DOI：10.11766/trxb202510220506 **CSTR：32215.14.trxb202510220506**

许文，张理，张慧，丁骥贤，赵远，马志远，姜美彤，梁玉婷. 根际微生物介导的植物根系细胞壁修饰及其在铝毒耐受中的作用[J]. 土壤学报，2026，63（6）：1819–1829.

XU Wen，ZHANG Li，ZHANG Hui，DING Jixian，ZHAO Yuan，MA Zhiyuan，JIANG Meitong，LIANG Yuting. Interactions Between Rhizosphere Microorganisms and Plant Cell Walls and Their Role in Aluminum Tolerance in Acidic Soils[J]. Acta Pedologica Sinica，2026，63（6）：1819–1829.

根际微生物介导的植物根系细胞壁修饰及其在铝毒耐受中的作用*

许 文[1, 2]，张 理[2, 3, 4]，张 慧[2]，丁骥贤[2]，赵 远[1†]，马志远[2, 3]，姜美彤[2, 3]，梁玉婷[2, 3, 4†]

（1. 常州大学环境科学与工程学院，江苏常州 213164；2. 土壤与农业可持续发展全国重点实验室（中国科学院南京土壤研究所），南京 211135；3. 中国科学院大学南京学院，南京 211135；4. 中国科学院大学，北京 100049）

摘 要：作为植物与微生物互作的重要界面，细胞壁在互作过程中常常发生组成或结构上的变化，这种变化被称为细胞壁修饰。细胞壁修饰不仅影响植物与微生物之间的互作过程，也可能在一定程度上调节植物对酸性土壤中铝毒的耐受性。因此，探讨微生物是否能够通过修饰植物根系细胞壁来减轻铝毒伤害，具有重要的科学意义与应用价值。本文综述了微生物对根系细胞壁的调控机制，重点分析了微生物修饰根系细胞壁的方式及其差异特征，并探讨了这一过程在提升植物酸铝耐受性中的潜在作用位点与调控途径。该综述旨在为深入理解植物-微生物互作机制提供理论参考，并为构建“耐铝作物-功能微生物”协同体系提供新的研究思路。

关键词：酸性土壤；铝毒；植物细胞壁；根际微生物

中图分类号：X172 **文献标志码：**A

Interactions Between Rhizosphere Microorganisms and Plant Cell Walls and Their Role in Aluminum Tolerance in Acidic Soils

XU Wen[1, 2], ZHANG Li[2, 3, 4], ZHANG Hui[2], DING Jixian[2], ZHAO Yuan[1†], MA Zhiyuan[2, 3], JIANG Meitong[2, 3], LIANG Yuting[2, 3, 4†]

(1. *School of Environmental Science and Engineering*, *Changzhou University*, *Changzhou*, *Jiangsu* 213164; 2. *State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture*, *Institute of Soil Science*, *Chinese Academy of Sciences*, *Nanjing* 211135, *China*; 3. *University of Chinese Academy of Sciences*, *Nanjing*, *Nanjing* 211135, *China*, 4. *University of Chinese Academy of Sciences*, *Beijing* 100049, *China*)

Abstract: As a critical interface between plants and microorganisms, the cell wall frequently undergoes compositional or

* 国家重点研发计划（2021YFD1900400）和国家自然科学基金项目（42377121，42425703）资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China（No.2021YFD1900400），and National Natural Science Foundation of China（Nos. 42377121，42425703）

† 通讯作者 Corresponding author，E-mail：ytliang@issas.ac.cn；zhaoyuan12@tsinghua.org.cn

作者简介：许 文（2000—），男，四川达州人，硕士研究生，研究方向为植物-微生物互作。E-mail：xw_sure@yeah.net

收稿日期：2025–10–22；收到修改稿日期：2026–03–14；网络首发日期（www.cnki.net）：2026–04–08

structural alterations during its interactions, a process known as cell wall modification. Such modifications not only influence plant-microbe interactions but also play a regulatory role in enhancing plant tolerance to aluminum toxicity in acidic soils. Therefore, investigating whether microorganisms can alleviate aluminum toxicity through the modulation of plant root cell wall properties holds significant scientific importance and practical application potential. This review summarizes the regulatory mechanisms of microbial action on root cell walls with respect to root cell wall dynamics, focusing on the patterns and characteristics of microbial-induced root cell wall modifications. Furthermore, it discusses potential sites and molecular pathways involved in this process that contribute to improved plant resistance to aluminum toxicity under acidic conditions. The review aims to provide a theoretical foundation for a deeper understanding of plant-microbe interaction mechanisms and to offer novel insights for the development of a synergistic system integrating "aluminum-tolerant crops" with functional microorganisms.

Key words: Acid soil; aluminum toxicity; plant cell wall; rhizosphere microorganisms

酸性土壤通常指 pH 低于 6.5 的土壤，在全球分布广泛，约占耕地和潜在耕地总面积的 40–50%[1]。我国酸性土壤主要集中在南方红黄壤区域和东北地区，约占国土总面积的 32%，且多为主要粮食产区[2]。这些区域水热条件优越，但酸性土壤不利于大部分作物生长，当土壤 pH 低于 5.5 时，原本结合于矿物晶格中的铝会大量释放为离子态游离铝，成为限制作物生长的核心因子之一[3]。游离铝对植物根系具有毒害作用，抑制根系的伸长，阻碍养分吸收，导致植物营养缺乏，降低农作物的品质与产量[4]。

根际微生物（Rhizosphere Microorganisms）是指定殖于植物根际微域环境中的细菌、真菌、古菌等微生物集合体，被称为“植物第二基因组”[5]。其中，植物根际促生菌（Plant Growth-Promoting Rhizobacteria，PGPR）作为一类具有明确促生功能的有益微生物[6]，通过直接与间接机制协同调节植物生长发育。在土壤养分循环方面，根际微生物能够参与氮、磷、钾等关键元素的转化，促进根系环境中的养分循环，提供植物生长所需营养。在应对生物胁迫方面，根际微生物能够通过合成抗生素、溶菌酶等物质以抑制病原菌，帮助植物抵御病害。此外，根际微生物在改善土壤性质方面也发挥了重要作用，如增强土壤团聚体的稳定性，调节土壤 pH，缓解酸胁迫，从而提升植物抗逆性[7–10]。植物与微生物通过物质交换、信号传导与功能互补，协同应对生物与非生物胁迫，维持生存与生态功能稳定性，并共同形成一套紧密的共生韧性机制。

植物细胞壁是支撑和保护细胞的关键结构，也是植物与外界环境沟通、营养运输的重要参与者。根系细胞壁作为植物与根际微生物互作的首要界面，在植物适应酸性土壤过程中发挥核心作用。根际细菌和真菌能与根系细胞壁发生多种互作，显著影响植物的生理功能与环境适应性。微生物通过根系细胞壁界面促进植物对土壤养分的吸收，并增强其抗逆能力。本综述旨在系统解析根际微生物与植物在细胞壁界面上的互作机制，为理解酸性土壤胁迫下的植物-微生物互作提供理论基础。

1 根际微生物对根系细胞壁的修饰机制

1.1 根系细胞壁结构、功能与常见修饰机制

根系细胞壁是构建根系形态、决定根系功能的基础，也是根系与根际环境物质进行交换的首要界面[11]。植物细胞壁由胞间层、初生壁和次生壁三部分组成，主要成分包括纤维素、半纤维素和果胶，并含有少量的糖蛋白和酶类（表 1）。胞间层位于相邻细胞的初生壁之间，主要由果胶组成，起到粘接相邻细胞并提供缓冲作用。初生壁是细胞分裂过程中由原生质体合成的薄层结构，含有纤维素、半纤维素和果胶，具有柔韧性和可扩展性，同时对小分子物质具有渗透性。次生细胞壁是在某些细胞的初生壁内侧形成的坚硬细胞壁结构，结构较厚，由纤维素、半纤维素和木质素组成，主要用于防水和保护细胞[12]。

大量研究表明，植物根系细胞壁是酸性土壤中铝（Al）毒害的主要结合位点[13-14]。Al^{3+}为带正电荷的离子，能够迅速与细胞壁中的负电荷位点结合，主要作用于低甲基化果胶和带有高度官能团端基的半纤维素[15]。植物细胞壁的修饰是植物对环境胁迫

反应的常见机制，通常分为两类：快速反应和长期反应。快速反应是指细胞壁特定组分在特定修饰酶的作用下，细胞壁组分在短时间内发生直接变化[16]（表 1）；长期反应则涉及多个参与细胞壁代谢的基因，在外界环境的激活下，维持植物在胁迫条件下的生长[17]。Eticha 等[18]发现，Al^{3+}与细胞壁的结合量不仅受果胶含量的影响，还与果胶的甲基化程度密切相关：耐铝型玉米的根细胞壁中果胶含量较低且甲基化程度较高，从而降低了果胶与 Al^{3+}的结合能力。Mao 等[19]观察到，在铝胁迫条件下，多个与木质素合成相关的细胞壁修饰基因表达上调，且铝敏感型水稻根部细胞壁中的木质素积累量显著高于耐铝型。这些研究表明，细胞壁的修饰是植物在酸性铝毒胁迫下提升耐受性的关键途径。

表 1　植物细胞壁主要组分及其功能与合成相关酶

Table 1　Functions of main components in plant cell wall and their synthesis-related enzymes

组分 Component	组成 Composition	功能 Function	相关酶 Related Enzymes	参考文献 References
纤维素 Cellulose	由 β-（1，4）- 连接的葡聚糖链组成，形成多尺度纤维	是植物细胞壁的承重聚合物，为细胞提供机械支撑，其微纤丝的取向决定细胞形态发生	由多个纤维素合酶 A（CESA）和其他辅助蛋白组合而成的纤维素合酶复合体（CSC）以 UDP - 葡萄糖为底物，最终形成纤维素微纤丝	[20-21]
半纤维素 Hemicellulose	包括木聚糖、木葡聚糖、甘露聚糖、葡甘露聚糖和 β-（1，3；1，4）- 葡聚糖等，均含 β-（1，4）- 糖基连接的主链，且主链常被多样糖基残基取代	作为交联多糖参与细胞壁结构构建，影响纤维素微纤丝的取向和捆绑；作为信号分子参与调控植物代谢。	主链由纤维素合酶类似蛋白（CSL）合成，多种糖基转移酶（GT）参与侧链的修饰，如葡萄糖醛酸转移酶、木糖基转移酶、半乳糖基转移酶等	[11，22]
果胶 Pectin	以 α-（1，4）- 连接的半乳糖醛酸（GalA）为主链，包括三种结构域：同型半乳糖醛酸（HG）、鼠李半乳糖醛酸 I（RG-I）、鼠李半乳糖醛酸 II（RG-II）	形成凝胶状基质填充在纤维素微纤丝之间，影响细胞壁壁厚、水合度、孔隙率、离子交换能力，其甲基酯化程度影响细胞生长和形态。	由特定糖基转移酶（GT）催化形成主链和侧链，在一系列修饰酶作用下形成功能型果胶，如：果胶甲基转移酶（PMT）、果胶乙酰转移酶（PAE）、果胶甲酯酶（PME）等	[23-24]

1.2　根际微生物对根系细胞壁的修饰机制

土壤中的微生物在附着于植物根系细胞壁时，通常需要通过释放分泌物等方式改变细胞壁的结构，以应对植物的多重防御机制。如图 1 所示，微生物可通过多种途径修饰根系细胞壁，包括：利用碳水化合物活性酶（Carbohydrate-Active Enzymes，CAZymes）来降解植物根系细胞壁；通过分泌植物激素调节植物根系细胞壁结构；以及通过改变根际土壤理化性质间接修饰根系细胞壁等。

在利用碳水化合物活性酶来降解植物细胞壁方面，微生物可通过多种酶降解细胞壁，其中包括糖基水解酶（Glycoside Hydrolases，GH）、多糖裂解酶（Polysaccharide Lyases，PL）、碳水化合物酯酶（Carbohydrate Esterases，CE）和辅助活性酶（Auxiliary Activity Enzymes，AA）[25–27]。例如，根瘤菌等常见的共生细菌，在侵染豆科植物根系时，

依赖分泌细胞壁降解酶（Cell Wall-Degrading Enzymes，CWDEs）。这些酶通常特定作用于果胶、纤维素和半纤维素等细胞壁组分，尤其是 GHs、PLs、CEs，它们是微生物与植物细胞壁交互过程中最常见的几类 CWDEs。GHs 通过内切或外切的方式水解多糖中的糖苷键，生成单糖、寡糖或糖复合物，包括果胶酶（Pectinase）、聚半乳糖醛酸酶（Polygalacturonase）、葡聚糖酶（Glucanase）、纤维素酶（Cellulase）和木葡聚糖酶（Xyloglucanase）[28]。PLs 能够消除酸性多糖中的某些活化糖苷键，产生不饱和寡糖，包括果胶酸酯裂解酶（Pectate Lyase）、果胶酸裂解酶（Pectinesterase Lyase）和寡聚半乳糖醛酸裂解酶（Oligogalacturonate Lyase）。CEs 广泛存在于动植物和微生物中，负责水解和合成酯类，如 PME 和果胶乙酰酯酶（Pectin Acetylesterase）[29]。

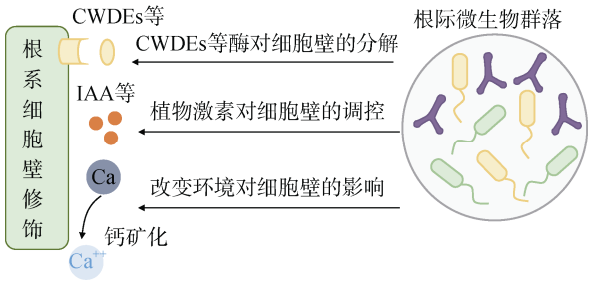

图 1 根际微生物对植物根系细胞壁的修饰机制

Fig. 1 The modification mechanism of rhizosphere microorganisms on the cell walls of plant roots

在分泌植物激素方面，根际微生物能合成和分泌多种植物激素，包括生长素、赤霉素、细胞分裂素、乙烯和脱落酸，这些激素可以调节植物内源激素的平衡，或干扰激素的信号通路，从而调控植物的生长发育，如侧根形成、根伸长和细胞分裂等[30-32]。研究表明，大部分根际促生菌能够合成吲哚-3-乙酸（Indole-3-Acetic Acid，IAA），这是一种已知的生长素，能够通过上调细胞壁修饰蛋白的表达和活性，促进细胞壁松动[33]，进而使得更多根系分泌物进入根系微环境，为微生物提供营养，从而实现根际促生菌与植物的互利共生[34]。

此外，在间接修饰根系细胞壁途径中，根际微生物可通过其代谢作用及分泌有机酸、胞外蛋白等物质，改变根际土壤理化性质，如提高酸性土壤的 pH、增加土壤团聚体的形成、促进矿物质的溶解等，间接修饰根系细胞壁，以及改变植物的生理状态[35]。例如，土壤中的钙通常以难溶形式存在或被吸附在土壤团聚体中，微生物通过风化或溶解作用将其转化为植物易吸收的形式，促进植物对钙的吸收[36]。钙与根系细胞壁中的果胶层的羧基结合，增强果胶的交联程度，既有利于植物生长，也有助于根系细胞壁的耐逆修饰，提升植物的抗逆性[37]。根际微生物还可通过提高酸性土壤的 pH，从而缓解植物遭遇的酸铝胁迫，对根系细胞壁进行适应性修饰，进而促进根系在酸铝胁迫下的生长[10]。

2 不同土壤微生物对根系细胞壁的修饰特征

2.1 病原菌对根系细胞壁的影响

细胞壁是保护植物细胞免受病原菌入侵的第一道防线，既提供了坚固的机械屏障，又参与免疫信号的感知与传导[38]。细胞壁的主要成分——纤维素、半纤维素、果胶、木质素和栓质——通过交联形成高强度网络，使病原菌难以直接穿透；同时，表皮层的蜡质-角质层以及后期的木质化或矿化（如二氧化硅、钙的沉积）进一步提升了细胞壁的硬度和防水性[39]。例如，枯萎病菌（*Fusarium oxysporum*）是典型的土壤传播根系病原菌，能够侵入豆类、番茄等作物的根组织并导致枯萎症状。该真菌在根际通过分泌多种 CWDEs，如纤维素酶、果胶酶和半纤维素酶，破坏植物细胞壁的主要多糖组分，从而实现侵入[40]。当病原菌分泌 CWDEs 试图破坏植物细胞壁时，可能会激活植物的病原相关分子模式触发的免疫（PAMP-Triggered Immunity，PTI），这个过程往往伴随植物根系细胞壁的修饰。具体而言，当植物的细胞壁被微生物的一系列 CWDEs 分解时，产生的内源性分子如低聚糖等，同样也会作为一种免疫激活信号激活 PTI。例如，在拟南芥中，细胞的防御基因能对果胶降解物低聚半乳糖醛酸（Oligogalacturonides，OGs）做出快速的响应并表达，实现及时地抑制病原微生物的生长[41]。

2.2 共生真菌对根系细胞壁的影响

与病原菌通过主动破坏细胞壁屏障以侵入宿主体内的方式不同，根际共生菌的进入往往依赖宿主诱导的细胞壁修饰，从而实现定殖并建立共生关系[42]。其中，丛枝菌根真菌（Arbuscular Mycorrhizal

Fungi，AMF）是最为典型的共生体之一，能够与约 80%的陆生植物形成互作。AMF 依赖宿主提供碳源，协助宿主促进对水分和养分的吸收。研究表明，AMF 定殖显著改变了宿主根系的激素代谢与细胞壁成分，促进 IAA、GA、ETH、ABA、CK 等激素水平升高，并通过上调糖基转移酶等与细胞壁代谢相关的酶，增加根细胞壁中纤维素和半纤维素的积累[43-44]。值得注意的是，细胞壁结构与植物激素合成间存在双向调控关系：植物激素调节细胞壁代谢，而细胞壁组分缺陷亦可反向影响激素合成与信号传导，从而共同参与营养吸收和防御反应[45-46]。

除 AMF 外，根瘤形成同样依赖宿主细胞壁的重塑。根瘤菌分泌的结瘤因子（Nod factor）可被根毛细胞识别，诱导细胞骨架快速重排，导致根毛弯曲并形成局部细胞壁内陷[47]。在卷曲部位，根细胞壁被局部降解并重新合成，形成管状的细胞壁内陷——结构感染线（Infection Thread，IT）[48]。在此过程中，细胞壁发生局部降解与再合成，形成 IT。IT 的延伸伴随着细胞壁材料与胞外基质在尖端的沉积，以及局部细胞壁的持续重塑，使其能够穿过根毛并进入皮层，实现细菌的深入定殖。在根瘤菌感染过程中，果胶酶、半纤维素酶等细胞壁修饰酶的精准定位释放，以及细胞骨架的协同调控，共同构建了机械与信号的双重屏障，为根瘤的形成提供了结构与分子基础[49]。

2.3　其他细菌对根系细胞壁的影响

细菌与根系细胞壁的交互可调控根系细胞壁组分与结构的修饰。短小芽孢杆菌 INR□7（*Bacillus pumilus* INR-7）在小米表皮组织中诱导木质素堆积，形成更厚的次生壁，增强对病原真菌的屏障作用；短小芽孢杆菌 SE34（*Bacillus pumilus* SE34）与枯草杆菌 UMA F6639（*Bacillus subtilis* UMA F6639）处理后，根系木质素水平升高，显著提升对病原真菌的抑制效果[50]。注入荧光假单胞菌 63-28R（*Pseudomonas fluorescence* 63-28R）或恶臭假单胞菌（*Pseudomonas putida*）的根系同样出现木质素累积，进而阻止根腐病原终极腐霉（*Phythium ultimum*）的侵染[50]。此外，巴西固氮螺菌（*Azospirillum brasilense*）通过激活根系过氧化酶，促进酚类底物的聚合，使细胞壁交联度提升，导致根细胞伸长受抑，进而改变根系形态（如侧根增多、主根伸长受阻）[51]。

3　根际促生菌增强植物耐铝的根细胞壁修饰机制

尽管根系细胞壁作为植物-微生物交互的界面越来越受到关注，但现有研究多集中于宿主细胞壁在抵御病原菌侵染或促进共生益生菌定殖中的作用。对于有益根际微生物能否通过修饰根细胞壁来提升植物对酸铝胁迫的抵抗力仍缺乏系统研究。基于前文所述的微生物调控细胞壁的机制，本文总结了根际促生菌在增强根细胞壁耐铝性的潜在作用途径。

3.1　微生物介导根系细胞壁修饰增强植物耐铝性的位点

如图 2 所示，植物细胞壁中的主要多糖，如果胶、半纤维素充当了细胞壁中铝离子（Al^{3+}）的主要结合位点[52]。由于 Al^{3+}带有正电荷，它能与细胞壁上的负电荷结合位点结合，尤其是细胞壁中的低甲基化果胶和具有高度官能化端基的半纤维素部分[15]，这些区域能迅速与 Al^{3+}发生络合反应。研究表明，约 90%的铝在烟草细胞的细胞壁中累积[13]，而在玉米根尖细胞壁中的铝累积量更是超过 85%[14]。一般认为，细胞壁上与铝结合的位点越多，植物对酸铝的耐受能力越弱[53]。这主要是因为结合在植物根系细胞壁上的铝会显著改变细胞壁的化学和物理性质。研究表明，铝胁迫会诱导细胞壁中多糖、木质素和胼胝糖的过度积累，导致细胞壁刚性增强、延展性降低，从而抑制根系的伸长[54]。Van 等[55]的研究发现，铝胁迫可增加南瓜幼苗根细胞壁中果胶、纤维素和半纤维素的含量；Tabuchi 和 Matsumoto[56]、Yang 等[57]分别在小麦和水稻的铝处理实验中观察到根系细胞壁的增厚以及相应成分的积累。过量的多糖在细胞壁中的堆积会影响其正常生理功能，如细胞壁的僵化和增厚[3]。此外，铝的积累还可能干扰细胞壁的正常功能。Al^{3+}能够取代 Ca^{2}□参与细胞壁的交联，进一步加剧细胞壁僵化，抑制细胞的分裂和伸长[58]。由于 Al^{3+}具有特异的化学性质，它与细胞壁的结合会干扰细胞壁蛋白和酶的活性，抑制细胞壁的物理伸展和生理功能，并影响根细胞壁上重要离子的吸附位点，如 K^{+}、Ca^{2+}等[59]。这些效应抑制了植物对水分和矿物质离子的吸收与转运，并对细胞的运输和代谢产生不利影响。

因此，微生物能否通过根际对话，调控根系细胞壁修饰，减少细胞壁中多糖的累积，进而减少细胞壁上的铝结合位点，对提高植物对酸铝的耐受能力具有重要意义。

3.2 微生物通过酶介导的根系细胞壁修饰提高植物耐铝性

根际微生物通过调控一系列酶的活性参与细胞壁的修饰过程，其中木葡聚糖内转糖基酶/水解酶（Xyloglucan Endotransglycosylase/Hydrolase，XTH）和果胶甲酯酶（Pectin Methylesterase，PME）等酶类是植物细胞壁耐铝修饰的主要机制[18, 60]。根际微生物可能通过分泌关键酶类或调控酶活性参与植物根系细胞壁的耐铝修饰（图 2）。

根际微生物可调控 XTH 活性。木葡聚糖作为半纤维素的一种，是植物细胞壁中 Al^{3+}的结合位点之一。在一株假单胞菌（*Pseudomonas* sp. UW4）的基因组中检测到与植物 XTH 同源的 GT-16 基因，提示该菌株具备 XTH 活性，可通过催化木葡聚糖分子的转移与水解，调节木葡聚糖链的断裂与重组，修饰细胞壁中的纤维素-木葡聚糖复合结构[61]。Zhu 等[54]研究发现，XTH31 可促进木葡聚糖在细胞壁中的积累，从而增加 Al^{3+}的结合量；而 XTH31 基因敲除或其表达抑制会减少 Al^{3+}的结合量，并增强植物的耐铝性。因此，通过释放 XTH 酶类，根际微生物可能提高根系细胞壁的耐铝修饰能力。

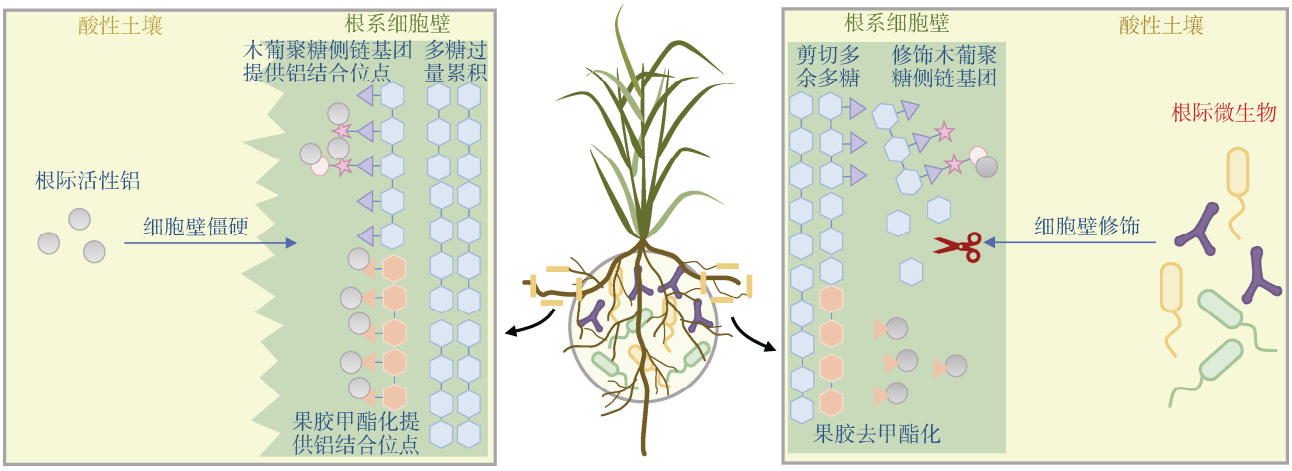

图 2 根际微生物对植物根系细胞壁的潜在耐铝修饰位点

Fig. 2 The potential aluminum-resistant modification sites on the cell walls of plant root by rhizosphere microorganisms

根际微生物可调控 PME 活性。细胞壁中的大部分果胶处于高度甲酯化状态，在 PME 作用下，果胶发生去甲酯化，释放带负电荷的羧基基团与 Al^{3+}结合，从而固定 Al^{3+}[62]。Maron 等[63]在铝胁迫下对玉米转录分析的研究中观察到，铝处理使得铝耐受型和铝敏感型玉米基因型中的 PME 均表达上调，而在铝敏感型基因型中，PME 的表达更为显著。链霉菌属（*Streptomyces* sp.）在根际中表现出丰富的酶活性，包括多种果胶降解酶，且其基因组中常含有 PME 基因，提示其潜在的产酶能力[64]。此外，植物根际的一些芽孢杆菌（*Bacillus* sp.）也被检测到能够产生 PME[65]。这些证据表明，根际微生物可能通过释放 PME 参与植物根系细胞壁的耐铝修饰。

除了上述两种细胞壁修饰酶外，根际微生物还可能通过其他途径参与细胞壁的耐铝修饰。细胞壁遭遇铝毒的主要特征即细胞壁上多糖的过量累积，而根际微生物分泌大量 CWDEs，其底物包括果胶、半纤维素等在内的多种细胞壁多糖[27]。因此，当植物遭遇铝毒时，根际微生物可能通过分解多余的细胞壁多糖组分，直接缓解植物遭遇的酸铝胁迫，恢复根系生长。根际微生物信号激活的植物免疫系统还可能引起植物根系细胞的木质化和胼胝质沉积[66]。木质素强化细胞壁，增强其机械强度和对病原体入侵的抵抗力，同时还在固定有毒金属方面发挥作用，有助于维持根系结构的完整性，增强对盐分和金属毒性的耐受性。

3.3 微生物通过植物激素介导的根系细胞壁修饰提高植物耐铝性

植物激素是调节植物生长发育的次生代谢产

物，可在酸铝胁迫下，直接调节细胞壁修饰酶的活性或基因表达，参与细胞壁结构的动态调整，从而抵御铝毒性[67-68]。微生物可通过调控植物内部的激素信号网络，参与植物生长发育的调节[69]，这一过程可能参与植物细胞壁的耐铝修饰。

根际微生物可能通过调节植物生长素（Auxin，IAA），参与根系细胞壁的耐铝修饰。IAA 是植物体内重要的生长调节因子[70]，能够在酸铝胁迫下调控细胞壁修饰相关基因，如 PME 等[71]，从而缓解根系生长受抑制的现象[40]。部分微生物可以调节植物体内 IAA 水平，从而提高植物对非生物胁迫的耐受能力，如假单胞菌（*Pseudomonas* spp.）、巴西固氮螺菌（*Azospirillum brasilense*）等在不同作物根际均被报道具备 IAA 合成能力，能够促进根系在非生物胁迫下的生长[72-73]。尽管没有直接证据表明根际微生物通过 IAA 对根系细胞壁进行耐铝修饰，但间接证据表明，酸铝胁迫最典型的特征是使细胞壁僵硬从而限制根系生长，而生长素对根系生长发育有直接影响[74]。有大量研究报道根际微生物参与植物的生长素通路调节从而促进植物根系生长，例如芽孢杆菌（*Bacillus* spp.）对马铃薯的生长有积极的促生作用[75]。因此，细菌提供的少量 IAA 可能有效增加植物在酸铝胁迫中根的表面积和长度，提高植物获取土壤养分的能力。

根际微生物可能通过调节脱落酸（Abscisic Acid，ABA），参与根系细胞壁的耐铝修饰。ABA 是植物体内一种重要的应激激素[76]，可通过上调水稻根系中细胞壁耐铝修饰相关基因的表达水平，如 *STAR1* 等的表达来实现耐铝调控[77]。多种根际微生物，如恶臭假单胞菌（*Pseudomonas putida*）等可通过 ABA 的调节，显著改善作物的营养吸收、抗逆性和产量[78]。因此，根际微生物可能通过调节植物体内的 ABA 信号通路对根系细胞壁进行耐铝修饰。

根际微生物可能通过调控赤霉素（Gibberellin，GA）参与根系细胞壁的耐铝修饰。GA 是一种促进植物生长的核心激素[79]，通过调控细胞壁修饰酶的表达与活性以缓解铝毒，例如拟南芥幼苗中的 AtXTH21 和水稻中的 OsXTH8[80-81]。此外，赤霉素还能够通过与其他激素信号的相互作用来缓解铝毒，例如抑制乙烯生物合成基因的表达，减少铝胁迫诱导的乙烯过量合成，间接减少生长素的异常积累，从而维持细胞壁的正常重构[82]。部分根际微生物通过产生 GA 参与植物生长过程，例如，接种产 GA 的鞘氨醇单胞菌 sp. LK11（*Sphingomonas* sp. LK11）的番茄植株在各种生长特性上都有显著提高[83]。

3.4　微生物介导根系细胞壁修饰增强植物耐铝性的其他途径

根际微生物还可能通过其他化合产物对根系细胞壁进行修饰，进而提升植物的耐铝能力。Liu 等[84]在构建合成菌群促进大豆耐铝性的实验过程中发现，合成菌群的参与上调了几种细胞壁修饰相关基因的表达，同时还促进了植物黄酮类化合物的合成，增强了植物对氮的获取，由于 NH_4^+在细胞壁界面能与 Al^{3+}形成竞争关系，从而帮助植物更好地适应铝毒。此外，根际微生物还可通过分泌有机酸（如苹果酸、柠檬酸）或产生外泌多糖（Exopoly Saccharides，EPS），在根细胞壁表面形成络合层，竞争性地阻止 Al^{3+}与细胞壁羧基（主要是果胶、半纤维素）结合[85]。

4　结论与展望

根系细胞壁是植物抵御酸性土壤中铝毒性的首要屏障，其结构和组成的动态变化直接影响植物的酸铝耐受能力。细胞壁的果胶、半纤维素含量与果胶甲酯化程度等理化特性决定了其与铝离子的结合效率，而细胞壁修饰酶进一步调控了细胞壁与铝离子的结合能力。在植物与微生物互作过程中，根际微生物通过分泌有机酸、降解酶和次生代谢物，不仅缓解土壤酸度和铝毒性，还可能诱导植物细胞壁的适应性修饰，从而提升植物微生物共生体系对酸铝胁迫环境的抵抗韧性。在对植物细胞壁的修饰过程中，微生物可能通过释放多糖降解酶释放植物细胞壁中的低聚糖，从而获取碳源。例如，一个细菌群落通过剪切根系细胞壁中的木葡聚糖侧链，释放低聚糖，进一步促进了微生物的生长并形成了正反馈循环[86]。这种双重效应表明，植物与根际微生物群落之间存在互惠关系：微生物不仅通过调控植物的抗逆性来促进自身的定殖和生长，还增强了植物对环境胁迫的适应能力。需要注意的是，根际微生物修饰植物细胞壁的作用对植物铝耐受性的影响并非总是正向的。尽管已有研究普遍认为根际微生物

通过络合 Al^{3+}、调节根际 pH 或诱导植物防御反应来缓解铝毒[10]，但另一方面，某些微生物也可能通过改变根系细胞壁的组成和结构，增加植物对铝的敏感性。由于根系细胞壁是铝离子的主要结合位点，铝离子主要与果胶和半纤维素中的羧基结合。当微生物诱导使果胶含量增加或降低果胶的甲基酯化程度时，细胞壁中可供铝离子结合的负电荷位点将显著增加，从而促进铝离子在细胞壁中的积累。

未来研究需进一步解析微生物效应蛋白与植物细胞壁受体互作的分子机制，尤其是跨界信号传递的协同效应，结合单细胞测序和空间转录组技术，有望揭示根际微环境中细胞壁动态修饰的时空特征。此外，利用基因编辑技术靶向调控细胞壁合成关键基因，构建高效稳定的合成菌群（SynComs）或耐铝植物，将为探索酸性土壤生态修复提供新策略，并为农业实践中的土壤改良和抗逆育种奠定理论基础。

参考文献（References）

[1] Kochian L V, Piñeros M A, Liu J P, et al. Plant adaptation to acid soils: The molecular basis for crop aluminum resistance[J]. Annual Review of Plant Biology, 2015, 66: 571—598.

[2] Zhao X Q, Pan X Z, Ma H Y, et al. Scientific issues and strategies of acid soil use in China[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(5): 1248—1263. [赵学强, 潘贤章, 马海艺, 等. 中国酸性土壤利用的科学问题与策略[J]. 土壤学报, 2023, 60(5): 1248—1263.]

[3] Kochian L V, Hoekenga O A, Pineros M A. How do crop plants tolerate acid soils Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency[J]. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55: 459—493.

[4] Magalhaes J V, Piñeros M A, Maciel L S, et al. Emerging pleiotropic mechanisms underlying aluminum resistance and phosphorus acquisition on acidic soils[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1420.

[5] Rotoni C, Leite M F A, Pijl A, et al. Rhizosphere microbiome response to host genetic variability: A trade-off between bacterial and fungal community assembly[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2022, 98(6): fiac061.

[6] Joseph W, Milton N. Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes[C]. 4th International Conference on Plant Pathogenic Bacteria. Angers, France: INRA, 1978: 879—882.

[7] Edwards J, Johnson C, Santos-Medellín C, et al. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice[J]. PNAS, 2015, 112(8): E911-E920.

[8] 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.

[9] Belimov A A, Shaposhnikov A I, Syrova D S, et al. The role of symbiotic microorganisms, nutrient uptake and rhizosphere bacterial community in response of pea (*Pisum* sativum L.) genotypes to elevated Al concentrations in soil[J]. Plants, 2020, 9(12): 1801.

[10] Liu C Y, Jiang M T, Yuan M M, et al. Root microbiota confers rice resistance to aluminium toxicity and phosphorus deficiency in acidic soils[J]. Nature Food, 2023, 4(10): 912—924.

[11] Cosgrove D J. Structure and growth of plant cell walls[J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology, 2024, 25(5): 340—358.

[12] Cosgrove D J. Growth of the plant cell wall[J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology, 2005, 6(11): 850—861.

[13] Chang Y C, Yamamoto Y, Matsumoto H. Accumulation of aluminium in the cell wall pectin in cultured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) cells treated with a combination of aluminium and iron[J]. Plant, Cell & Environment, 1999, 22(8): 1009—1017.

[14] Wang Y X, Stass A, Horst W J. Apoplastic binding of aluminum is involved in silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in maize[J]. Plant Physiology, 2004, 136(3): 3762—3770.

[15] Blamey F P C. The role of the root cell wall in aluminum toxicity[C]//Plant Nutrient Acquisition. Tokyo: Springer, 2001: 201—226.

[16] Lei L, Singh A, Bashline L, et al. CELLULOSE SYNTHASE INTERACTIVE1 is required for fast recycling of cellulose synthase complexes to the plasma membrane in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2015, 27(10): 2926—2940.

[17] Zhao C Z, Zhang H, Song C P, et al. Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity[J]. The Innovation, 2020, 1(1): 100017.

[18] Eticha D, Stass A, Horst W J. Cell-wall pectin and its degree of methylation in the maize root-apex: Significance for genotypic differences in aluminium resistance[J]. Plant, Cell & Environment, 2005, 28(11): 1410—1420.

[19] Mao C Z, Yi K K, Yang L, et al. Identification of aluminium-regulated genes by cDNA-AFLP in rice (*Oryza sativa* L.): Aluminium-regulated genes for the metabolism of cell wall components[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(394): 137—143.

[20] Endler A, Persson S. Cellulose synthases and synthesis in *Arabidopsis*[J]. Molecular Plant, 2011, 4(2): 199—211.

[21] Malinovsky F G, Fangel J U, Willats W G T. The role of

the cell wall in plant immunity[J]. Frontiers in Plant Science，2014，5：178.

[22] Scheller H V，Ulvskov P. Hemicelluloses[M]. Annual Review of Plant Biology：Vol. 61. Annual Reviews，2010：263—289.

[23] Mohnen D. Pectin structure and biosynthesis[J]. Current Opinion in Plant Biology，2008，11（3）：266—277.

[24] Wolf S，Mouille G，Pelloux J. Homogalacturonan methyl-esterification and plant development[J]. Molecular Plant，2009，2（5）：851—860.

[25] Kubicek C P，Starr T L，Glass N L. Plant cell wall-degrading enzymes and their secretion in plant-pathogenic fungi[J]. Annual Review of Phytopathology，2014，52：427—451.

[26] Zheng A P，Lin R M，Zhang D H，et al. The evolution and pathogenic mechanisms of the rice sheath blight pathogen[J]. Nature Communications，2013，4：1424.

[27] Lombard V，Golaconda Ramulu H，Drula E，et al. The carbohydrate-active enzymes database（CAZy）in 2013[J]. Nucleic Acids Research，2014，42（Database issue）：D490—D495.

[28] Sivaramakrishnan M，Veeraganti Naveen Prakash C，Chandrasekar B. Multifaceted roles of plant glycosyl hydrolases during pathogen infections：More to discover[J]. Planta，2024，259（5）：113.

[29] Biely P. Microbial carbohydrate esterases deacetylating plant polysaccharides[J]. Biotechnology Advances，2012，30（6）：1575—1588.

[30] Atzorn R，Crozier A，Wheeler C T，et al. Production of gibberellins and indole-3-acetic acid by *Rhizobium phaseoli* in relation to nodulation of *Phaseolus vulgaris* roots[J]. Planta，1988，175（4）：532—538.

[31] Joo G J，Kim Y M，Kim J T，et al. Gibberellins-producing rhizobacteria increase endogenous gibberellins content and promote growth of red peppers[J]. Journal of Microbiology，2005，43（6）：510—515.

[32] Lorteau M A，Ferguson B J，Guinel F C. Effects of cytokinin on ethylene production and nodulation in pea（Pisumsativum）cv. Sparkle[J]. Physiologia Plantarum，2001，112（3）：421—428.

[33] Loper J E. Influence of bacterial sources of indole-3-acetic acid on root elongation of sugar beet[J]. Phytopathology，1986，76（4）：386.

[34] Verbon E H，Liberman L M. Beneficial microbes affect endogenous mechanisms controlling root development[J]. Trends in Plant Science，2016，21（3）：218—229.

[35] Philippot L，Chenu C，Kappler A，et al. The interplay between microbial communities and soil properties[J]. Nature Reviews Microbiology，2024，22（4）：226—239.

[36] Bronick C J，Lal R. Soil structure and management：A review[J]. Geoderma，2005，124（1/2）：3—22.

[37] Bush D S. Calcium regulation in plant cells and its role in signaling[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology，1995，46：95—122.

[38] Kumar A S，Lakshmanan V，Caplan J L，et al. Rhizobacteria *Bacillus subtilis* restricts foliar pathogen entry through stomata[J]. The Plant Journal，2012，72（4）：694—706.

[39] Rithesh L. Defense mechanisms and disease resistance in plant-pathogen interactions[J]. Plant Science Archives，2020，5（4）：1—4.

[40] Bani M，Pérez-De-Luque A，Rubiales D，et al. Physical and chemical barriers in root tissues contribute to quantitative resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* in pea[J]. Frontiers in Plant Science，2018，9：199.

[41] Denoux C，Galletti R，Mammarella N，et al. Activation of defense response pathways by OGs and Flg22 elicitors in *Arabidopsis* seedlings[J]. Molecular Plant，2008，1（3）：423—445.

[42] Hu C H，Li H，Tong C L，et al. Integrated transcriptomic and metabolomic analyses reveal the effect of mycorrhizal colonization on trifoliate orange root hair[J]. Scientia Horticulturae，2024，336：113429.

[43] Chen X W，Kang Y，So P S，et al. Arbuscular mycorrhizal fungi increase the proportion of cellulose and hemicellulose in the root stele of vetiver grass[J]. Plant and Soil，2018，425（1）：309—319.

[44] Bacete L，Mélida H，Miedes E，et al. Plant cell wall-mediated immunity：Cell wall changes trigger disease resistance responses[J]. The Plant Journal，2018，93（4）：614—636.

[45] Ramírez V，Pauly M. Genetic dissection of cell wall defects and the strigolactone pathway in *Arabidopsis*[J]. Plant Direct，2019，3（6）：e00149.

[46] Menna A，Dora S，Sancho-Andrés G，et al. A primary cell wall cellulose-dependent defense mechanism against vascular pathogens revealed by time-resolved dual transcriptomics[J]. BMC Biology，2021，19（1）：161.

[47] Zhou N，Li X L，Zheng Z Q，et al. RinRK1 enhances NF receptors accumulation in nanodomain-like structures at root-hair tip[J]. Nature Communications，2024，15：3568.

[48] Tsyganova A and Tsyganov V. Plant Genetic control over infection thread development during legume-rhizobium symbiosis[M]. Symbiosis，2017.

[49] Tsyganova A V，Brewin N J，Tsyganov V E. Structure and development of the legume-rhizobial symbiotic interface in infection threads[J]. Cells，2021，10（5）：1050.

[50] Mmotla K，Sibanyoni N R，Allie F，et al. Exploring the intricacies of plant growth promoting rhizobacteria interactions：An omics review[J]. Annals of Microbiology，2025，75（1）：5.

[51] Zhao H C，Sun N，Huang L，et al. *Azospirillum brasilense* activates peroxidase-mediated cell wall modification to inhibit root cell elongation[J]. iScience，2023，26（7）：

107144.

[52] Brummell D A, Harpster M H. Cell wall metabolism in fruit softening and quality and its manipulation in transgenic plants[J]. Plant Molecular Biology, 2001, 47(1): 311—339.

[53] Yang J L, Zhu X F, Peng Y X, et al. Cell wall hemicellulose contributes significantly to aluminum adsorption and root growth in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2011, 155(4): 1885—1892.

[54] Zhu X F, Shi Y Z, Lei G J, et al. XTH31, encoding an *in vitro* XEH/XET-active enzyme, regulates aluminum sensitivity by modulating *in vivo* XET action, cell wall xyloglucan content, and aluminum binding capacity in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2012, 24(11): 4731—4747.

[55] Van H L, Kuraishi S, Sakurai N. Aluminum-induced rapid root inhibition and changes in cell-wall components of squash seedlings[J]. Plant Physiology, 1994, 106(3): 971—976.

[56] Tabuchi A, Matsumoto H. Changes in cell-wall properties of wheat (*Triticum aestivum*) roots during aluminum-induced growth inhibition[J]. Physiologia Plantarum, 2001, 112(3): 353—358.

[57] Yang J L, Li Y Y, Zhang Y J, et al. Cell wall polysaccharides are specifically involved in the exclusion of aluminum from the rice root apex[J]. Plant Physiology, 2008, 146(2): 602—611.

[58] Poschenrieder C, Gunsé B, Corrales I, et al. A glance into aluminum toxicity and resistance in plants[J]. Science of the Total Environment, 2008, 400(1/2/3): 356—368.

[59] Horst W J, Wang Y X, Eticha D. The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: A review[J]. Annals of Botany, 2010, 106(1): 185—197.

[60] Huang J, He J T, Shan C J, et al. The transcription factor *ANAC053* confers aluminum tolerance *via* regulation of a cell wall modifying gene[J]. Plant Physiology, 2025, 199(1): kiaf308.

[61] Duca D R, Rose D R, Glick B R. Indole acetic acid overproduction transformants of the rhizobacterium *Pseudomonas* sp. UW4[J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2018, 111(9): 1645—1660.

[62] Giovane A, Servillo L, Balestrieri C, et al. Pectin methylesterase inhibitor[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 2004, 1696(2): 245—252.

[63] Maron L G, Kirst M, Mao C Z, et al. Transcriptional profiling of aluminum toxicity and tolerance responses in maize roots[J]. New Phytologist, 2008, 179(1): 116—128.

[64] Vignolle A, Zehl M, Kirkegaard R H, et al. Secondary metabolite biosynthesis potential of *Streptomyces* Spp. from the rhizosphere of *Leontopodium nivale* subsp. alpinum[J]. ACS Omega, 2025, 10(7): 7163—7171.

[65] Balleux G, Höfte M, Arguelles-Arias A, et al. *Bacillus* lipopeptides as key players in rhizosphere chemical ecology[J]. Trends in Microbiology, 2025, 33(1): 80—95.

[66] Yuan Y H, Li J, Ma H C, et al. Salt-tolerant broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) resists salt stress *via* modulation of cell wall biosynthesis and Na+ balance[J]. Land Degradation & Development, 2021, 32(1): 518—532.

[67] Yang Z B, Horst W J. Aluminum-induced inhibition of root growth: Roles of cell wall assembly, structure, and function[M]//Aluminum Stress Adaptation in Plants. Cham: Springer International Publishing, 2015: 253—274.

[68] Fan W, Xu J M, Wu P, et al. Alleviation by abscisic acid of Al toxicity in rice bean is not associated with citrate efflux but depends on ABI5-mediated signal transduction pathways[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2019, 61(2): 140—154.

[69] Wang F Y, Zhang H Q, Liu H W, et al. Combating wheat yellow mosaic virus through microbial interactions and hormone pathway modulations[J]. Microbiome, 2024, 12(1): 200.

[70] Larsen P B, Cancel J, Rounds M, et al. Arabidopsis ALS1 encodes a root tip and stele localized half type ABC transporter required for root growth in an aluminum toxic environment[J]. Planta, 2007, 225(6): 1447—1458.

[71] Wang S Y, Yuan S L, Su L T, et al. Aluminum toxicity in alfalfa (*Medicago sativa*) is alleviated by exogenous foliar IAA inducing reduction of Al accumulation in cell wall[J]. Environmental and Experimental Botany, 2017, 139: 1—13.

[72] Ganusova E E, Banerjee I, Seats T, et al. Indole-3-acetic acid (IAA) protects *Azospirillum brasilense* from indole-induced stress[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2025, 91(4): e02384—e02324.

[73] Khoso M A, Wagan S, Alam I, et al. Impact of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on plant nutrition and root characteristics: Current perspective[J]. Plant Stress, 2024, 11: 100341.

[74] Anfang M, Shani E. Transport mechanisms of plant hormones[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2021, 63: 102055.

[75] Ahmed A, Hasnain S. Auxin-producing *Bacillus* sp. Auxin quantification and effect on the growth of *Solanum tuberosum*[J]. Pure and Applied Chemistry, 2010, 82(1): 313—319.

[76] Reyna-Llorens I, Corrales I, Poschenrieder C, et al. Both aluminum and ABA induce the expression of an *ABC*-like transporter gene (FeALS3) in the Al-tolerant species *Fagopyrum esculentum*[J]. Environmental and Experimental

Botany，2015，111：74—82.

[77] Arenhart R A，De Lima J C，Pedron M，et al. Involvement of ASR genes in aluminium tolerance mechanisms in rice[J]. Plant，Cell & Environment，2013，36(1)：52—67.

[78] Hakim S，Naqqash T，Nawaz M S，et al. Rhizosphere engineering with plant growth-promoting microorganisms for agriculture and ecological sustainability[J]. Frontiers in Sustainable Food Systems，2021，5：617157.

[79] Farooq M，Wahid A，Kobayashi N，et al. Plant drought stress：Effects，mechanisms and management[M]//Sustainable Agriculture. Dordrecht：Springer Netherlands，2009：153—188.

[80] Liu Y B，Lu S M，Zhang J F，et al. A xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase involves in growth of primary root and alters the deposition of cellulose in *Arabidopsis*[J]. Planta，2007，226 (6)：1547—1560.

[81] Jan A，Yang G X，Nakamura H，et al. Characterization of a xyloglucan endotransglucosylase gene that is up-regulated by gibberellin in rice[J]. Plant Physiology，2004，136 (3)：3670—3681.

[82] Altamura M M，Piacentini D，Della Rovere F，et al. Plastid dynamism integrates development and environment[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2024，213：108813.

[83] Khan A L，Waqas M，Kang S M，et al. Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth[J]. Journal of Microbiology，2014，52 (8)：689—695.

[84] Liu L R，Cheng L，Liu K，et al. Transgenic soybean of GsMYB10 shapes rhizosphere microbes to promote resistance to aluminum (Al) toxicity[J]. Journal of Hazardous Materials，2023，455：131621.

[85] Cheng L，Liu Q，Nian H，et al. Microbial enhancement of plant aluminum tolerance[J]. Biology and Fertility of Soils，2025，61 (6)：985—997.

[86] Zhang L，Jiang M T，Yuan M M，et al. Bacterial modification of the root cell wall facilitates rice aluminum resistance in acidic soils[J]. Cell Reports，2025，44 (12)：116597.

（**责任编辑**：檀满枝）