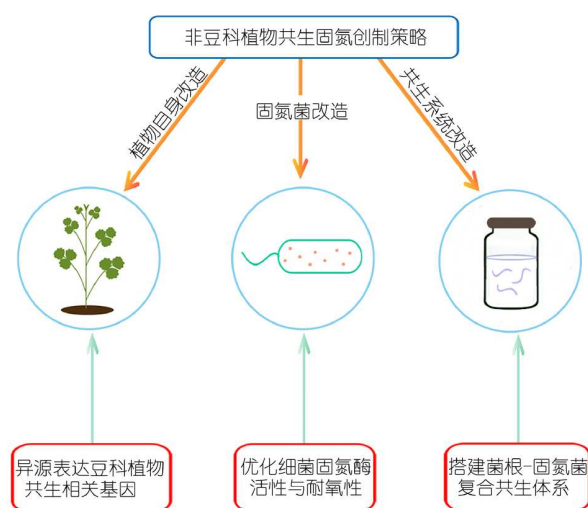


图2 非豆科植物共生固氮的改造策略

Figure 2 Engineering strategies for symbiotic nitrogen fixation in non-legumes plants

感、微生物与非豆科作物适配性差的问题,通过基因编辑与定向进化技术改造固氮微生物,提升其固氮效率与宿主兼容性,以弗兰克氏放线菌、蓝细菌等为研究素材^[82]。比如在蓝细菌中构建时空分离的固氮体系,使固氮过程在夜间进行,避开光合产氧的影响,显著提升了蓝细菌的固氮效率^[79]。三是共生互作系统协同优化策略:针对非豆科植物与固氮微生物互作屏障强、共生关系不稳定的问题,通过调控植物免疫与构建复合共生体系,提升共生稳定性^[82]。比如在水稻中特异性下调免疫受体基因*FLS2*(flagellin-sensing 2)的表达,显著提升了固氮菌在水稻根系的定殖数量与持续时间^[86];将丛枝菌根真菌与固氮螺菌联合接种水稻,菌根真菌可帮助固氮螺菌侵入水稻根系皮层细胞,形成稳定的共生结构,使水稻的氮素积累量提升20%以上^[87]。

4 展望

植物共生固氮研究衔接基础生物学理论与农业绿色应用,近年在豆科共生建立机制、营养转运调控、

非豆科固氮探索等领域取得诸多进展,为减少化学氮肥施用、发展生态农业提供了理论基础。未来该领域将围绕基础机制解析、跨物种固氮模块人工重构、应用技术探索三大方向发展,依托多学科交叉推动研究向精准化、系统化迈进。

在基础机制研究方面,将依托单细胞测序、空间转录组等前沿技术,进一步解析豆科植物共生固氮的精细分子调控网络,同时深入挖掘天然非豆科植物与固氮微生物的共生分子基础,鉴定更多保守的共生调控模块与功能基因,为人工改造提供更丰富的基因资源与理论依据。在跨物种固氮体系构建方面,合成生物学与基因编辑技术将成为核心手段。一方面针对禾本科主粮作物,利用CRISPR/Cas9等精准基因编辑技术,将豆科植物特有的SHR-SCR干细胞模块、共生信号通路及营养转运关键基因进行异源整合与表达,改造作物根系细胞的分裂潜能与信号识别能力,构建类根瘤结构;另一方面通过定向进化与基因工程改造固氮微生物,提升固氮酶的耐氧性与固氮效率,优化其与非豆科作物的信号识别与互作适配性。在田间应用技术转化方面,推动实验室研究向农业生产实践落地。针对不同作物的遗传背景与种植区域的土壤环境,开发个性化的固氮改造方案,优化固氮作物的农艺性状,提升其在自然条件下的固氮效率与生长适应性;同时研发高效的固氮微生物菌剂,结合土壤微生物组调控技术,改善土壤微环境,提高固氮微生物的定殖能力与共生稳定性;此外,建立固氮作物的田间评价体系,从氮素利用效率、产量、品质及生态效益等多维度进行综合评估,为固氮作物的品种审定与大面积推广提供科学依据。

依托农学、微生物学、分子生物学与合成生物学的深度交叉,未来有望逐步解析共生固氮关键科学问题,优化人工共生固氮体系构建路径,为农业减施氮肥、生态环境保护及粮食安全保障提供理论与技术支撑。

参考文献

- Kong Z S, Yang W Q, Wang B C, et al. Research progress on efficient fixation, transport, assimilation of carbon and nitrogen in legume forages (in Chinese). *J Plant Ecol*, 2022, 57: 764–773 [孔照胜, 杨文强, 王柏臣, 等. 豆科饲草碳氮高效固定、转运和同化利用研究进展. *植物生态学报*, 2022, 57: 764–773]
- Li C, Zhang H, Yang J, et al. Research advances in nitrogen fixation synthetic biology (in Chinese). *Synth Biol J*, 2025, 6: 1041–1057 [李超, 张焕, 杨军, 等. 固氮合成生物学研究进展. *合成生物学*, 2025, 6: 1041–1057]
- Li Q, Han Y, Du L, et al. 40 Years of associative nitrogen fixation: from discovery to applications (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2025, 70: 4370–

- 4386 [李琴, 韩宇星, 杜灵杉, 等. 联合固氮40年: 从发现到应用. 科学通报, 2025, 70: 4370–4386]
- 4 Du E, Terrer C, Pellegrini A F A, et al. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nat Geosci*, 2020, 13: 221–226
 - 5 Fowler D, Pyle J A, Raven J A, et al. The global nitrogen cycle in the twenty-first century: introduction. *Phil Trans R Soc B*, 2013, 368: 20130165
 - 6 Tian Z, Wang J, Li J, et al. Designing future crops: challenges and strategies for sustainable agriculture. *Plant J*, 2021, 105: 1165–1178
 - 7 Endre G, Kereszt A, Kevei Z, et al. A receptor kinase gene regulating symbiotic nodule development. *Nature*, 2002, 417: 962–966
 - 8 Escudero V, Abreu I, Tejada-Jiménez M, et al. *Medicago truncatula* ferroportin 2 mediates iron import into nodule symbiosomes. *New Phytol*, 2020, 228: 194–209
 - 9 Middleton P H, Jakab J, Penmetsa R V, et al. An ERF transcription factor in *Medicago truncatula* that is essential for nod factor signal transduction. *Plant Cell*, 2007, 19: 1221–1234
 - 10 Vernié T, Moreau S, de Billy F, et al. EFD is an ERF transcription factor involved in the control of nodule number and differentiation in *Medicago truncatula*. *Plant Cell*, 2008, 20: 2696–2713
 - 11 Faghire M, Bargaz A, Farissi M, et al. Effect of salinity on nodulation, nitrogen fixation and growth of common bean (*Phaseolus vulgaris*) inoculated with rhizobial strains isolated from the Haouz region of Morocco. *Symbiosis*, 2011, 55: 69–75
 - 12 Mukhtar N, Hameed M, Ashraf M, et al. Modifications in stomatal structure and function in *Cenchrus ciliaris* L. and *Cynodon Dactylon* (L.) pers. in response to cadmium stress. *Pak J Bot*, 2013, 45: 351–357
 - 13 Wang Q, Huang Y, Ren Z, et al. Transfer cells mediate nitrate uptake to control root nodule symbiosis. *Nat Plants*, 2020, 6: 800–808
 - 14 Nag P, Shriti S, Das S. Microbiological strategies for enhancing biological nitrogen fixation in nonlegumes. *J Appl Microbiol*, 2020, 129: 186–198
 - 15 White J, Prell J, James E K, et al. Nutrient sharing between symbionts. *Plant Physiol*, 2007, 144: 604–614
 - 16 White J P, Prell J, Ramachandran V K, et al. Characterization of a γ -aminobutyric acid transport system of *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* 3841. *J Bacteriol*, 2009, 191: 1547–1555
 - 17 Roy S, Liu W, Nandety R S, et al. Celebrating 20 years of genetic discoveries in legume nodulation and symbiotic nitrogen fixation. *Plant Cell*, 2020, 32: 15–41
 - 18 Oldroyd G E D, Murray J D, Poole P S, et al. The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis. *Annu Rev Genet*, 2011, 45: 119–144
 - 19 Oldroyd G E D, Downie J A. Coordinating nodule morphogenesis with rhizobial infection in legumes. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 519–546
 - 20 Chakraborty S, Valdés-López O, Stonoha-Arther C, et al. Transcription factors controlling the rhizobium-legume symbiosis: integrating infection, organogenesis and the abiotic environment. *Plant Cell Physiol*, 2022, 63: 1326–1343
 - 21 Esseling J J, Lhuissier F G P, Emons A M C. Nod factor-induced root hair curling: continuous polar growth towards the point of nod factor application. *Plant Physiol*, 2003, 132: 1982–1988
 - 22 Suzaki T, Yoro E, Kawaguchi M. Leguminous plants: inventors of root nodules to accommodate symbiotic bacteria. *Int Rev Cel Mol Biol*, 2015, 316: 111–158
 - 23 Popp C, Ott T. Regulation of signal transduction and bacterial infection during root nodule symbiosis. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14: 458–467
 - 24 Xiao T T, Schilderink S, Moling S, et al. Fate map of *Medicago truncatula* root nodules. *Development*, 2014, 141: 3517–3528
 - 25 Liu A, Contador C A, Fan K, et al. Interaction and regulation of carbon, nitrogen, and phosphorus metabolisms in root nodules of legumes. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1860
 - 26 Winning C S, Rubia M I, Liu W, et al. Symbiosis-associated UMAMIT transporters required for establishing efficient nitrogen fixation in *Medicago truncatula*. *New Phytol*, 2026, 250: 530–546
 - 27 Wu X Y, Wang Z J, Li X. Iron-driven molecular network in soybean symbiotic nitrogen fixation (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2026, 56: 1177–1186 [邬馨莹, 王志娟, 李霞. 铁驱动的大豆共生固氮: 分子机制与调控网络. 中国科学: 生命科学, 2026, 56: 1177–1186]
 - 28 González-Guerrero M, Navarro-Gómez C, Rosa-Núñez E, et al. Forging a symbiosis: transition metal delivery in symbiotic nitrogen fixation. *New Phytol*, 2023, 239: 2113–2125
 - 29 Navarro-Gómez C, León-Mediavilla J, Küpper H, et al. Nodule-specific Cu⁺-chaperone NCC1 is required for symbiotic nitrogen fixation in *Medicago truncatula* root nodules. *New Phytol*, 2024, 241: 793–810
 - 30 Abreu I, Saéz Á, Castro-Rodríguez R, et al. *Medicago truncatula* zinc-iron permease 6 provides zinc to rhizobia-infected nodule cells. *Plant Cell Environ*, 2017, 40: 2706–2719
 - 31 Liu H, Hou L, Lan L, et al. Evolution of root nodule symbiosis via paleopolyploidy and modular pathway rewiring. *Cell Host Microbe*, 2026, 34: 324–343.e13
 - 32 Ruan Y, Dong S, Jiang S, et al. The molecular basis of the binding and specific activation of rhizobial NodD by flavonoids. *Science*, 2026, 391: 184–189
 - 33 Wang D, Jin R, Shi X, et al. A kinase mediator of rhizobial symbiosis and immunity in *Medicago*. *Nature*, 2025, 643: 768–775
 - 34 Schiessl K, Jhu M Y. From roots to nodules: regulation of organogenesis in nitrogen-fixing symbiosis. *Curr Opin Plant Biol*, 2025, 86: 102755
 - 35 Majumdar P, Molla F, DasGupta M. From inception to maturation: recent insights in nodule organogenesis. *Physiol Plant*, 2025, 177: e70277

- 36 Shen L, Feng J. NIN—at the heart of nitrogen-fixing nodule symbiosis. *Front Plant Sci*, 2024, 14: 1284720
- 37 Dong W, Zhu Y, Chang H, et al. An SHR-SCR module specifies legume cortical cell fate to enable nodulation. *Nature*, 2021, 589: 586–590
- 38 Kohlen W, Ng J L P, Deinum E E, et al. Auxin transport, metabolism, and signalling during nodule initiation: indeterminate and determinate nodules. *J Exp Bot*, 2018, 69: 229–244
- 39 Zhao L, Ji C Y, Murray J D, et al. A legume cellulase required for rhizobial infection and colonization in root nodule symbiosis. *Nat Commun*, 2025, 16: 6663
- 40 Montiel J, García-Soto I, Monroy-Morales E, et al. The *Lotus japonicus* alpha-expansin *EXPA1* is recruited during intracellular and intercellular rhizobial colonization. *Plant J*, 2025, 124: e70639
- 41 Kovács S, Kiss E, Jenei S, et al. The *Medicago truncatula* *IEF* gene is crucial for the progression of bacterial infection during symbiosis. *Mol Plant Microbe Interact*, 2022, 35: 401–415
- 42 Akamatsu A, Nagae M, Takeda N. The *CYCLOPS* response element in the *NIN* promoter is important but not essential for infection thread formation during *Lotus japonicus*–rhizobia symbiosis. *Mol Plant Microbe Interact*, 2022, 35: 650–658
- 43 Baier M C, Barsch A, Küster H, et al. Antisense repression of the *Medicago truncatula* nodule-enhanced sucrose synthase leads to a handicapped nitrogen fixation mirrored by specific alterations in the symbiotic transcriptome and metabolome. *Plant Physiol*, 2007, 145: 1600–1618
- 44 Liu C W, Breakspear A, Stacey N, et al. A protein complex required for polar growth of rhizobial infection threads. *Nat Commun*, 2019, 10: 2848
- 45 Qiao L, Sun H, Tang J, et al. Nanodomain-localized formin gates symbiotic microbial entry in legume and solanaceous plants. *Science*, 2026, 391: 1036–1045
- 46 Van de Velde W, Zehirov G, Szatmari A, et al. Plant peptides govern terminal differentiation of bacteria in symbiosis. *Science*, 2010, 327: 1122–1126
- 47 Yang J, Gao F, Pan H. Essential roles of nodule cysteine-rich peptides in maintaining the viability of terminally differentiated bacteroids in legume-rhizobia symbiosis. *J Integr Plant Biol*, 2025, 67: 1077–1085
- 48 Gao F, Yang J, Zhai N, et al. NCR343 is required to maintain the viability of differentiated bacteroids in nodule cells in *Medicago truncatula*. *New Phytol*, 2023, 240: 815–829
- 49 Saifi F, Biró J B, Horváth B, et al. Two members of a nodule-specific cysteine-rich (NCR) peptide gene cluster are required for differentiation of rhizobia in *Medicago truncatula* nodules. *Plant J*, 2024, 119: 1508–1525
- 50 Wang D, Griffiths J, Starker C, et al. A nodule-specific protein secretory pathway required for nitrogen-fixing symbiosis. *Science*, 2010, 327: 1126–1129
- 51 Horváth B, Domonkos Á, Kereszt A, et al. Loss of the nodule-specific cysteine rich peptide, NCR169, abolishes symbiotic nitrogen fixation in the *Medicago truncatula* *dnf7* mutant. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 15232–15237
- 52 Farkas A, Maróti G, Dürög H, et al. *Medicago truncatula* symbiotic peptide NCR247 contributes to bacteroid differentiation through multiple mechanisms. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 5183–5188
- 53 Batut J, Daveran-Mingot M L, David M, et al. *fixK*, a gene homologous with *fmr* and *crp* from *Escherichia coli*, regulates nitrogen fixation genes both positively and negatively in *Rhizobium meliloti*. *EMBO J*, 1989, 8: 1279–1286
- 54 Bobik C, Meilhoc E, Batut J. FixJ: a major regulator of the oxygen limitation response and late symbiotic functions of *Sinorhizobium meliloti*. *J Bacteriol*, 2006, 188: 4890–4902
- 55 Baral B, Teixeira da Silva J A, Izaguirre-Mayoral M L. Early signaling, synthesis, transport and metabolism of ureides. *J Plant Physiol*, 2016, 193: 97–109
- 56 Todd C D, Tipton P A, Blevins D G, et al. Update on ureide degradation in legumes. *J Exp Bot*, 2006, 57: 5–12
- 57 Tegeder M. Transporters involved in source to sink partitioning of amino acids and ureides: opportunities for crop improvement. *J Exp Bot*, 2014, 65: 1865–1878
- 58 Voß L, Heinemann K J, Herde M, et al. Enzymes and cellular interplay required for flux of fixed nitrogen to ureides in bean nodules. *Nat Commun*, 2022, 13: 5331
- 59 Wu J, Zhang X, Fan Z, et al. Symbiosome membrane-localized cationic amino acid transporters support symbiotic nitrogen fixation in *Medicago truncatula*. *Plant Commun*, 2026, 7: 101636
- 60 Horst I, Welham T, Kelly S, et al. TILLING mutants of *Lotus japonicus* reveal that nitrogen assimilation and fixation can occur in the absence of nodule-enhanced sucrose synthase. *Plant Physiol*, 2007, 144: 806–820
- 61 Takanashi K, Sasaki T, Kan T, et al. A dicarboxylate transporter, LjALMT4, mainly expressed in nodules of *Lotus japonicus*. *Mol Plant Microbe Interact*, 2016, 29: 584–592
- 62 Sugiyama A, Saida Y, Yoshimizu M, et al. Molecular characterization of LjSWEET3, a sugar transporter in nodules of *Lotus japonicus*. *Plant Cell Physiol*, 2016, 58: 298–306
- 63 Kryvoruchko I S, Sinharoy S, Torres-Jerez I, et al. MtSWEET11, a nodule-specific sucrose transporter of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*,

- 2016, 171: 554–565
- 64 Yurgel S N, Kahn M L. Dicarboxylate transport by rhizobia. *FEMS Microbiol Rev*, 2004, 28: 489–501
 - 65 Youn J W, Jolkver E, Krämer R, et al. Characterization of the dicarboxylate transporter DctA in *Corynebacterium glutamicum*. *J Bacteriol*, 2009, 191: 5480–5488
 - 66 Gil-Díez P, Tejada-Jiménez M, León-Mediavilla J, et al. MtMOT1.2 is responsible for molybdate supply to *Medicago truncatula* nodules. *Plant Cell Environ*, 2019, 42: 310–320
 - 67 Tejada-Jiménez M, Gil-Díez P, León-Mediavilla J, et al. *Medicago truncatula* molybdate transporter type 1 (MtMOT1.3) is a plasma membrane molybdenum transporter required for nitrogenase activity in root nodules under molybdenum deficiency. *New Phytol*, 2017, 216: 1223–1235
 - 68 Zhang J, Liu S, Liu C B, et al. Natural variants of molybdate transporters contribute to yield traits of soybean by affecting auxin synthesis. *Curr Biol*, 2023, 33: 5355–5367.e5
 - 69 Duan G, Hakoyama T, Kamiya T, et al. Lj^{MOT} 1, a high-affinity molybdate transporter from *Lotus japonicus*, is essential for molybdate uptake, but not for the delivery to nodules. *Plant J*, 2017, 90: 1108–1119
 - 70 Guerinet M L. Iron uptake and metabolism in the rhizobia/legume symbioses. *Plant Soil*, 1992, 130: 199–209
 - 71 Tejada-Jiménez M, Castro-Rodríguez R, Kryvoruchko I, et al. *Medicago truncatula* natural resistance-associated macrophage protein1 is required for iron uptake by rhizobia-infected nodule cells. *Plant Physiol*, 2015, 168: 258–272
 - 72 Kaiser B N, Moreau S, Castelli J, et al. The soybean NRAMP homologue, GmDMT1, is a symbiotic divalent metal transporter capable of ferrous iron transport. *Plant J*, 2003, 35: 295–304
 - 73 Senovilla M, Castro-Rodríguez R, Abreu I, et al. *Medicago truncatula* copper transporter 1 (Mt^{COPT} 1) delivers copper for symbiotic nitrogen fixation. *New Phytol*, 2018, 218: 696–709
 - 74 Cao H R, Peng W T, Nie M M, et al. Carbon-nitrogen trading in symbiotic nodules depends on magnesium import. *Curr Biol*, 2022, 32: 4337–4349.e5
 - 75 Krusell L, Krause K, Ott T, et al. The sulfate transporter SST1 is crucial for symbiotic nitrogen fixation in *Lotus japonicus* root nodules. *Plant Cell*, 2005, 17: 1625–1636
 - 76 Ma Y, Zhu W, Zhao W, et al. MtESN2 is a subgroup II sulphate transporter required for symbiotic nitrogen fixation and prevention of nodule early senescence in *Medicago truncatula*. *Plant Cell Environ*, 2023, 46: 3558–3574
 - 77 Oldroyd G E D. Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nat Rev Microbiol*, 2013, 11: 252–263
 - 78 Wang D, Dong W, Murray J, et al. Innovation and appropriation in mycorrhizal and rhizobial Symbioses. *Plant Cell*, 2022, 34: 1573–1599
 - 79 Liu D, Liberton M, Yu J, et al. Engineering nitrogen fixation activity in an oxygenic phototroph. *mBio*, 2018, 9: e01029-18
 - 80 Wu Z, Chen H, Pan Y, et al. Genome of *Hippophae rhamnoides* provides insights into a conserved molecular mechanism in actinorhizal and rhizobial symbioses. *New Phytol*, 2022, 235: 276–291
 - 81 Zhang A M, Yin Y R, Kong W B, et al. Diversity of endophytes associated with *Hippophae tibetana* root nodules based on high-throughput sequencing (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2021, 41: 8212–8221 [张爱梅, 殷一然, 孔维宝, 等. 基于高通量测序分析西藏沙棘根瘤内生菌的多样性. *生态学报*, 2021, 41: 8212–8221]
 - 82 Pankievicz V C S, Irving T B, Maia L G S, et al. Are we there yet? The long walk towards the development of efficient symbiotic associations between nitrogen-fixing bacteria and non-leguminous crops. *BMC Biol*, 2019, 17: 99
 - 83 Bennett E M, Murray J W, Isalan M. Engineering nitrogenases for synthetic nitrogen fixation: from pathway engineering to directed evolution. *BioDes Res*, 2023, 5: 0005
 - 84 Santi C, Bogusz D, Franche C. Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Ann Bot*, 2013, 111: 743–767
 - 85 Guo K, Yang J, Yu N, et al. Biological nitrogen fixation in cereal crops: progress, strategies, and perspectives. *Plant Commun*, 2023, 4: 100499
 - 86 Zipfel C, Oldroyd G E D. Plant signalling in symbiosis and immunity. *Nature*, 2017, 543: 328–336
 - 87 Ruíz-Sánchez M, Armadab E, Yaumara Muñoz Y, et al. *Azospirillum* and mycorrhiza interactions in rice: effects on plant growth, N nutrition and microbial establishment in root tissues. *J Plant Physiol*, 1992, 168: 1031–1037

Summary for “植物高效共生固氮研究进展”

Research progress on efficient symbiotic nitrogen fixation in plants

Liang Lu¹, Zihui Fan¹, Xiaxia Zhang¹ & Zhaosheng Kong^{1,2*}¹ State Key Laboratory of Microbial Diversity and Innovative Utilization, Department of Agri-Microbiomics and Biotechnology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China² Houji Laboratory in Shanxi Province, Academy of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030000, China* Corresponding author, E-mail: zskong@im.ac.cn

Biological nitrogen fixation is a major natural source of reactive nitrogen in terrestrial ecosystems, and legume–rhizobia symbiotic nitrogen fixation represents the most productive and well-characterized system. Efficient symbiotic nitrogen fixation is not defined by a single trait, but by the coordinated performance of host–microbe recognition, rhizobial infection, nodule organogenesis, bacteroid differentiation, nitrogenase activity, nutrient exchange, and host utilization of fixed nitrogen. This review summarizes recent progress in the molecular and cellular mechanisms that establish and maintain efficient legume–rhizobia symbiosis, and discusses how these principles may inform the engineering of nitrogen-fixing traits in non–legume crops. We first describe bidirectional symbiotic signaling, including rhizobial perception of plant flavonoids, biosynthesis of Nod factors (NFs), recognition of NFs by LysM (lysin motif) receptor-like kinases, nuclear calcium spiking, and activation of downstream transcriptional regulators required for infection thread formation and nodule primordium initiation. We then highlight developmental and infection-related modules that shape nodule formation and bacterial accommodation, including the SHR–SCR (shortroot–scarecrow) module, VPY (vapyrin), LIN (lumpy infections), EXO70H4 (exocyst complex component 70H4), RPG (rhizobium-directed polar growth), FLOT4 (flotillin 4), NPL (nodulation pectate lyase), SYFO2 (symbiotic formin 2), and NCR (nodule-specific cysteine-rich) peptides. Particular emphasis is placed on the metabolic basis of efficient nitrogen fixation. Indeterminate nodules primarily assimilate fixed nitrogen through the GS/GOGAT (glutamine synthetase/glutamate synthase) cycle and export amides, mainly glutamine and asparagine synthesized by AS (asparagine synthetase), whereas determinate nodules predominantly produce and transport ureides, including allantoin and allantoic acid, through pathways involving UPS (ureide permease). These contrasting nitrogen assimilation and transport strategies reflect evolutionary and physiological diversification and provide potential templates for crop engineering. We further examine amino acid transport, carbon supply through dicarboxylates, and the homeostasis of essential mineral nutrients, including iron, molybdenum, copper, zinc, magnesium, and sulfur, which collectively sustain nitrogenase assembly, redox balance, oxygen homeostasis, and nodule metabolism. Finally, we review progress and challenges in extending SNF to non–legumes, particularly cereals. Although non–legumes retain elements of the CSSP (common symbiotic signaling pathway), they lack the integrated recognition, infection, organogenesis, and nutrient–exchange modules required for stable nitrogen-fixing symbiosis. Current strategies include reconstructing plant symbiotic programs, introducing nodule-like developmental modules, optimizing diazotrophic microorganisms, improving nitrogenase oxygen tolerance, and enhancing host–microbe compatibility through immune modulation and synthetic microbial consortia. Integration of single-cell and spatial omics, genome editing, synthetic biology, microbial engineering, and field-level evaluation will be essential for developing robust artificial nitrogen–fixing systems that reduce fertilizer inputs and support sustainable agriculture.

symbiotic nitrogen fixation, nitrogen assimilation, nutrient exchange, non-legume plants, crop nitrogen fixation engineering

doi: [10.1360/CSB-2026-0513](https://doi.org/10.1360/CSB-2026-0513)