科学通报
生物污染物风险与控制专题 评 述
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

土壤细菌泛基因组格局与驱动机制研究进展

刘鹏[1,2], 王超[1,2], 陈林[1,2], 朱冬[3], 马斌[4], 蒋瑀霁[5], 焦硕[6], 时玉[7], 叶茂[1,2*], 蒋新[1,2]

1. 中国科学院南京土壤研究所, 土壤与农业可持续发展全国重点实验室, 南京 211135
2. 中国科学院大学, 北京 100049
3. 中国科学院城市环境研究所, 厦门 361024
4. 浙江大学环境与资源学院, 杭州 310058
5. 福建农林大学资源与环境学院, 福州 350002
6. 西北农林科技大学资源环境学院, 杨凌 712100
7. 河南大学生命科学学院, 开封 475004
* 联系人, E-mail: yemao@issas.ac.cn

2025-12-25 收稿, 2026-03-04 修回, 2026-04-08 接受, 2026-04-10 网络版发表
国家自然科学基金(42377125, 42477131)、江苏省碳达峰碳中和科技创新专项资金项目(BT2025015)和全国重点实验室2025年度自主部署重大项目(SKLSSA2508)资助

摘要 土壤细菌是陆地生态系统功能的关键驱动者, 其高度的基因组可塑性是适应异质性土壤环境的基础. 泛基因组概念突破了传统单一参考基因组的局限, 为系统解析细菌遗传多样性、环境适应机制及生态功能提供了全新视角. 本文综述了土壤细菌泛基因组的研究进展, 重点选取枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、固氮螺菌(*Azospirillum* spp.)和青枯劳尔氏菌复合体(*Ralstonia solanacearum species complex*, *RSSC*)为典型模型, 阐述了其开放性泛基因组的结构特征. 在此基础上, 分别从外部驱动因素和内在分子基础两个层面阐述土壤细菌泛基因组格局形成机制, 提出“土壤异质性通过驱动基因获取—基因丢失的动态平衡塑造细菌泛基因组格局并实现细菌生态位分化”的整合性概念框架. 研究表明, 保守的核心基因组维持了细菌的基本代谢过程与系统发育特征; 而土壤环境异质性(如污染胁迫、植物根系微环境等)驱动了细菌形成高度可变的附属基因组从而使细菌获得抗生素抗性、毒力因子及代谢多样性等功能, 实现细菌快速响应生物/非生物胁迫、驱动宿主范围扩张及根际生态位分化. 此外, 文章深入揭示了以质粒和噬菌体为介导的水平基因转移是驱动附属基因组扩张的主要动力, 而基因丢失则起到了关键的平衡作用, 二者协同塑造了土壤细菌泛基因组的动态平衡. 本文旨在深化对土壤细菌基因组进化规律及其生态意义的理解, 为土壤微生物资源的精准挖掘与农业可持续利用提供理论依据.

关键词 土壤细菌, 泛基因组, 环境适应, 生态功能, 水平基因转移

在微生物基因组学迅猛发展的后基因组时代, 单一参考基因组已无法全面涵盖一个物种乃至一个种群的遗传多样性全貌. Tettelin等人于2005年研究链球菌时首次提出泛基因组(pangenome)概念, 将其定义为某一系统发育进化支(通常为物种)内所有菌株基因组序列的总和, 随后被广泛应用于细菌基因组学研究[1,2]. 从结构上看, 泛基因组由核心基因组、附属基因组和特有基因组三部分构成, 其中核心基因组在该物种所有菌株中均存在, 附属基因组仅在部分菌株中存在, 而特有基因组仅在特定菌株中存在(图1). 根据泛基因组的基本特征, 可以将其分为两类: 开放型泛基因组和闭合型泛基因组. 开放型泛基因组具有较高的基因获取能

引用格式: 刘鹏, 王超, 陈林, 等. 土壤细菌泛基因组格局与驱动机制研究进展. 科学通报
Liu P, Wang C, Chen L, et al. Research advances on the landscape and driving mechanisms of soil bacterial pangenomes (in Chinese). Chin Sci Bull, doi: 10.1360/CSB-2025-5959

© 2026《中国科学》杂志社

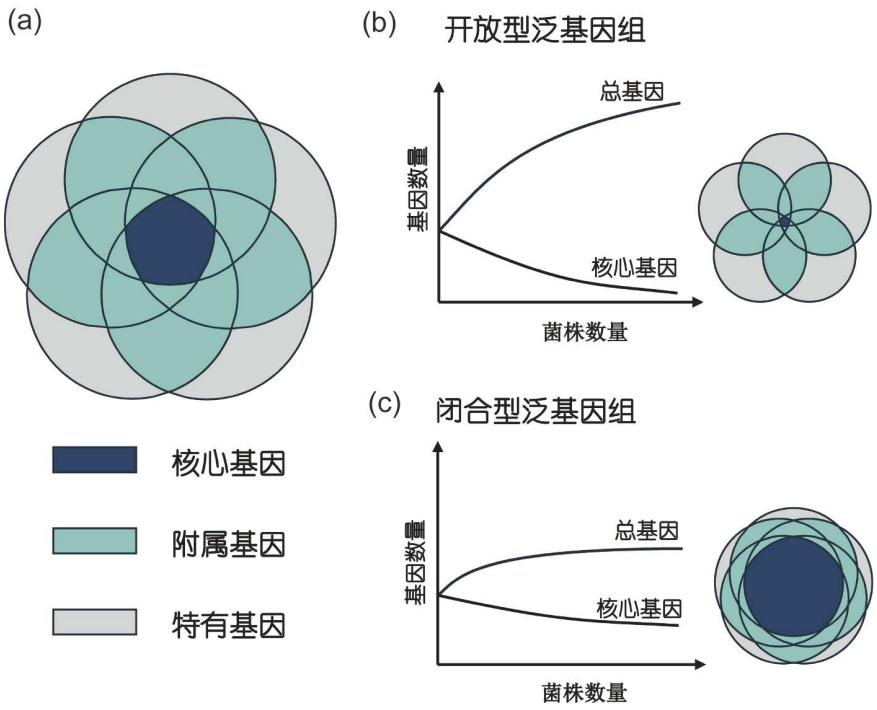


图 1 (网络版彩色)泛基因组的基本概念和类型. (a) 细菌泛基因组的基本概念; (b) 开放型泛基因组示意图; (c) 闭合型泛基因组示意图

Figure 1 (Color online) Basic concepts and types of pangenome. (a) Basic concepts of pangenomes; (b) illustration of open pangenomes; (c) illustration of closed pangenomes

力, 其附属基因库随新测序菌株增加而持续扩展; 而闭合型泛基因组核心基因占比高, 新菌株对基因库贡献有限. 泛基因组研究突破了传统单一参考基因组的局限性, 为全面解析物种水平的遗传变异和多样性提供了新视角.

随着三代测序技术的发展, 特别是纳米孔和PacBio长读长测序技术的应用, 细菌泛基因组研究进入了新阶段, 实现了对复杂重复区域和结构变异的精准解析[3,4]. 近20年来, 泛基因组学在医学微生物学及海洋、人体肠道等环境科学领域取得了举世瞩目的成就. 在临床医学领域, 针对金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)、大肠杆菌(*Escherichia coli*)等病原菌的泛基因组研究, 精准揭示了致病岛的获得机制与多重耐药性的传播路径, 为新型疫苗设计与精准医疗提供了关键靶点. 在海洋生态系统中, 对原绿球藻(*Prochlorococcus*)等优势类群的泛基因组分析, 阐明了基因组精简与微生境生态位分化之间的紧密耦合关系. 这些开创性工作证明, 泛基因组不仅是理解细菌遗传可塑性的窗口, 更是连接基因型与生态表型、微观进化与宏观生态功能的桥梁.

相较于临床与水体环境, 土壤生态系统因其极端的物理化学异质性与生物多样性, 成为微生物生态学研究中最为复杂的前沿阵地. 土壤不仅是地球陆地生态系统的核心, 驱动着碳、氮等关键元素的生物地球化学循环, 更是蕴藏着巨大的微生物遗传资源库. 据估算, 每克土壤中含有约10^9~10^{10}个微生物细胞, 数万至数十万个物种. 因此, 理解土壤细菌的泛基因组特征对于揭示其环境适应机制和生态功能具有重要意义. 尽管高通量测序技术已使我们能够以前所未有的深度探测土壤微生物群落, 但当前研究多集中于群落分类学组成与宏基因组功能的描述, 缺乏在物种或种群水平上对基因组微进化的深入剖析. 土壤细菌如何在资源匮乏、竞争激烈且环境因子剧烈波动的土壤微环境中维持生存并实现种群扩张? 其基因组结构在长期的生态适应过程中呈现何种演化规律? 深入解析土壤细菌泛基因组格局形成机制, 特别是附属基因组如何响应土壤环境扰动, 进而塑造土壤细菌的生物地理学格局, 对于回答上述问题具有重要意义.

本文选取枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、固氮螺菌(*Azospirillum* spp.)和青枯劳尔氏菌复合体(*Ralstonia*

solanacearum species complex, *RSSC*)三类典型土壤细菌为代表(表1), 系统阐述土壤根际促生细菌和病原菌泛基因组的形成格局与生态意义. 通过对这些代表性细菌泛基因组研究的整合分析, 本文分别从外部驱动因素和内在分子基础两个层面阐述土壤细菌泛基因组格局形成机制, 提出"土壤异质性通过驱动基因获取—基因丢失的动态平衡塑造细菌泛基因组格局并实现细菌生态位分化"的整合性概念框架, 阐明土壤细菌遗传多样性的形成机制及其生态意义, 为土壤微生物资源的合理利用提供理论基础.

1 典型土壤细菌的泛基因组格局

1.1 枯草芽孢杆菌

枯草芽孢杆菌作为一种革兰氏阳性菌, 广泛分布于土壤环境中, 具有较强的环境适应能力和代谢多样性. 1997年, 枯草芽孢杆菌全基因组测序完成, 揭开了其基因组学研究的新篇章, 该研究发现枯草芽孢杆菌基因组大小约为4.2 Mb, 包含约4100个蛋白质编码基因[5]. 随着测序技术的飞速发展, 尤其是第三代Pacbio等长读长平台的广泛应用, 研究者们已能够获得越来越多枯草芽孢杆菌菌株的完整基因组信息, 为泛基因组研究奠定了基础. 尽管不同研究在泛基因组分析流程中存在一定差异, 如样本量、基因注释流程、基因聚类方法以及核心基因定义阈值等, 但大量研究均表明, 枯草芽孢杆菌具有开放性泛基因组, 即随着分析菌株数量的增加, 新基因的发现率不会达到平台期[6]. 例如, 对全球收集的481株枯草芽孢杆菌的泛基因组分析显示, 其泛基因组大小超过20000个基因, 其中仅2367个基因为核心基因组, 表明该物种具有极高的基因组可塑性[7]. 这种开放性特征使得枯草芽孢杆菌能够通过水平基因转移不断获取新的遗传特性, 适应不断变化的环境条件.

在功能分布上, 枯草芽孢杆菌的核心基因主要参与基础生命过程, 如DNA复制、转录翻译、细胞壁合成和能量代谢等. 而可变基因组和独特基因则富集在生态适应性功能中, 如碳水化合物利用、信号转导、抗生素抗性和次级代谢产物合成等[8]. 例如, 对枯草芽孢杆菌SNBS-3菌株的研究发现, 其基因组中包含多种抑菌物质(如表面活性素、枯草杆菌肽A)的合成基因簇, 这些基因并非所有枯草芽孢杆菌菌株共有, 反映了可变基因组在功能特异性中的贡献[9].

1.2 青枯劳尔氏菌复合体

青枯病是由青枯劳尔氏菌引起的土传维管束病害, 可侵染超过200种植物, 包括番茄、马铃薯、香蕉、烟草和茄子等[10]. 传统上将其视为单一物种, 但基于平均核苷酸一致性、多位点序列分析和全基因组系统发育研究, 现已将其划分为青枯劳尔氏菌复合体, 包含多个物种[11~15].

RSSC的泛基因组研究起步于2010年左右, 早期的基因组测序揭示了其双复制子结构: 主染色体(约3.7 Mb)和巨质粒(约2.1 Mb), 总基因数超过5000个[16,17]. RSSC的泛基因组同样表现出开放性特征, 其遗传多样性在演化型和序列变种的划分上得到充分体现.

研究表明, RSSC的基因组由相对保守的染色体和高度可变的巨型质粒组成. 根据对103株烟草来源*R. pseudosolanacearum*(RSSC亚种)的分析[18], 其核心基因组包含约4378个同源基因, 占总基因的约40%, 这些基因主要编码基本的代谢、复制和转录功能. 附属基因组则高度多样, 包括毒力因子、效应蛋白和抗生素抗性基因. RSSC核心基因组编码了病原性必需的保守机制, 如III型分泌系统(type III secretion system, T3SS)和IV型菌毛, 这些在所有菌株中高度保守, 确保了其定殖

表 1 三种典型土壤细菌的泛基因组特征比较

Table 1 Comparison of pangenomic characteristics of three typical soil bacterial species

特征	枯草芽孢杆菌	青枯劳尔氏菌	固氮螺菌
泛基因组类型	开放性	开放性	开放性
核心基因组大小	约1000~2400个基因[7,8]	约3300个基因[18]	866个[25]
主要生态功能	有机物分解、生物防治、抗生素产生	植物病原、引起萎蔫病、宿主特异性侵染	生物固氮、植物促生、根际定殖
关键遗传特征	丰富的次生代谢基因簇、CRISPR-Cas系统多样性	T3Es、巨型质粒携带的毒力因子	固氮酶基因簇(*nif*)、低氧响应*fix*基因簇
环境适应性	孢子形成、多种代谢途径、抗逆基因网络	宿主适应性、毒性调控、群体感应系统	根际趋化性、植物激素合成、氧浓度感应系统

和毒力表达[19,20]. 附属基因组则富含宿主特异性基因, 例如针对茄科植物的效应蛋白, 在泛基因组分析中被鉴定为潜在的适应性模块[21,22]. 2024年的一项研究对208株基因组的泛基因组分析显示, 附属基因中约30%与III型分泌系统效应蛋白(type III effectors, T3Es)相关, 凸显了其在宿主范围扩展中的作用[23].

1.3 固氮螺菌

固氮螺菌是一类广泛存在于土壤中的植物根际促生细菌, 主要以其固氮能力和促进植物生长而闻名. 固氮螺菌可与多种作物如小麦、水稻和玉米等形成共生关系, 通过固氮、产生植物激素(如吲哚乙酸)和溶磷等机制, 提高植物产量和抗逆性[24].

截至目前, 已有多个固氮螺菌物种的基因组被测序, 如*A. brasilense*、*A. lipoferum*和*A. amazonense*等, 但已发表的基因组数量规模仍然较小, 因此针对固氮螺菌泛基因组特征的大规模研究相对缺乏. Henaut-Jacobs等人的研究结果显示, 固氮螺菌泛基因组核心基因仅为866个, 占所有基因数量不到20%, 呈典型的开放型特征[25]. Wisniewski-Dyé等人在对固氮螺菌属多个物种的比较基因组学研究中, 发现核心基因组中富含与能量代谢和氨基酸合成相关的基因[26]. 这些保守基因确保了固氮螺菌在不同环境中的生存能力. 辅助基因组构成了泛基因组的变异部分, 主要承担适应特定生态位的功能. 在*A. brasilense*的泛基因组中, 辅助基因组包括与植物互作相关的基因, 如趋化性和IV型分泌系统[27]. 这些基因允许细菌响应植物根部分泌物, 并促进根际定殖. 此外, 泛基因组中还存在一定的独特基因, 主要编码转座子、噬菌体相关蛋白和未知功能蛋白, 这些基因可能源于近期进化事件[28].

2 土壤异质性驱动细菌泛基因组格局形成及其生态价值

在土壤这一高度异质化且竞争激烈的生境中, 细菌通过核心基因组维持基本的细胞生命活动与种属特征, 通过附属基因组和特有基因组快速响应环境波动、抗生素压力及宿主互作(图2). 核心基因组主要负责维持细胞基本生命代谢、复制、转录、翻译及细胞结构的完整性. 这些基因在长期的进化过程中受到强烈的纯化选择, 表现出高度的保守性, 是定义物种边界和维持生态位基础功能的根本[29,30]. 而土壤异质性通过驱动附属基因组和特有基因组编码抗生素抗性、次级代谢产物合成、重金属耐受及特定的宿主识别因子, 塑造土壤细菌泛基因组开放性格局, 赋予了细菌在动态土壤环境中快速进化的能力[31~35].

2.1 土壤胁迫压力驱动泛基因组赋予细菌产生特异性抗性

在复杂多变的土壤环境中, 细菌持续面临来自生物(如噬菌体、竞争性微生物)和非生物(如抗生素、重金属、农药)的双重胁迫. 在土壤胁迫压力热区中, 双重胁迫压力成为促进微生物进化重要动力, 驱动泛基因组中附属基因组扩张, 为细菌种群提供了应对这些胁迫的特异性抗性基因库, 使其能够在局部选择压力下迅速产生适应性变异, 从而在种内竞争中占据优势.

噬菌体是细菌在自然界中最主要的捕食者, 对细菌种群动态和进化路径具有深远影响[36]. 为了抵抗噬菌体的入侵, 细菌演化出了多种精密的防御系统, 这些系统很大程度上由附属基因组编码, 并在细菌抵抗噬菌体感染中发挥关键作用[37,38]. 例如, 在RSSC菌株的基因组中含有多种噬菌体防御系统, 其中CRISPR-Cas系统是细菌抵御噬菌体入侵的自适应免疫机制, CRISPR-Cas系统通过识别并切割入侵噬菌体的核酸, 从而阻止其复制和传播[39]. 然而, 并非所有RSSC菌株都拥有CRISPR-Cas系统. 一项对378株RSSC菌株基因组的分析显示, 只有20.1%的*R. solanacearum*、14.3%的*R. pseudosolanacearum*和54.5%的*R. syzygii*菌株具有CRISPR阵列和Cas11蛋白, 表明CRISPR-Cas系统在RSSC中的分布具有异质性, 反映了不同菌株在特定环境下的进化压力和防御策略差异[40]. 细菌附属基因组中编码的噬菌体防御系统是细菌在自然界中生存的关键策略. 这些系统不仅保护细菌免受噬菌体捕食, 还通过基因水平转移促进遗传多样性, 驱动细菌进化出新的生态适应性, 并影响微生物群落的结构和功能.

抗生素是微生物为竞争资源而产生的次级代谢产物, 在土壤环境中普遍存在[41]. 细菌通过附属基因组获取并传播抗生素抗性基因, 从而抵御抗生素的毒害[42]. 例如, 枯草芽孢杆菌也拥有抵抗多种抗生素的基因, 这些抗性基因可能位于其附属基因组中, 使其能够在含有抗生素的土壤环境中生存并发挥生物防治作用. 例如, 通过对多株枯草芽孢杆菌基因组分析发现, 其泛基因组可携带多个抗性基因, 如氯霉素抗性基因(*ykk*C和*ykk*D)、红霉素抗性基因(*erm*D)和四环素抗性基因

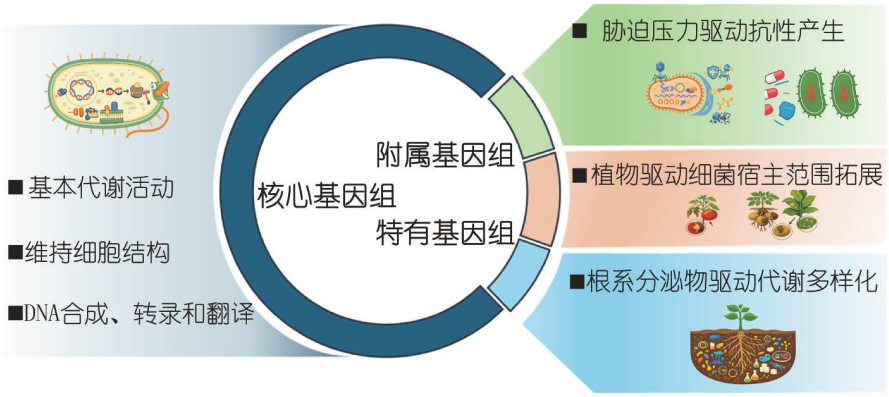


图 2 (网络版彩色)土壤异质性驱动细菌泛基因组格局形成及其生态价值
Figure 2 (Color online) Soil heterogeneity shapes bacterial pangenome patterns and the ecological value

(*tet*L)等[43]. 对植物病原RSSC的基因组研究同样发现, 泛基因组携带多种抗性基因, 在一个菌株中可同时携带高达130个抗生素抗性基因, 涵盖链霉素、利福平、氟苯尼考和磷霉素等多种抗生素抗性[44]. 与此同时, 枯草芽孢杆菌可通过产生多种抗生素(如脂肽类抗生素)来抑制植物病原菌的生长[41,45]. 此外, 枯草芽孢杆菌的挥发性化合物可以促进植物生长, 并诱导植物对病原菌的系统性抗性[46]. 这种生物防治能力离不开其基因组中编码的抗生素生产和抗性相关基因.

2.2 土壤宿主植物多样性驱动泛基因组提高宿主范围与致病性

对于土壤中的植物互作细菌, 尤其是病原菌和共生菌, 其成功与否的关键在于能否识别、侵染并在特定宿主内生存. 土壤宿主植物多样性迫使致病菌协同进化, 通过致病菌宿主范围扩张和毒力进化以提升其定殖和生存效率.

RSSC是一个具有高度遗传多样性的植物病原菌复合体, 其宿主范围异常广泛, 可感染全球450多种植物, 包括番茄、马铃薯、烟草等重要的茄科作物[47], 这种广泛的宿主范围和致病性差异与其附属基因组的不断演化密不可分[48]. RSSC的附属基因组中包含的大量可移动遗传元件, 促进了毒力基因、代谢基因和适应性基因的快速传播, 从而驱动RSSC菌株的宿主范围扩张[15,49]. 例如, 法国西印度群岛出现新RSSC菌株, 具备侵染葫芦科植物(甜瓜、西瓜、南瓜)能力[50].

RSSC的致病性与T3SS及其分泌的T3Es[51,52]. T3Es是细菌注入植物细胞的毒力因子, 可以干扰植物的正常代谢和防御机制. RSSC基因组中已鉴定出超过100种不同的T3Es, 这些T3Es的组合和变异, 使得青枯菌能够针对不同植物宿主的多种免疫系统组件进行干扰和抑制, 是导致RSSC菌株致病性分化的重要原因[52]. 通过对韩国RSSC菌株的泛基因组分析, 研究人员预测了与宿主特异性相关的致病基因. 这些附属基因组中携带的宿主特异性致病基因, 决定了不同RSSC菌株对不同茄科作物的致病能力[22]. 例如, 韩国分离的RSSC Ⅰ型菌株对辣椒和番茄具有不同的致病性, 这种差异与宿主适应和微生物竞争有关, 并可能通过T3Es家族的多样性实现[53]. 茄子AG91-25对细菌性枯萎病的抗性就与识别RSSC的Ⅲ型效应蛋白RipAX2有关[54]. 这表明附属基因组中的特异性T3Es是决定和宿主特异性的关键因素.

附属基因组驱动的宿主范围扩张和致病性分化, 使得RSSC能够对全球农业生产造成巨大威胁. 理解这些机制有助于开发更有效的细菌性枯萎病防治策略, 例如通过基因工程手段靶向附属基因组中的关键毒力基因, 或者利用有益微生物的生物防治作用来抑制病原菌.

2.3 土壤植物根系分泌物驱动泛基因组促进根际细菌生态位精细化分割

根际是植物根系周围的土壤区域, 富含植物分泌的根系分泌物, 是微生物活动的热点区域[55]. 根际微生物群落结构复杂, 微生物之间存在激烈的资源竞争[56,57]. 多样化的植物根系分泌物诱导细菌扩张参与各种代谢途径的附属基因组, 拓宽了碳源利用能力和

底物代谢谱, 从而促进了根际生态位的精细化分割, 增强了细菌在特定生态位中的适应性和竞争力.

RSSC菌株具有不同的生活方式和宿主范围, 对11株代表RSSC多样性的菌株进行的代谢网络重建和比较分析表明, 特定的代谢途径可能促成了菌株分化. 这些代谢特异性基因主要由附属基因组编码, 使其能够利用不同的碳源和底物, 从而在复杂的根际环境中占据不同的生态位. 例如, 一些RSSC菌株能够利用植物分泌的特定碳水化合物或氨基酸作为营养来源, 从而在宿主根际获得竞争优势[58].

作为一类重要的植物促生细菌, 固氮螺菌广泛存在于植物根际, 通过生物固氮并分泌植物生长激素促进植物生长. 为了在根际竞争激烈的环境中生存, 固氮螺菌需要有效地利用植物根系分泌的各种碳源. 其附属基因组可能编码了多种碳水化合物水解酶、转运蛋白和代谢途径, 使其能够降解和吸收复杂的植物多糖、有机酸和糖类等, 从而拓宽其碳源利用能力[55]. 这使得固氮螺菌能够适应不同植物种类和不同发育阶段的根际环境, 实现生态位的精细化分割.

附属基因组驱动的代谢多样化促进了根际生态位的精细化分割, 使得不同细菌能够在有限的资源下共存, 并共同维持根际生态系统的功能稳定性. 这对于理解植物-微生物互作、开发高效的微生物肥料和生物防治剂具有重要指导意义. 通过对特定功能微生物附属基因组的改造, 可以增强其在根际的定殖能力和促生功能, 从而提高作物产量和环境可持续性.

3 土壤细菌泛基因组格局形成的内在分子基础

土壤细菌泛基因组所展现出的高度开放性与动态性, 本质上是细菌基因组在长期的进化历程中, 通过垂直遗传变异与水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)共同作用的结果, 其中HGT是土壤细菌附属基因组主要来源及快速扩张的核心驱动力(图3). HGT通过自然转化、接合转移和转导等途径, 使细菌能够跨越物种界限获取新的遗传物质, 是土壤细菌泛基因组形成的主要内在机制[59,60]. 自然转化是指细菌在特定条件下(如营养限制)摄取环境DNA, 通过DNA结合蛋白整合到自身基因组中; 接合转移依赖于整合与接合元件(integrative conjugative elements, ICEs)或质粒, 将大片段基因转移到受体菌; 转导则由噬菌体携带基因片段, 实现跨株系传播[61,62]. 这些过程不仅增加基因多样性, 还允许细菌快速获得适应性特征, 如抗生素抵抗或代谢途径扩展[63,64]. 近年来, 单细胞基因组学和宏基因组组装技术的发展揭示了土壤环境中水平基因转移的惊人频率和复杂性[65,66]. 然而, 尽管HGT不断向土壤细菌输送新的遗传物质, 驱动泛基因组的扩张, 但自然界中细菌基因组的大小始终维持在一个有限的范围内, 表明在基因组扩张的驱动力之外, 存在着基因获得与基因丢失之间的动态博弈, 而细菌的适应性代价、缺失偏好性以及种群遗传漂变是造成细菌基因丢失的重要驱动力(图3).

3.1 质粒驱动的附属基因组扩张

质粒作为细菌基因组中独立的复制子, 是土壤细菌附属基因组中最具可塑性的部分. 质粒不仅是附属基因的主要携带者, 在某些土壤细菌中, 它们通过演化为大质粒或染色体外复制子, 形成了多复制子基因组架构. 这种架构允许细菌将核心基因组与附属基因组在物理上分离, 从而在保证基本生存功能稳定的同时, 极大提升了附属基因组的变异空间与水平转移频率[67].

在固氮螺菌中, 质粒驱动的泛基因组扩张表现得尤为极端. 该属细菌通常拥有庞大的基因组(约7 Mb), 其中近50%的遗传物质分布在多个(通常为6~7个, 甚至更多)独立的复制子上, 包括染色体、染色体外复制子和质粒[68~70]. 例如, *Azospirillum brasilense* Sp245菌株拥有7个复制子, 其中包括一个主要染色体和6个质粒(从90 kb到1.7 Mb不等). 基因组比较分析显示, 其核心基因组主要局限于最大的染色体上, 而参与氮固定(*nif*基因簇)、生长素合成(*ipdC*基因)以及趋化性相关的基因则大量分布于这些附属质粒上[27,71,72]. 这种多复制子结构使得固氮螺菌能够通过质粒的获得、丢失或重排, 快速改变其代谢潜能和宿主互作模式, 是其泛基因组开放性的主要物理基础[73].

RSSC同样呈现出典型的二分体基因组结构: 一条染色体和一条大质粒, 同样体现了质粒在泛基因组形成中的关键作用[74]. 虽然大质粒携带了部分必需基因, 但其更主要的功能是承载大量的致病性相关基因(如T3Es). 研究表明, RSSC不同种系型之间的基因组差异主要集中在大质粒的可变区, 这些区域通过整合外源质粒片段或重组事件, 成为泛基因组中变异最剧烈的热点区域[75,76].

质粒介导的基因组扩张机制揭示了土壤细菌在维

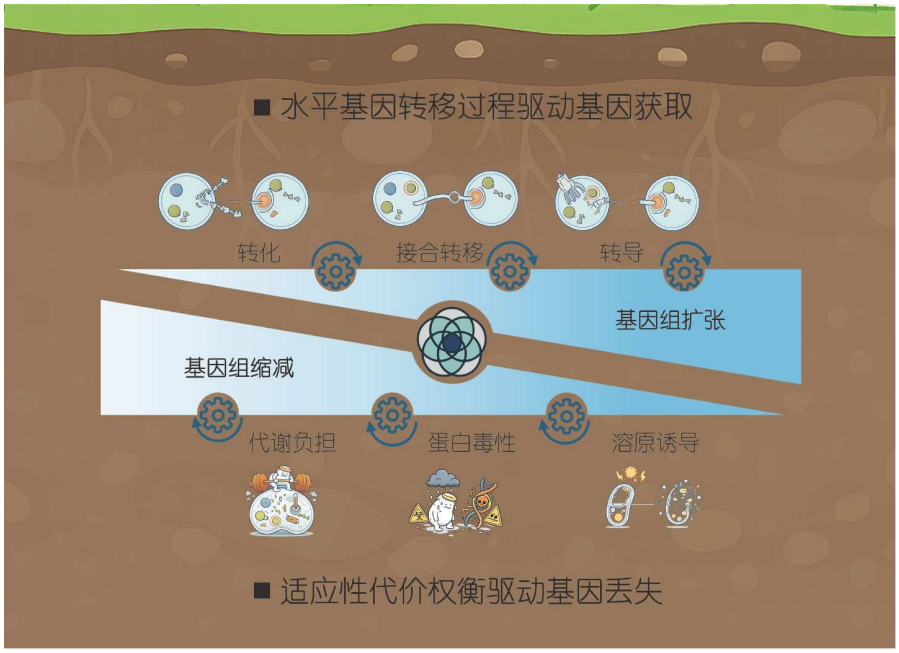


图 3 (网络版彩色)基因获取与基因丢失的动态博弈驱动土壤细菌泛基因组形成
Figure 3 (Color online) The dynamic interplay between gene gain and gene loss driving the formation of the pangenome in soil bacteria

持遗传稳定性与适应性进化之间的一种权衡策略. 通过将高变异、具适应性价值但可能带来代谢负担的基因(附属基因)外包给质粒或次级复制子, 细菌能够在不干扰核心染色体复制与转录调控网络的前提下, 实现泛基因组功能的模块化装配与快速更新[76].

3.2 噬菌体驱动的附属基因组扩张

噬菌体不仅是细菌的捕食者, 还可以通过溶源性循环将噬菌体基因组整合入细菌染色体成为原噬菌体, 从而构成细菌附属基因组中最具流动性和多样性的组分. 原噬菌体不仅直接贡献了大量的附属基因, 还通过特异性转导介导了细菌宿主基因的水平转移, 是细菌种内遗传多样性分化的主要驱动力[77,78].

枯草芽孢杆菌是原噬菌体驱动泛基因组形成的经典模型. 对*B. subtilis* 168及其近缘野外分离株的泛基因组分析显示, 不同菌株间基因组大小的差异(可达数百kb)很大程度上归因于原噬菌体区域的差异. 例如, SPβ、PBSX和skin等原噬菌体样元件占据了*B. subtilis* 基因组的相当大比例. 这些区域不仅包含噬菌体自身的结构基因, 还携带了诸如抗生素合成基因(如枯草菌素subtilin)、杀虫毒素基因以及孢子形成调控因子等宿主适应性基因[79~82]. 更为重要的是, 这些原噬菌体区域是基因组重组的高发区, 它们能够介导染色体的大片段倒位和缺失, 从而在短时间内剧烈改变细菌的基因组结构[83~85].

在RSSC中, 原噬菌体序列同样丰富且具有高度的菌株特异性[86,87]. 许多决定宿主特异性的毒力因子被发现位于原噬菌体序列附近, 暗示了噬菌体在病原菌致病力进化中的载体作用[87]. 研究发现, RSSC某些高毒力菌株通过噬菌体介导的水平转移获得了新的效应蛋白基因, 从而突破了原有的宿主防御系统, 实现了宿主范围的扩张.

原噬菌体在泛基因组中的广泛分布, 确立了病毒作为细菌进化“助推器”的地位. 这种机制的生态学意义在于, 它利用了土壤中极高丰度的噬菌体库作为基因流动的网络, 使得细菌能够在极短的进化时间内获得复杂的功能模块(如抗逆性、毒力岛). 同时, 原噬菌体的诱导裂解特性也为种群内部的基因释放和再捕获提供了循环动力.

3.3 基因组扩张的制衡机制: 基因丢失

尽管可移动遗传元件能够为细菌带来新的功能和适应性优势 , 但这些附属基因组并非没有代价. 携带额外的DNA片段和表达其编码的蛋白质会给细菌带来显

著的适应性代价和代谢负担[61]. 附属基因的维持和表达会消耗细胞的物质与能量资源(如ATP、核苷酸、氨基酸), 并占用细胞内的转录翻译机器. 如果新获得的基因不能提供显著的适应性优势来抵消其带来的代谢负担, 这些基因将成为降低宿主竞争力的累赘, 从而在自然选择中被剔除[88]. 例如, RSSC的巨型质粒携带大量致病力基因, 这些基因在感染植物宿主时至关重要. 然而, 在非寄主环境中, 维持这些基因可能会带来代谢负担. 比如Ⅲ型分泌系统效应蛋白的合成需要大量能量, 在没有宿主植物触发T3SS表达时, 这些基因的持续表达造成细胞资源的极大浪费, 从而导致RSSC在某些环境下选择性地丢失部分不必要的毒力基因, 以提高其竞争力[89,90].

除了直接的代谢消耗, 新获得的基因可能与宿主基因组的现有调控网络不兼容, 导致基因表达失调, 或产生具有毒性的蛋白质产物, 进而影响细菌的整体适应性[91]. 例如, 某些噬菌体感染后整合到细菌基因组中形成前噬菌体, 虽然可能携带毒力基因, 但在某些宿主中, 这些前噬菌体可能导致细胞生长迟缓或降低存活率. 青枯劳尔氏菌复合体(RSSC)中广泛存在的前噬菌体在特定条件下可能被诱导裂解宿主, 这种潜在的致死性威胁构成了显著的适应性代价[91]. 这种情况下, 选择压力将倾向于那些能够清除或沉默这些有害基因的菌株.

4 展望与总结

土壤细菌泛基因组研究揭示了基因组可塑性是微生物在高度异质性土壤环境中生存与进化的核心策略. 核心基因组构筑了物种的基本代谢骨架与分类特征, 而附属基因组则充当动态的适应性工具包. 通过水平基因转移, 细菌不断整合新的功能模块, 从而获得应对环境波动、宿主互作及资源竞争的竞争优势. 以质粒和噬菌体为代表的移动遗传元件是驱动附属基因组扩张与多样化的主要引擎, 而基因丢失机制则有效缓解了基因组扩张带来的代谢负担与适应性代价. 这种“获取-丢失”的动态博弈, 最终塑造了土壤细菌既稳定又灵活的泛基因组格局, 奠定了其长期生态适应与功能分化的遗传基础.

针对当前研究不足, 未来研究可以从以下几个方面深入展开. 在技术方法方面, 针对固氮螺菌等基因组数量稀缺的问题, 整合深度宏基因组测序、单细胞基因组学与三代长读长技术, 实现对复杂土壤中稀有物种和未培养类群泛基因组的高分辨率解析; 在分析流程方面, 针对现有泛基因组分析方法和关键参数(如基因聚类方法、核心基因定义阈值和基因注释流程)多样带来的结果难以统一比较的问题, 构建统一的泛基因组分析流程, 并开发基于机器学习和深度学习的适应复杂群落数据的人工智能辅助分析算法; 在理论机制方面, 定量解析土壤pH、根系分泌物等关键生态因子和宏观土壤扰动(如农业管理措施、全球气候变化等)对泛基因组结构演化(如HGT频率、基因丢失偏好)的选择压力, 并结合微流控或微宇宙实验, 验证附属基因在特定生境下的功能收益与适应性代价权衡机制; 在应用潜力方面, 基于泛基因组大数据, 挖掘涉及高效固氮、难降解污染物代谢及病原菌拮抗的关键附属基因簇, 利用合成生物学手段, 构建高性能的工程菌株或人工合成菌群, 服务于土壤修复与绿色农业. 总之, 土壤细菌泛基因组研究架起了连接微生物基因型与生态表型的桥梁. 系统解析其形成格局与驱动机制, 不仅能深化对微生物进化理论的认识, 更为通过精准调控土壤微生物组以应对农业可持续发展与环境挑战提供了科学依据.

参考文献

1 Medini D, Donati C, Tettelin H, et al. The microbial pan-genome. Curr Opin Genet Dev, 2005, 15: 589–594
2 Tettelin H, Masignani V, Cieslewicz M J, et al. Genome analysis of multiple pathogenic isolates of *Streptococcus agalactiae*: implications for the microbial “pan-genome”. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102: 13950–13955
3 Wang Y, Zhao Y, Bollas A, et al. Nanopore sequencing technology, bioinformatics and applications. Nat Biotechnol, 2021, 39: 1348–1365
4 Rhoads A, Au K F. PacBio sequencing and its applications. Genomics Proteomics BioInf, 2015, 13: 278–289
5 Hoch J A, Losick R. Panspermia, spores and the *Bacillus subtilis* genome. Nature, 1997, 390: 237–238
6 Alcaraz L D, Moreno-Hagelsieb G, Eguiarte L E, et al. Understanding the evolutionary relationships and major traits of *Bacillus* through comparative genomics. BMC Genomics, 2010, 11: 332
7 Neal M, Brakewood W, Betenbaugh M, et al. Pan-genome-scale metabolic modeling of *Bacillus subtilis* reveals functionally distinct groups.

mSystems, 2024, 9: e00923–24
8 Kim Y, Koh I S, Young Lim M, et al. Pan-genome analysis of *Bacillus* for microbiome profiling. Sci Rep, 2017, 7: 10984
9 Ji S, Wu R, Zhang T, et al. Whole genome sequencing of *Bacillus subtilis* SNBS-3 and prediction of its antimicrobial substances (in Chinese). Food Sci, 2024, 45: 57–63 [纪帅奇, 乌日娜, 张淘崴, 等. 枯草芽孢杆菌SNBS-3全基因组测序及其抑菌物质预测分析. 食品科学, 2024, 45: 57–63]
10 Hayward A C. Biology and epidemiology of bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum*. Annu Rev Phytopathol, 1991, 29: 65–87
11 Paudel S, Dobhal S, Alvarez A M, et al. Taxonomy and phylogenetic research on *Ralstonia solanacearum* species complex: a complex pathogen with extraordinary economic consequences. Pathogens, 2020, 9: 886
12 Safni I, Cleenwerck I, De Vos P, et al. Polyphasic taxonomic revision of the *Ralstonia solanacearum* species complex: proposal to emend the descriptions of *Ralstonia solanacearum* and *Ralstonia syzygii* and reclassify current *R. syzygii* strains as *Ralstonia syzygii* subsp. *syzygii* subsp. nov., *R. solanacearum* phylotype IV strains as *Ralstonia syzygii* subsp. *indonesiensis* subsp. nov., banana blood disease bacterium strains as *Ralstonia syzygii* subsp. *celebesensis* subsp. nov. and *R. solanacearum* phylotype I and III strains as *Ralstonia pseudosolanacearum* sp. nov. Int J Systatic Evolary Microbiol, 2014, 64: 3087–3103
13 Genin S, Denny T P. Pathogenomics of the *Ralstonia solanacearum* species complex. Annu Rev Phytopathol, 2012, 50: 67–89
14 Ailloud F, Lowe T, Cellier G, et al. Comparative genomic analysis of *Ralstonia solanacearum* reveals candidate genes for host specificity. BMC Genomics, 2015, 16: 270
15 Gonçalves O S, de Queiroz M V, Santana M F. Potential evolutionary impact of integrative and conjugative elements (ICEs) and genomic islands in the *Ralstonia solanacearum* species complex. Sci Rep, 2020, 10: 12498
16 Remenant B, Coupat-Goutaland B, Guidot A, et al. Genomes of three tomato pathogens within the *Ralstonia solanacearum* species complex reveal significant evolutionary divergence. BMC Genomics, 2010, 11: 379
17 Salanoubat M, Genin S, Artiguenave F, et al. Genome sequence of the plant pathogen *Ralstonia solanacearum*. Nature, 2002, 415: 497–502
18 Kang J, Sohail M A, Zhang Y, et al. Pan-genome analysis of *Ralstonia pseudosolanacearum* associated with tobacco bacterial wilt in China. BMC Microbiol, 2025, 25: 775
19 Zou J, Lin G, Gao J, et al. Complete genome sequence analysis of the bacterial wilt disease pathogen *Ralstonia pseudosolanacearum* strain MLY158. Front Biosci (Landmark Ed), 2025, 30: 46230
20 Jacobs J M, Babujee L, Meng F, et al. The *in planta* transcriptome of *Ralstonia solanacearum*: conserved physiological and virulence strategies during bacterial wilt of tomato. mBio, 2012, 3: e00114–12
21 Liu G, Mao C, Li Q, et al. Comparative genomic analysis reveals the adaptive traits of *Ralstonia* spp. in aquatic environments. Front Microbiol, 2025, 16: 1625651
22 Cho H, Song E S, Heu S, et al. Prediction of host-specific genes by pan-genome analyses of the Korean *Ralstonia solanacearum* species complex. Front Microbiol, 2019, 10: 506
23 Aoun N, Georgoulis S J, Avalos J K, et al. A pangenomic atlas reveals eco-evolutionary dynamics that shape type VI secretion systems in plant-pathogenic *Ralstonia*. mBio, 2024, 15: e00323
24 Bashan Y, de-Bashan L E. How the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum* promotes plant growth—A critical assessment. In: Sparks D L, ed. Advances in Agronomy. San Diego, CA: Academic Press, 2010. 77–136
25 Henaut-Jacobs S, Rimes-Casais F F, Quintanilha-Peixoto G, et al. Genomic plasticity of the *Azospirillum* genus in a biotechnological context. bioRxiv, 2025, https://doi.org/10.1101/2025.10.16.682878
26 Mnasri B, Saïdi S, Chihaoui S A, et al. Sinorhizobium americanum symbiovar mediterranense is a predominant symbiont that nodulates and fixes nitrogen with common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in a Northern Tunisian field. Systatic Appl Microbiol, 2012, 35: 263–269
27 Koul V, Srivastava D, Singh P P, et al. Genome-wide identification of *Azospirillum brasilense* Sp245 small RNAs responsive to nitrogen starvation and likely involvement in plant-microbe interactions. BMC Genomics, 2020, 21: 821
28 Valdes Franco J A, Collier R, Wang Y, et al. Draft genome sequence of *Agrobacterium rhizogenes* strain NCPPB2659. Genome Announc, 2016, 4: e00746-16
29 Segerman B. The genetic integrity of bacterial species: the core genome and the accessory genome, two different stories. Front Cell Inf Microbio, 2012, 2: 116
30 Guo Q, Yu Y, Zhang S, et al. Core bacteria and fungi in response to residue retention and their contribution to soil multifunctionality in maize agroecosystem. Sci Total Environ, 2024, 921: 171191
31 McInerney J O, McNally A, O'Connell M J. Why prokaryotes have pangenomes. Nat Microbiol, 2017, 2: 17040
32 Brockhurst M A, Harrison E, Hall J P J, et al. The ecology and evolution of pangenomes. Curr Biol, 2019, 29: R1094–R1103
33 Sun Y, Ji L, Chang J, et al. Compositional and functional succession of soil bacterial communities during long-term rice cultivation on saline-alkali soils: insights derived from a new perspective on core bacterial taxa. Pedosphere, 2025, 35: 641–654

34 Lupwayi N Z, Janzen H H, Bremer E, et al. The core soil bacterial genera and enzyme activities in incubated soils from century-old wheat rotations. Geoderma, 2021, 404: 115275

35 Cummins E A, Hall R J, McInerney J O, et al. Prokaryote pangenomes are dynamic entities. Curr Opin Microbiol, 2022, 66: 73–78

36 Wang J, Wang X, Yang K, et al. Phage selection drives resistance–virulence trade-offs in *Ralstonia solanacearum* plant-pathogenic bacterium irrespective of the growth temperature. Evol Lett, 2023, 8: 253–266

37 Fillol-Salom A, Miguel-Romero L, Marina A, et al. Beyond the CRISPR-Cas safeguard: PICI-encoded innate immune systems protect bacteria from bacteriophage predation. Curr Opin Microbiol, 2020, 56: 52–58

38 Castillo J A, Secaira-Morocho H, Maldonado S, et al. Diversity and evolutionary dynamics of antiphage defense systems in *Ralstonia solanacearum* species complex. Front Microbiol, 2020, 11: 961

39 da Silva Xavier A, de Almeida J C F, de Melo A G, et al. Characterization of CRISPR-Cas systems in the *Ralstonia solanacearum* species complex. Mol Plant Pathol, 2019, 20: 223–239

40 Motoche-Monar C, Andrade D, Pijal W D, et al. CRISPRals: a web database for assessing the CRISPR defense system in the *Ralstonia solanacearum* species complex to avoid phage resistance. Phytopathology®, 2024, 114: 1462–1465

41 Hou Q, Kolodkin-Gal I. Harvesting the complex pathways of antibiotic production and resistance of soil bacilli for optimizing plant microbiome. FEMS Microbiol Ecol, 2020, 96: 142

42 Abbas A, Barkhouse A, Hackenberger D, et al. Antibiotic resistance: a key microbial survival mechanism that threatens public health. Cell Host Microbe, 2024, 32: 837–851

43 Jin X, Zhang L, Cao Y, et al. Antibiotic resistance characterization, virulence factors and molecular characteristics of *Bacillus* species isolated from probiotic preparations in China. J Glob AntiMicrob Resist, 2025, 43: 35–39

44 Sun Y, Su Y, Hussain A, et al. Complete genome sequence of the *Pogostemon cablin* bacterial wilt pathogen *Ralstonia solanacearum* strain SY1. Genes Genom, 2023, 45: 123–134

45 Mahapatra S, Yadav R, Ramakrishna W. *Bacillus subtilis* impact on plant growth, soil health and environment: Dr. Jekyll and Mr. Hyde. J Appl Microbiol, 2022, 132: 3543–3562

46 Tahir H A S, Gu Q, Wu H, et al. Effect of volatile compounds produced by *Ralstonia solanacearum* on plant growth promoting and systemic resistance inducing potential of *Bacillus* volatiles. BMC Plant Biol, 2017, 17: 133

47 García R O, Kerns J P, Thiessen L. *Ralstonia solanacearum* species complex: a quick diagnostic guide. Plant Health Prog, 2019, 20: 7–13

48 Sharma P, Johnson M A, Mazloom R, et al. Meta-analysis of the *Ralstonia solanacearum species complex* (RSSC) based on comparative evolutionary genomics and reverse ecology. Microb Genomics, 2022, 8: 000791

49 Gonçalves O S, Campos K F, de Assis J C S, et al. Transposable elements contribute to the genome plasticity of *Ralstonia solanacearum* species complex. Microb Genomics, 2020, 6

50 Wicker E, Grassart L, Coranson-Beaudu R, et al. *Ralstonia solanacearum* strains from martinique (French West Indies) exhibiting a new pathogenic potential. Appl Environ Microbiol, 2007, 73: 6790–6801

51 Sarmiento K N, Castillo J A. Genome-scale *Solanum* spp.-*Ralstonia solanacearum* interactome reveals candidate determinants for host specificity and environmental adaptation. Eur J Plant Pathol, 2022, 162: 855–868

52 Hu X, Cai W, Zhang L, et al. Molecular dialog of *Ralstonia solanacearum* and plant hosts with highlights on type III effectors. Int J Mol Sci, 2025, 26: 3686

53 Prokchorchik M, Pandey A, Moon H, et al. Host adaptation and microbial competition drive *Ralstonia solanacearum* phylotype I evolution in the Republic of Korea. Microb Genomics, 2020, 6: 000461

54 Morel A, Guinard J, Lonjon F, et al. The eggplant AG91-25 recognizes the Type III-secreted effector RipAX2 to trigger resistance to bacterial wilt (*Ralstonia solanacearum* species complex). Mol Plant Pathol, 2018, 19: 2459–2472

55 Parasar B J, Sharma I, Agarwala N. Root exudation drives abiotic stress tolerance in plants by recruiting beneficial microbes. Appl Soil Ecol, 2024, 198: 105351

56 Garrido-Sanz D, Keel C. Seed-borne bacteria drive wheat rhizosphere microbiome assembly via niche partitioning and facilitation. Nat Microbiol, 2025, 10: 1130–1144

57 Li Y, Deng X, Zhang N, et al. Rhizosphere suppression hinders antibiotic resistance gene (ARG) spread under bacterial invasion. One Health, 2023, 16: 100481

58 Baroukh C, Cottret L, Pires E, et al. Insights into the metabolic specificities of pathogenic strains from the *Ralstonia solanacearum* species complex. mSystems, 2023, 8: e00083-23

59 Good B H, Bhatt A S, McDonald M J. Unraveling the tempo and mode of horizontal gene transfer in bacteria. Trends Microbiol, 2025, 33: 853–865

60 Dmitrijeva M, Tackmann J, Matias Rodrigues J F, et al. A global survey of prokaryotic genomes reveals the eco-evolutionary pressures driving horizontal gene transfer. Nat Ecol Evol, 2024, 8: 986–998

61 Arnold B J, Huang I T, Hanage W P. Horizontal gene transfer and adaptive evolution in bacteria. Nat Rev Microbiol, 2022, 20: 206–218

62 Brito I L. Examining horizontal gene transfer in microbial communities. Nat Rev Microbiol, 2021, 19: 442–453

63 Fu S, Iqbal B, Li G, et al. The role of microbial partners in heavy metal metabolism in plants: a review. Plant Cell Rep, 2024, 43: 111

64 Beamud B, Benz F, Bikard D. Going viral: the role of mobile genetic elements in bacterial immunity. Cell Host Microbe, 2024, 32: 804–819

65 Khedkar S, Smyshlyaev G, Letunic I, et al. Landscape of mobile genetic elements and their antibiotic resistance cargo in prokaryotic genomes. Nucleic Acids Res, 2022, 50: 3155–3168

66 Deng Z, Zhao Y, Ren Z, et al. Ecological distribution, dissemination potential, and health risks of antibiotic resistance genes and mobile genetic elements in soils across diverse land-use types in China. Environ Res, 2025, 285: 122459

67 Reyes-Carmona S R, Jijón Moreno S, Ramírez-Mata A, et al. MibR and LibR are involved in the transcriptional regulation of the ipdC gene in *Azospirillum brasilense* Sp7. Res Microbiol, 2025, 176: 104295

68 García J E, Labarthe M M, Pagnussat L A, et al. Signs of a phyllospheric lifestyle in the genome of the stress-tolerant strain *Azospirillum brasilense* Az19. Systatic Appl Microbiol, 2020, 43: 126130

69 Fontana C A, Salazar S M, Bassi D, et al. Genome sequence of *Azospirillum brasilense* REC3, isolated from strawberry plants. Genome Announc, 2018, 6: 00089

70 Rivera D, Revale S, Molina R, et al. Complete genome sequence of the model rhizosphere strain *Azospirillum brasilense* Az39, successfully applied in agriculture. Genome Announc, 2014, 2: 00683

71 Orlandini V, Emiliani G, Fondi M, et al. Network analysis of plasmidomes: the *Azospirillum brasilense* Sp245 Case. Int J Evolary Biol, 2014, 2014: 1–14

72 dos Santos Ferreira N, Hayashi Sant' Anna F, Massena Reis V, et al. Genome-based reclassification of *Azospirillum brasilense* Sp245 as the type strain of *Azospirillum baldaniorum* sp. nov. Int J Systatic Evolary Microbiol, 2020, 70: 6203–6212

73 Cruz-Hernández M A, Mendoza-Herrera A, Bocanegra-García V, et al. *Azospirillum* spp. from plant growth-promoting bacteria to their use in bioremediation. Microorganisms, 2022, 10: 1057

74 Rana L, Satoh M, Tsuzuki M, et al. Complete genome sequence of Japanese RSSC phylotype-I strains infecting different host plants. Microbiol Resour Announc, 2024, 13: 1–4

75 Fridman C M, Keppel K, Gerlic M, et al. A comparative genomics methodology reveals a widespread family of membrane-disrupting T6SS effectors. Nat Commun, 2020, 11: 1085

76 Katsy E I, Prilipov A G. Mobile elements of an *Azospirillum brasilense* Sp245 85-MDa plasmid involved in replicon fusions. Plasmid, 2009, 62: 22–29

77 Gagneja S, Capalash N, Sharma P. Whole genome sequence analysis of an environmental isolate *Bacillus subtilis* K3C: genome plasticity and acquisition of hyaluronic acid capsule traits through horizontal multigene transfer. Int J Biol Macromol, 2025, 316: 144696

78 Stefanic P, Stare E, Floccari V A, et al. Ecology of prophage-like elements in *Bacillus subtilis* at global and local geographical scales. Cell Rep, 2025, 44: 115197

79 Abe K, Toyofuku M, Nomura N, et al. Autolysis-mediated membrane vesicle formation in *Bacillus subtilis*. Environ Microbiol, 2021, 23: 2632–2647

80 García-Nafría J, Harkiolaki M, Persson R, et al. The structure of *Bacillus subtilis* SPβ prophage dUTPase and its complexes with two nucleotides. Acta Crystlogr D Biol Crystlogr, 2011, 67: 167–175

81 Denham E L, Piersma S, Rinket M, et al. Differential expression of a prophage-encoded glycocin and its immunity protein suggests a mutualistic strategy of a phage and its host. Sci Rep, 2019, 9: 2845

82 Kohm K, Jalomo-Khayrova E, Krüger A, et al. Structural and functional characterization of MrpR, the master repressor of the *Bacillus subtilis* prophage SPβ. Nucleic Acids Res, 2023, 51: 9452–9474

83 Shingaki R, Kasahara Y, Inoue T, et al. Chromosome DNA fragmentation and excretion caused by defective prophage gene expression in the early-exponential-phase culture of *Bacillus subtilis*. Can J Microbiol, 2003, 49: 313–325

84 Abe K, Kawano Y, Iwamoto K, et al. Developmentally-regulated excision of the SPβ prophage reconstitutes a gene required for spore envelope maturation in *Bacillus subtilis*. PLoS Genet, 2014, 10: e1004636

85 Suzuki S, Yoshikawa M, Imamura D, et al. Compatibility of site-specific recombination units between mobile genetic elements. iScience, 2020, 23: 100805

86 Gonçalves O S, Souza F O, Bruckner F P, et al. Widespread distribution of prophages signaling the potential for adaptability and pathogenicity evolution of *Ralstonia solanacearum* species complex. Genomics, 2021, 113: 992–1000

87 Greenrod S T E, Stoycheva M, Elphinstone J, et al. Global diversity and distribution of prophages are lineage-specific within the *Ralstonia solanacearum* species complex. BMC Genomics, 2022, 23: 689

88 McLeod D V, Gandon S. Horizontal gene transfer, segregation loss, and the speed of microbial adaptation. Evol Lett, 2025, 9: 576–588

89 LeBlanc M A, Fink M R, Perkins T T, et al. Type III secretion system effector proteins are mechanically labile. Proc Natl Acad Sci USA, 2021, 118: e2019566118

90 Monteiro F, Genin S, van Dijk I, et al. A luminescent reporter evidences active expression of *Ralstonia solanacearum* type III secretion system genes throughout plant infection. Microbiology, 2012, 158: 2107–2116

91 Trinh J T, Zeng L. Structure regulates phage Lysis–Lysogeny decisions. Trends Microbiol, 2019, 27: 3–4

Summary for “土壤细菌泛基因组格局与驱动机制研究进展”

Research advances on the landscape and driving mechanisms of soil bacterial pangenomes

Peng Liu[1,2], Chao Wang[1,2], Lin Chen[1,2], Dong Zhu[3], Bin Ma[4], Yuji Jiang[5], Shuo Jiao[6], Yu Shi[7], Mao Ye[1,2*] & Xin Jiang[1,2]

[1] *State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, China*
[2] *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*
[3] *Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361024, China*
[4] *College of Environment and Resource Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China*
[5] *College of Resources and Environment, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China*
[6] *College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling 712100, China*
[7] *School of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, China*
* Corresponding author, E-mail: yemao@issas.ac.cn

Soil bacteria serve as central drivers of terrestrial ecosystem processes, underpinning biogeochemical cycling, plant health, and soil fertility. Their capacity to thrive within highly heterogeneous and competitive soil matrices is fundamentally underpinned by extensive genomic plasticity. Given that a single reference genome cannot capture the vast genetic reservoir within bacterial populations, the pangenome concept provides a transformative framework for ecological inquiry. It partitions the total genetic repertoire of a phylogenetic clade into the core genome (essential genes conserved across all strains), the accessory genome (adaptive genes present in a subset of the population), and strain-specific genes. This review synthesizes recent advances in soil bacterial pangenomics, positing that an open pangenome, sculpted by the dynamic interplay between horizontal gene transfer (HGT) and gene loss, represents a primary evolutionary strategy for environmental adaptation.

We evaluate three ecologically distinct model systems to illustrate these dynamics: *Bacillus subtilis*, the *Ralstonia solanacearum* species complex (RSSC), and *Azospirillum* spp. Despite their divergent lifestyles, all three taxa exhibit remarkably open pangenomes. For instance, *B. subtilis* possesses a pangenome exceeding 20000 genes, yet its core consists of only approximately 2367 genes. Similarly, the core genome of *Azospirillum* constitutes less than 20% of its total gene pool. This structural openness provides the necessary genetic substrate for rapid functional diversification.

The ecological utility of this pangenomic architecture is multifaceted. While the conserved core maintains fundamental housekeeping processes, the accessory genome functions as a versatile toolkit for environmental response. Primarily, it confers resilience against biotic and abiotic stressors, such as phage predation, evidenced by the diverse CRISPR-Cas systems in RSSC, and interspecific antibiotic competition. Furthermore, it drives host-range expansion and pathogenic specialization. In the RSSC, a significant portion of the accessory genome encodes Type III Secretion System (T3SS) effectors, which enable the pathogen to subvert the immune responses of over 450 plant species. Finally, accessory genes facilitate metabolic diversification, promoting fine-scale niche differentiation in the nutrient-rich yet competitive rhizosphere. In both *Azospirillum* and the RSSC, variable genes allow for the catabolism of diverse root exudates, facilitating coexistence through functional specialization.

The emergence and maintenance of these open pangenomic landscapes are driven by the inherent tension between HGT and gene loss. HGT, mediated by mobile genetic elements (MGEs), is the principal engine of accessory genome expansion. Plasmids are particularly influential; in *Azospirillum*, up to 50% of the genome, including critical loci for nitrogen fixation (*nif*) and phytohormone synthesis, is distributed across large plasmids. Similarly, the RSSC utilizes a bipartite genome structure where a megaplasmid harbors essential virulence factors. Prophages also contribute significant variation, facilitating the saltatory acquisition of adaptive traits in *B. subtilis* and the RSSC.

However, unchecked genomic expansion imposes significant metabolic burdens. Gene loss acts as a critical counterbalance, pruning redundant, deleterious, or energetically costly sequences through deletions or MGE inactivation. This continuous tug-of-war between HGT-mediated acquisition and selection-driven attrition maintains a dynamic equilibrium, enabling both genetic innovation and genomic streamlining.

In conclusion, soil bacterial pangenomes are fluid, adaptive networks rather than static blueprints. The open pangenome structure is a fundamental evolutionary innovation that equips bacteria to navigate environmental heterogeneity and fulfill complex ecological roles. Future research integrating deep metagenomics and long-read sequencing will further elucidate these dynamics within complex microbial communities. Such insights are pivotal for harnessing soil microbial resources for sustainable agriculture, including the design of synthetic microbial consortia and the targeted manipulation of accessory traits for bioremediation and biocontrol.

soil bacteria, pangenome, environmental adaptation, ecological function, horizontal gene transfer

doi: 10.1360/CSB-2025-5959