

植物根鞘的建成机制与功能及其在水稻生产中的应用

贾梅杰^{1,2} 陈浩田^{1,2} 钟笑涵^{1,2} 王伟露^{1,2} 张伟杨^{1,2,*}

(¹ 扬州大学 农学院/江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室, 江苏 扬州 225009; ² 扬州大学/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009; *通信作者, email: wyz@yzu.edu.cn)

Formation Mechanisms and Functions of Plant Rhizosheath and Its Application in Rice Production

JIA Meijie^{1,2}, CHEN Haotian^{1,2}, ZHONG Xiaohan^{1,2}, WANG Weilu^{1,2}, ZHANG Weiyang^{1,2,*}

(¹ Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology / Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology/Agricultural College of Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; ² Jiangsu Co-innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops/Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; * Corresponding author, email: wyz@yzu.edu.cn)

Abstract: The rhizosheath is a sheath-like complex formed through the adhesion of root exudates and root hairs, especially in the root hair zone, to surrounding soil particles, microorganisms, and organic matter. It serves to protect root tips, enrich and activate rhizosphere nutrients, and enhance plant nutrient uptake. Its formation is influenced by both biological factors (e.g., rhizosphere microorganisms) and abiotic factors (e.g., soil texture, moisture, and nutrient status). In rice production, the rhizosheath holds potential for improving nutrient absorption and use efficiency, enhancing stress adaptation, and optimizing the rhizosphere microenvironment. Therefore, in-depth research on the formation mechanism of the rice rhizosheath and its intrinsic links with nutrient acquisition, environmental responses, and yield formation is of great significance for elucidating its functional role in rice growth and for promoting innovations in genetic improvement and cultivation management.

Keywords: rhizosheath; formation mechanism; function and applications; rice

摘 要: 植物根鞘是根系(尤其根毛区)表面通过分泌物和根毛的黏附作用, 与周围土壤颗粒、微生物及有机质结合形成的鞘状复合体, 具有保护根尖、富集和活化根际养分、增强植物养分吸收能力等功能; 其建成受生物因素(如根际微生物)和非生物因素(如土壤质地、水分及养分状况)影响, 在水稻生产中具有提高养分吸收与利用效率、增强逆境适应能力、改善根际微环境等应用潜力。因此, 深入研究水稻根鞘建成机制及其与养分吸收、环境响应以及产量形成的内在关系, 对于阐明根鞘在水稻生长中的作用机理、推动水稻遗传改良和栽培管理创新具有十分重要的意义。

关键词: 根鞘; 建成机制; 功能与应用; 水稻

水稻是中国最重要的粮食作物之一, 其产量和品质对中国乃至全球粮食安全具有重要影响^[1]。然而, 随着全球气候变化日益严峻, 水稻生产过程中常遭遇各种逆境胁迫, 干旱胁迫是影响水稻生长的主要因素之一, 尤其在一些水资源紧缺的地区, 干旱导致水稻的水分供给不足, 影响根系发育和水分吸收, 从而显著降低水稻产量^[2]。但干旱有助于植物根部最外层的根尖部位形成一种保护性组织——根鞘^[3]。近年来的研究发现, 根鞘不仅是植物与

外界环境接触的第一线防御屏障, 还通过感知外界的逆境信号, 及时有效地为根系提供保护, 同时也参与根系生长和发育的调控, 增强植物对逆境的适应性^[4]。尽管已有大量关于水稻根系和抗逆境胁迫的研究, 但针对水稻根鞘在抗逆方面的研究较为薄弱。鉴于根鞘在根系保护、逆境感知和适应性调节中的重要作用, 深入研究根鞘如何响应不同类型的逆境胁迫, 并探讨其分子机制, 对于促进水稻生长发育, 提高水稻抗逆性, 尤其在面临干旱压力和营

收稿日期: 2025-05-15; 修改稿收到日期: 2025-11-28。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(32372214); 江苏高校优势学科建设工程项目(PAPD); 扬州大学高端人才支持计划资助项目; 2025 年江苏省研究生实践创新计划资助项目(SJCX25-2346)。

养缺乏时提高作物生产力具有重要的理论价值和实际意义。

1 根鞘定义与特点

1.1 根鞘的定义

根鞘(rhizosheath)于 1887 年在埃及和北非的禾本科植物中首次被发现并定义,是由根冠黏液黏结土壤颗粒在根表形成的土鞘^[5]。由于研究的局限性,普遍认为根鞘仅存在于禾本科植物。随着研究的深入,有学者在对小麦^[6]、大麦^[6]、黑麦^[7]、玉米^[8]、高粱^[9]等谷物物种和其他单子叶植物的研究过程中,也发现了根鞘的存在。目前,关于根鞘的研究主要集中在其结构、建成及功能等方面,因此有学者将其定义为根际土壤颗粒与根系和根际微生物分泌的黏液及根毛间相互胶结、缠绕形成的紧紧附着在植物根系表面的鞘状土壤^[10]。

但根鞘土壤与根际土壤不同,根际土壤包括不同程度附着在根表面的土壤(图 1)。根际土和根鞘是根系与土壤系统中两个不同的部分,具有显著的形态、组织学和生物化学差异。根际土壤通常被定义为受植物根部活动及其共生微生物影响的土壤区域。而根鞘则是挖掘出根部,通过摇晃分离附着在根部的非根鞘土壤后,紧贴根表面的根际土壤部分^[11]。根鞘土壤比根际土壤更为紧实和稳定,其直径通常在 1 mm 甚至更小,而根际土的直径可能达到 10 mm 左右^[6]。根鞘的主要成分是根毛和黏液,富含根和微生物分泌物,还有广泛的土壤微生物及其

活动产生的物质,因此在生物化学上比根际土壤更加活跃^[12]。

1.2 根鞘的特点

根鞘在物理、生物及生态学等方面上均表现出显著特点。在物理学上,由于根鞘通过黏液和多糖物质黏结土壤颗粒,形成稳定的结构,进而减少水分流失,使根鞘的土壤含水量通常高于非根鞘土壤,同时根鞘的土壤孔隙度较高,通气性较好,更有利于根系的生长和呼吸^[15]。其次,由于根系分泌物和微生物的相互作用,促进了根鞘内土壤团聚体的形成^[14]。这主要是由于根系分泌物和微生物代谢产物的积累,根鞘土壤的有机质、全氮、速效磷和速效钾含量较高^[16,17]。此外,根鞘的土壤 pH 值通常较为稳定,变化范围较小^[17]。在生物学特性方面,根鞘中的土壤微生物群落功能多样性显著高于非根鞘土壤,进而为微生物提供了丰富的碳源和适宜的生存环境,促进了微生物的生长和代谢^[18]。根鞘中的微生物主要依赖植物根系分泌的羧酸、糖类和聚合物作为碳源,与非根鞘土壤相比通常表现出较高的功能多样性。在生态功能方面,根鞘具有显著的保水和保肥能力,能够有效减少营养流失,从而有效增强植物对干旱、盐碱等逆境的适应能力^[17,18]。

2 根鞘形成的驱动因素

根鞘的形成过程较为复杂,受到许多因素的影响,包括根毛的长度和密度,黏液、微生物、土壤理化性质及遗传因素^[19]。根鞘的形成过程是植株根

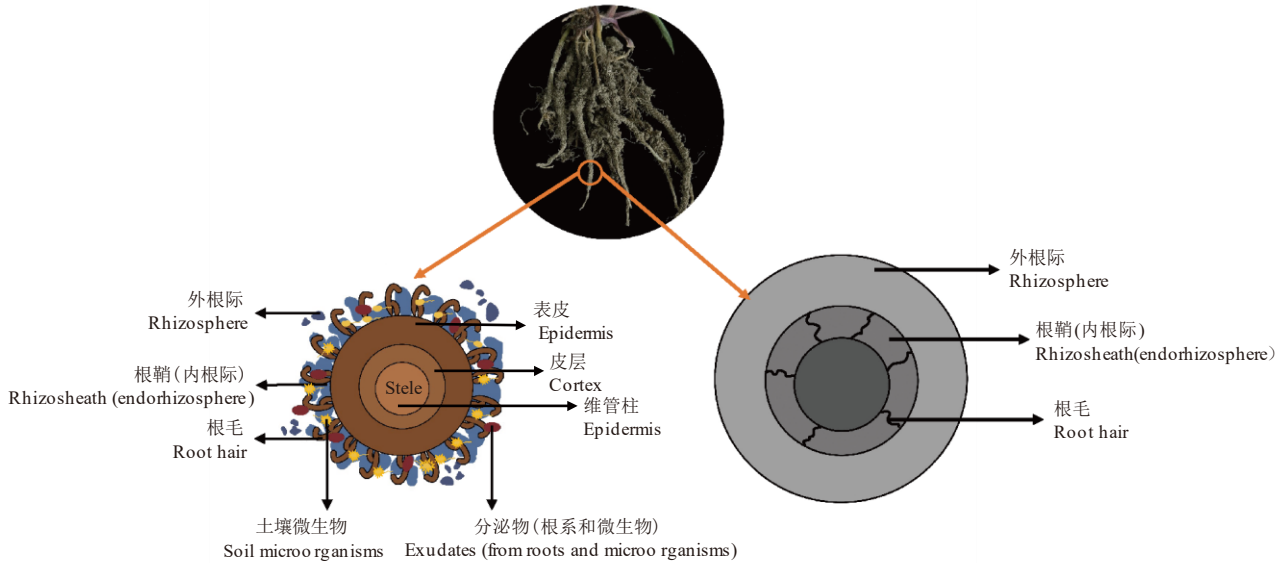


图 1 根鞘示意图^[13] (略有修改)
Fig. 1. Schematic diagram of rhizosphere^[13] (Slightly revised)

系驱动的物理过程(根毛和相关菌丝体对土壤颗粒的物理结合)和化学过程(根系分泌物和微生物分泌物的黏合作用导致矿物颗粒的结合)相互作用的结果^[15]。

2.1 植物相关因素

2.1.1 根毛

根系特征(根系形态、根毛长度与密度、根际沉积及黏液分泌等)对根鞘形成影响具有重要作用。其中,根毛作为根表皮细胞的管状突起,不仅是吸收水分和养分的“主力”,在根鞘形成中作用也较为突出:其通过增加根土界面的接触面积,使土壤颗粒更易附着在根表面,进而为根鞘的形成提供了物理框架^[19]。有学者认为较长的根毛可能更有利于形成根鞘,在一定程度上根毛长度决定了根鞘的径向范围^[20]。也有学者发现不同作物根鞘大小与根毛长度相关性不一,如小麦、豇豆等物种根鞘大小与根毛长度呈显著正相关^[20,21];大麦、玉米等物种根毛显著促进根鞘形成,其中大麦根毛贡献最大,使根鞘形成量增加近 4 倍^[22];且适度干旱下水稻根毛缺失突变体 *expa17* 和 *rhl1-1* 根鞘形成量远低于野生型水稻,证明了根毛在水稻根鞘的建成中发挥重要作用^[16]。但也有研究显示大麦和鹰嘴豆的根鞘大小与根毛长度相关性不显著^[6,23]。

根毛在根鞘的形成过程中是否有关键作用也曾存在争议,因为有学者在无根毛突变体中也观察到了根鞘的存在,甚至在有根毛存在的情况下也不一定观察到根鞘^[22]。因此有学者对根毛长度与根鞘建成的影响进行了更多的定量研究,发现根毛长度和根鞘重量之间的关系随着土壤颗粒尺寸的增加而变弱^[23]。后有研究指出,在多种植物中,根毛长度小于 0.28 mm 时,其长度是决定根鞘尺寸和稳定性的关键,若没有根毛或根毛长度超过 0.28 mm,黏液及其他根系特性如根毛卷曲程度、密度、黏液产生及与土壤微生物的潜在关系等则可能成为主导因素^[12,14]。同时也有研究证明了根毛长度和密度与根鞘发育之间的直接关系,根毛更长、更密的根上形成的根鞘更大,根毛较短、较疏的根上形成根鞘较短,且根毛在根鞘发育中起着核心作用,为土壤颗粒提供锚点^[22]。但对于根毛密度和扭曲程度对根鞘的影响机制还不明确,仍需要进一步探索。

2.1.2 根系黏液

相较于根毛对土壤颗粒的物理黏附作用,根系分泌的黏液对土壤颗粒的结合力可能更为强大^[19]。黏液主要存在于根鞘上被根毛紧紧缠绕的土壤颗粒表面,多由多糖、蛋白质和脂质组成^[24]。黏液中的有机物质含量越多,尤其是多糖越多,根鞘就越

明显^[19,25]。因此,在根鞘形成过程中,黏液的贡献可能占据主导地位。根鞘中的黏液主要来源于根系分泌的黏液和微生物黏液^[24]。有学者发现,根冠黏液的黏附作用主要是通过自身中性糖的羟基与土壤颗粒之间的氢键形成的^[15]。但不同作物根系分泌的黏液成分上存在差异,从而导致不同作物的根与土壤结合能力不同,对根鞘建成的影响也不同^[26]。

此外,有学者发现无根毛突变体中黏液浓度变化补偿了部分根毛功能缺失,使黏性更显著,形成稳定根鞘^[27]。相同浓度下奇亚籽黏液浓度高于亚麻籽,对根鞘形成影响显著,推测黏液浓度与根鞘形成能力正相关^[27]。土壤落干条件下,根鞘形成与黏液浓度紧密相关,低黏液浓度时,发生扩散作用使化合物分散,仅形成薄弱根鞘层^[28];中等浓度时,根鞘形成达最大,体积大、结构连贯,形成量约是其他浓度的 10 倍,增加水分供给时峰值向更高浓度移动,聚合物被稀释到最佳浓度^[15,29]。而当黏液浓度进一步升高时,根鞘的形成量又会呈现下降趋势^[30]。然而,根系及微生物来源的黏液在组成与数量因物种和环境条件而异,不同植物根系结合土壤颗粒能力不同,导致根鞘结构差异显著。因此,研究黏液成分对根鞘形成与发展的贡献,有助于进一步明晰根鞘构建机制。

2.1.3 遗传因素

遗传因素对作物根鞘建成起决定性调控作用,其通过特定基因表达、激素信号网络等机制,调控根系分泌物合成、根毛发育及土壤颗粒黏结效率,进而影响根鞘的结构与功能^[25]。有研究发现,珍珠粟根部附着土壤的聚集受 12 个潜在的数量性状基因座(QTL)调控,这些 QTL 通过对根系分泌物进行复杂的遗传调控,间接影响根鞘的结构形成过程^[17]。此外,在酸性土壤中,小麦根鞘的形成受多个基因位点共同调控,其中 5 个主要的 QTL 贡献了超过 60% 的总遗传方差^[31]。*TaALMT1*(铝激活的苹果酸转运蛋白)通过分泌苹果酸参与根鞘形成,从而增强抗铝性并保护根系;相比之下,对铝胁迫敏感的品种,其根鞘生物量及小麦根系发育均受到显著抑制^[20]。有研究发现,植物可以通过转录因子介导的信号调节根毛伸长,例如 *bHLH* 转录因子可能通过调控小麦根毛的发育进而促进小麦根鞘的形成^[32]。干旱胁迫下,水稻 *OsRBOHE* 基因突变会严重影响根毛发育,导致根毛长度降低 90%、密度降低 50%;同时,该基因敲除突变体的根鞘重量仅为野生型的 30%,表明根毛基因缺失显著减少根鞘形成,影响其重量和质量^[33]。研究表明,根鞘形成依

赖于 *OsPIN2* 介导的生长素外排: 在土壤适度落干条件下接种印度梨形孢后, *OsPIN2* 相对表达量显著增加, 而添加生长素外排抑制剂处理会导致根毛变短、总根鞘土壤干质量及比根鞘土壤干质量显著降低, 且 *OsPIN2* 突变体中接种 *P. indica* 无法增加根鞘形成, 由此可见, *OsPIN2* 介导的生长素转运对根鞘形成至关重要^[10]。然而, 当前研究多聚焦于根毛发育相关基因的调控作用, 对于激素信号(如生长素、细胞分裂素)如何通过分子通路调控根系分泌物合成, 以及植物黏液(如黏多糖)的生物合成基因如何参与根鞘黏结过程等分子机理, 仍缺乏系统解析, 这是未来完善根鞘形成分子调控网络的关键方向。

2.2 土壤相关因素

根鞘是植物根系在适度干旱环境中形成的一种重要适应性结构, 根鞘的形成与土壤质地^[17]、水分含量及其动态变化^[31]、有机质含量及养分有效性的调控以及土壤微生物群落等一系列土壤因素密切相关^[34]。

2.2.1 土壤质地

土壤质地是影响根鞘的重要因素。有研究发现, 沙含量较高(80%)的土壤中根鞘形成量显著多于沙含量较低(30%)的土壤。例如, 相较于壤土, 大麦在粗质地沙质壤土(容重 1.2 g/cm³)中根鞘生物量显著增加, 其干质量可达前者的 3 倍左右^[35]。土壤质地显著影响土壤团聚体的形成、稳定性和粒径分布。因此, 土壤团聚体的结构特性在根鞘发育过程中具有重要作用, 表现在土壤中 0.25 mm 级土壤团聚体比例高时, 根鞘厚度相应增加^[36]。有研究表明, 干湿交替增强了土壤团聚体的稳定性, 进而促进了水稻根鞘的形成^[10]。然而, 土壤团聚体的大小、稳定性和分布状况可调控土壤孔隙度及其分布特性。土壤孔隙度对根鞘的形成也有一定影响, 孔隙度直接影响土壤的透气性、排水性、保水性及养分保持能力, 进而影响植物根系生长和微生物活动。有研究发现, 在孔隙度较低的沙质土壤中生长的根系有更多的根毛和更明显的根鞘^[35]。此外, 根系分泌物会改变根附近土壤颗粒的大小, 促使黏附在根上的土壤颗粒收缩(根鞘的形成)。因此, 土壤对根鞘的形成影响主要依赖于其物理和化学特性的相互作用。

2.2.2 土壤水分与养分含量

此外, 根鞘的形成及其稳定性还受土壤水分与养分含量的影响。有研究发现, 对于某些草本植物而言, 在土壤落干情况下, 其根鞘的大小大约是湿润土壤中根鞘大小的 3 倍^[22]。但土壤含水量并非越

低越好, 有学者发现低土壤含水量会使土壤水分匮乏、黏性和凝聚力降低, 无法让土壤颗粒有效黏附于根表面, 导致根鞘体积小且发育不完善; 高土壤含水量环境下, 根鞘形成也会受抑制, 因为过量水分易引发水浸或饱和状态, 充斥孔隙使根表与土壤颗粒隔绝, 阻碍二者黏附及相互作用, 妨碍根鞘发育形成^[20]。因此, 有学者测量水分含量对根鞘发育影响, 报告显示水分含量为 10%~14%(W/W)时可诱导根毛增生及促进黏液分泌, 增强根-土界面黏附^[29, 37]。此外, 土壤营养物质缺乏或富集对根鞘形成影响显著, 主要通过影响植物生长改变根系及其分泌物组成和数量^[37]。有研究发现, 根际土壤钙能促进有机酸形成黏液, 通过与钙特定交联作用增强土壤与根界面黏附程度, 增加根鞘稳定性, 根系分泌有机酸可刺激固氮微生物活性, 直接影响根鞘形成和大小, 同时减少根部对无机氮吸收^[27, 38]。

2.3 土壤微生物

有研究表明, 根鞘土壤中特定微生物群落的丰度比其他土壤中的高, 根鞘土壤微生物可通过刺激植物根系分泌更多黏液以促进根鞘形成, 还能分解并利用土壤有机质进而形成根鞘^[39]。如某些细菌(如黄杆菌、类芽孢杆菌)通过影响土壤结构, 促进大麦根鞘建成^[34]。此外, 许多细菌属通过释放胞外多糖(EPS)来促进根鞘建成, 有研究发现, 接种产生 EPS 的细菌可以显著增强根鞘形成, 能够增加土壤团聚和持水, 从而缓解干旱压力并促进植物生长^[34]。细菌诱变产生的特异性微生物对根鞘发育也具有调控作用^[40]。研究发现, 用含氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)脱氨酶的阴沟肠杆菌 G3 接种水稻后根鞘形成量较其 ACC 脱氨酶缺失突变体几乎翻倍, 其主要可能通过诱导更长根毛、以物理缠绕土壤的方式促进根鞘发育^[41]。此外, 微生物菌根真菌也通过两种机制对根鞘的形成起到促进作用: 1) 真菌菌丝通过机械或化学分泌将土壤颗粒相互黏结并与根表结合; 2) 在干旱条件下, 它们改善植物对水分和养分的获取, 从而促进地上和地下部分的生长与发育, 并增强根系分泌物的产生, 以及增加植物根表的细菌积累, 细菌还可反过来通过刺激植物来源的酶活性来促进根鞘形成。

3 根鞘的功能

根鞘作为植物根系的重要保护结构, 在维持植物生长及适应环境过程中具有多重功能。其不仅通过形成物理屏障为根系提供防护作用^[34], 还在增强

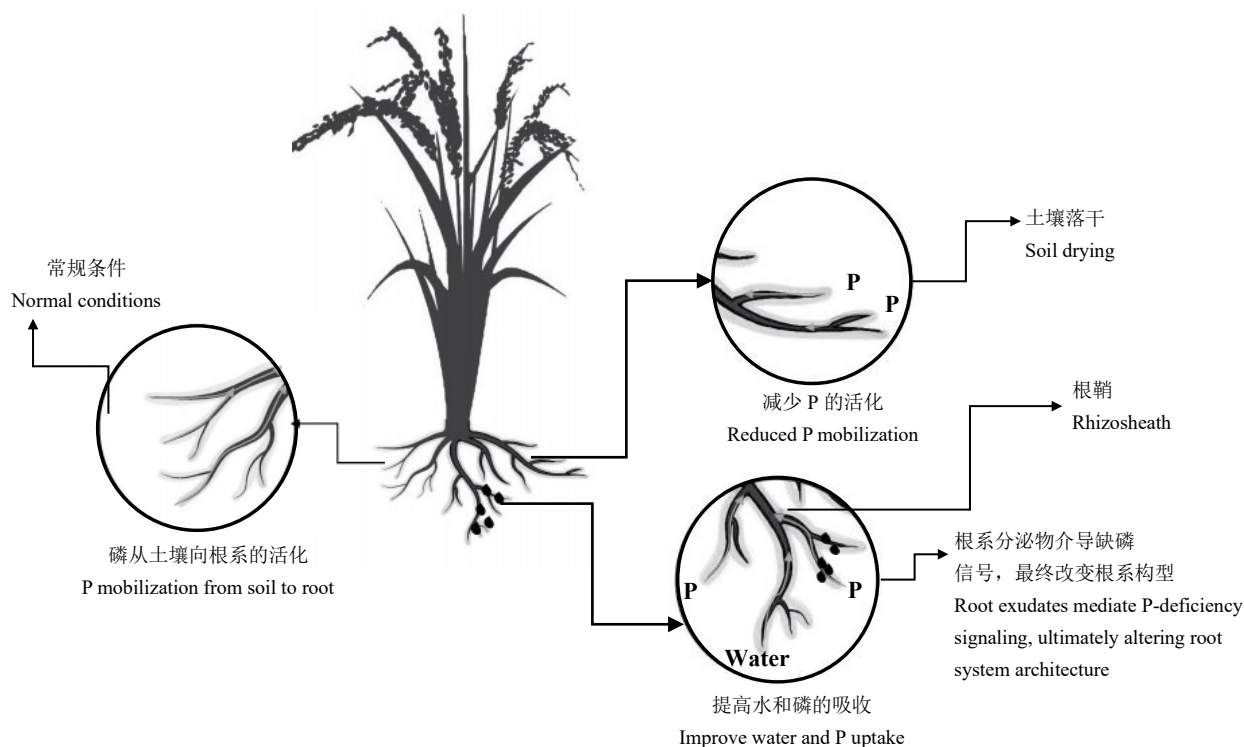


图 2 根鞘的功能

Fig. 2. Function of the rhizosheath

植物抗逆性及促进养分高效吸收等生理过程中发挥关键调控作用(图 2)。

3.1 抗逆性

3.1.1 抗旱性

根鞘的形成是植物应对干旱的特殊方式, 被视为提高植物耐旱性的适应机制, 并在干旱条件下保护植物根系^[21, 25]。研究发现, 根鞘中土壤水分含量明显高于周围土壤, 且在干旱胁迫条件下根鞘质量和大麦的生长呈正相关^[34]。有研究发现土壤适度落干条件下, 植物通过增加根毛长度和密度来扩大根系与土壤的接触面积, 这有助于根系与土壤信息交流及水分和养分的交换, 对植物忍耐干旱逆境胁迫尤为重要^[42, 43]。根鞘的形成可以显著改善其所在微生境的土壤条件, 促使根系分泌物及微生物黏液发生综合作用, 从而使根鞘含水量升高, 有助于植物在干旱条件下维持水分供应, 提高根鞘的保水能力^[43]。此外, 根鞘有助于在干旱条件下保持植物组织细胞中脂质和膜的完整性, 并且不会妨碍植物根系对周围土壤水分变化的感知, 同时还能够保护根尖区域, 避免因土壤过度干旱而导致的脱水和损伤^[44]。

相较于依靠其蓄水功能根鞘更可能是通过减少自身对水流的阻力, 加快吸水速率, 提高植物的抗旱性^[45]。干旱使植物根系与土壤之间形成空气间隙, 导致水分吸收效率降低并增加根部吸水的阻

力。但根鞘中的黏液能够填充这些空气间隙, 使土壤颗粒紧密附着于根表, 保持较高水力传导性与液体连通性, 从而保持最佳的土壤湿度, 增强根土之间的水力连接, 提高水分吸收效率, 进而提高植物的耐旱性^[30]。此外, 有研究发现具有较大根鞘的小麦在面对干旱胁迫时能够维持较高的蒸腾速率, 显示出更强的生存能力和适应性^[45]。在持续干旱条件下, 植物会增强其根鞘的厚度, 进而刺激黏液的产生来增强水分渗透^[22, 25, 38]。由此可见, 根鞘的抗旱作用始于维持根与土壤间的接触, 进而保护根系, 最终实现持续吸水、维持代谢及生长发育, 整个过程中各个环节相互关联, 对提高植物抗旱性意义重大。

3.1.2 抗毒性和抗盐碱性

植物根鞘通过物理屏障、化学调控及微生物协同作用, 在抗毒(如重金属、有机污染物)和抗盐碱胁迫中发挥关键功能。抗毒方面, 根鞘黏附的土壤颗粒和分泌的多糖类物质可吸附或固定有毒物质, 降低其生物有效性^[46]。研究表明, 小麦根鞘形成能力与其对酸性土壤中铝毒性的抗性密切相关, 如具有较大根鞘的小麦基因型表现出更强的铝胁迫耐受性, 其枝条中铝浓度显著低于根鞘较小的基因型, 且能在根表面富集更多铝离子^[47]。*TaALMT1* 基因编码的转运蛋白通过促进苹果酸外排螯合铝离子,

保护根系, 促进根毛发育及酸性土壤根鞘形成^[39]。此外有学者发现, 番茄根鞘与根际中细菌数量与多样性不同, 其根鞘中的微生物组会使氨氧化速率降低, 有助于控制环境污染物^[48]。但目前关于根鞘控制环境污染物潜在机制的知识有限, 未来可加强该领域研究。

盐胁迫对作物产量产生不利影响, 但植物根际微生物被认为可以提高植物耐盐胁迫的能力^[49]。植物根际促生菌可能是通过在根表面定植, 形成更多生物膜来提高植物对盐碱的耐受性^[50]。有研究发现, 接种产胞外多糖的细菌可以促进小麦根鞘形成, 并减少盐胁迫下根和茎中钙离子和钠离子的含量, 推测可能是因为其根部提供了一层保护, 从而减轻了根系中的盐胁迫。此外, 菌根通过改善土壤环境, 可提高土壤酶活性并增加微生物数量, 进而增强植物对盐胁迫的抵抗能力^[51]。

3.2 养分吸收

3.2.1 氮吸收

土壤中氮循环主要是氨化作用、硝化作用、氮固定和脱氮。根鞘在植物获取氮的过程中也发挥着重要作用, 其结构和功能特性直接影响根系对氮的吸收和利用效率。研究表明, 与周围土壤相比, 根鞘中的微生物种类和数量显著较高, 且含氮量也更为丰富^[52]。有学者发现沙漠草根鞘微生物中存在种类和数量较为丰富的固氮菌^[52]。后有研究发现, 根鞘中固氮细菌的多样性和丰富度都高于非根鞘土壤, 主要包括巨大芽孢杆菌、短小芽孢杆菌、多黏芽孢杆菌、软化芽孢杆菌、环状芽孢杆菌和地衣芽孢杆菌等^[14]。同时, 根鞘也是氮矿化增加的主要场所, 这表明根鞘在植物氮素循环和吸收中具有重要作用^[42]。对于具有根鞘的豆科植物, 根分泌物释放的有机酸可以刺激固氮微生物的活性并减少根对无机氮的吸收^[38]。此外, 在干旱和低氮胁迫下, 花生根部根鞘数量减少, 但鞘脂单胞菌目和科的细菌数量增加, 这可能对花生抵御氮胁迫有所帮助^[53]。此外, 有研究发现某些植物根鞘随氮添加量升高呈现扩张趋势, 且其根鞘扩张与地上生物量变化呈显著正相关^[54]。目前, 关于根鞘在促进氮吸收方面的研究较少, 在钾元素方面的研究更为匮乏。可见, 根鞘对营养元素吸收的研究还不全面, 应结合不同作物的根系特性与土壤养分形态差异展开系统探究, 揭示其在土壤环境中对多元营养元素的协同调控机制。

3.2.2 磷吸收

磷是植物生长发育所必需的一种大量营养元

素, 其在土壤中的扩散率较低, 磷的生物有效性较低, 导致植物对其吸收和利用效率较差^[51, 55]。因此, 磷元素在植物根系中尤其是在养分吸收和抗逆性方面, 具有重要意义。已有学者发现, 根鞘的形成有助于作物对营养物质的吸收^[15, 39]。根鞘通过多种机制提高植物对磷的利用效率, 包括化学特性的改变、微生物群落的促进, 以及在水分胁迫下的物理保护作用。有研究发现, 大麦在缺磷条件下的根鞘比磷充足条件下的根鞘大 18%, 且土壤落干和缺磷刺激了白色羽扇豆的根鞘形成, 说明在缺磷条件下诱导了根鞘的形成^[55]。根鞘还能够通过减少土壤与根之间的空气间隙, 保持较高的土壤含水量, 从而有助于磷的溶解和吸收。此外, 根鞘的形成与植物根系分泌的有机化合物密切相关, 这些化合物如氨基酸、糖类、有机酸等, 能够改变根鞘的化学特性, 增加其对磷的吸附能力^[56]。在磷缺乏的条件下, 植物会释放更多的羧酸(如苹果酸和柠檬酸), 有利于根鞘真菌和细菌群落聚集, 促进土壤中的难溶性磷溶解, 从而提高磷的生物有效性^[56]。其次, 根鞘的形成成为根际微生物提供了适宜的生存环境, 促进了微生物的生长和活动。同时, 这些微生物通过分泌有机酸和胞外酶(如酸性磷酸酶和植酸酶), 帮助植物更有效地从土壤中获取磷, 部分磷溶微生物通过降低土壤 pH 值、螯合作用和矿化作用促进磷的溶解, 利于被植物吸收^[56]。

4 根鞘在水稻生长-环境互作中的作用

4.1 根鞘在水稻抗逆中的作用

水稻作为重要的粮食作物, 在生长过程中会遇到各种环境胁迫, 如干旱、盐碱、低温等。根鞘作为根系的一种重要适应性特征, 其建成机制与功能的研究取得了显著进展, 并在水稻抗逆中展现出潜在应用价值。与常规灌溉相比, 水稻在土壤适度落干条件下可形成明显根鞘^[16]。水稻内生真菌(印度梨形孢)通过分泌生长素等激素, 提高水稻根系生长素相关基因表达, 进而促进根系与根毛生长, 同时与根内生促生菌(蜡样芽孢杆菌)相互作用, 调控生长素通路以促进根鞘建成, 提高水稻吸收水分的能力^[10]。有研究发现, *OsRBOHE* 基因通过介导根毛的形成和相关根鞘的发育来增强水稻的抗旱能力, 该基因的缺失突变体表现出更大的叶片水分赤字, 而根鞘的形成减少了根系的水分流失, 从而增强了植株的抗旱性^[55]。此外, 在土壤适度落干条件下形成根鞘后, 水稻根系的模式识别受体能够识别多种类型

的微生物或病原体相关分子模式,从而触发免疫应答,开启水稻的抗旱机制^[16]。且效应触发免疫通路在不同水稻品种中均可被诱导,但不同品种水稻的相关防御基因在对根鞘微生物的免疫反应不同,这可能与它们对于干旱胁迫的不同适应机制有关^[16]。然而,对于根鞘在水稻抗逆中的应用,目前只在抗旱方面有少量研究,对于已知的根鞘在作物抗盐碱和抗毒等方面的作用并未在水稻中得到验证。

4.2 根鞘在水稻养分吸收中的作用

磷对水稻生长发育至关重要,能促进根系发育、增加产量、增强抗逆性并对籽粒品质产生影响。根鞘的形成有助于增强水稻对营养物质的吸收。研究发现,在低磷和有氧条件下,水稻根毛对磷的吸收存在积极作用,且在相同条件下,根鞘相关芽孢杆菌相对丰度提高,这些细菌可以提高土壤磷的可用性^[57]。还有报道指出,在土壤适度落干条件下根系分泌物(如多糖和氨基酸)调控水稻根鞘的形成和土壤中微生物的数量,进而增强了磷的溶解和获取^[58]。主要由于水稻中紫色酸性磷酸酶(PAP)在土壤落干和低磷条件下对根鞘形成和磷吸收发挥作用,*PAP12*的基因表达水平在土壤落干和低磷条件下均被显著诱导,这表明土壤适度落干条件下*PAP12*的表达促进了水稻根鞘的形成以及植株对低磷响应,从而增加水稻对磷的获取和溶解能力^[58]。然而,对于根鞘在水稻养分吸收方面的应用,目前只针对磷肥进行研究,针对氮肥、钾肥的吸收机制及根鞘在其中的调控作用仍需进一步探索。

4.3 根鞘对水稻栽培措施的响应

合理的栽培制度有利于根鞘形成,从而对水稻生长的多个层面产生重要作用。干湿交替灌溉制度通过周期性水分调控优化水稻根区环境:首先,土壤落干阶段促使土壤颗粒发生不可逆重排并稳定孔隙结构,而湿润阶段协同根系及微生物分泌的胶结物质,进一步促进土壤团聚,这一过程同时刺激根系分泌黏液,增强土壤颗粒与根表的黏附力,共同驱动根鞘形成。根鞘的建成扩展了根土接触界面,从而提升水分和养分的吸收效率,且能避免长期淹水导致的缺氧胁迫,实现水稻水分与养分的高效利用。此外,轻度土壤落干制度会增强水稻根部的脱落酸和生长素基因的表达,促进根毛生长,进而促进根鞘的形成^[15]。同时,根鞘中的促生根际细菌可助水稻抵御干旱,能增加根长、根宽及根冠比,增强根系氧化力与吸收能力,还可改善土壤性状、提升养分和微生物活性,提高抗逆性。不同栽培制度下,根鞘聚

集的微生物种类及分泌黏液成分有差异,导致其对根鞘形成的促进作用、养分和水分吸收能力不同,可能对水稻生产产生不同影响。

5 研究展望

5.1 深度解析水稻根鞘建成的分子调控网络

目前,根毛长度对根鞘形成的影响已知,但影响根毛长度的具体基因、调控机制及其与根鞘建成基因的互作尚未明确。虽发现*OsRBOHE*等基因参与水稻根鞘形成,但其发育遗传调控网络,尤其是特异性调控因子及信号通路(如生长素与细胞分裂素协同作用)的研究缺乏系统研究。未来应聚焦根鞘发育关键阶段细胞分化轨迹,筛选特异性调控基因,探究激素及其互作如何通过调控根毛发育和分泌物合成影响根鞘结构,以明晰其遗传调控网络。

5.2 进一步研究水稻根鞘的潜在功能

植物根鞘功能研究已涉及磷、氮吸收和碳固定等方面,但水稻根鞘研究多限于磷吸收,未及其他营养物质(钾和其他元素)。虽已知其在抗旱和养分吸收上有积极作用,但其对产量的具体影响仍待验证。尽管根鞘在非生物胁迫中表现出显著的抗逆性,但在生物胁迫(如地下土壤病害、虫害)中的研究较少。未来研究应深入探讨根鞘在生物胁迫下的具体机制和抗性表现,以开发新的生物防治策略并提高植物的综合抗性。同时,需拓展更多营养物质及产量的实证研究,探究其在碳固定、重金属阻隔潜力方面的表现,验证根鞘微生物组在氮循环关键环节的作用,剖析分泌物对微生物碳源偏好的影响,揭示根鞘介导碳分配驱动根际氮过程的机制,为完善水稻根际生态理论及高效栽培提供依据。

5.3 研究水稻根鞘对栽培措施的响应及其机制

在水稻生长中,根鞘在养分吸收、抗逆性方面的作用渐明,但研究多聚焦生理机制与功能,栽培措施对其生理响应的研究较少。未来应通过不同栽培制度,量化根鞘发育对水、肥的响应及对水肥利用效率的贡献,筛选最优水肥组合;用化学诱导技术筛选增强根鞘形成的生物刺激剂或菌剂,验证其效果与效益;借助基因编辑探究关键基因,培育优势品种,开展多区域试验,完善根鞘栽培调控理论与技术体系。

通过上述研究,有望构建完整的根鞘生理响应模型,全方位揭示水稻生长内在逻辑,深化其对水稻生长机理的认知,进而依据根鞘特性制定科学栽培方案,进一步实现水稻高产优质高效栽培。

参考文献:

- [1] Saud S, Wang D, Fahad S, Alharby H F, Bamagoos A A, Mjrashi A, Alabdallah N M, AlZahrani S S, AbdElgawad H, Adnan M, Sayyed R Z, Ali S, Hassan S. Comprehensive impacts of climate change on rice production and adaptive strategies in China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 926059.
- [2] Kim Y, Chung Y S, Lee E, Tripathi P, Heo S, Kim, K H. Root response to drought stress in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(4): 1513.
- [3] 马玮, 李春俭. 植物的根鞘及其生态意义[J]. 世界农业, 2007(4): 55-56.
Ma W, Li C J. The rhizosheath of plants and its ecological significance[J]. *World Agriculture*, 2007(4): 55-56. (in Chinese with English abstract)
- [4] 王小云. 水分胁迫下印度梨形孢促进水稻根鞘建成的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2019.
Wang X Y. Effect of *Piriformospora indica* on rice rhizosheath formation under water stress[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2019. (in Chinese with English abstract)
- [5] Volkens G. Die Flora der aegyptisch-arabischen Wüste: auf Grundlage anatomischphysiologischer Forschungen [J]. *Borntraeger*, 1887.
- [6] George T S, Brown L K, Ramsay L, White P J, Newton A C, Bengough A G, Russell J, Thomas W T B. Understanding the genetic control and physiological traits associated with rhizosheath production by barley (*Hordeum vulgare*)[J]. *New Phytologist*, 2014, 203(1): 195-205.
- [7] McBride-Serrano C, Dodd I C, George T S, Quinton J N, Karley A J. Rhizosheath formation and persistence in winter cover crop mixtures in the field[J]. *Plant and Soil*, 2025, 514(1): 1127-1142.
- [8] Hosseini B, Cheraghi M, Hiesch S, Yu P, Zarebanadkouki M. Contrasting rhizosheath formation capacities in two maize inbred lines: Implications for water and nutrient uptake[J]. *Plant and Soil*, 2025, 509(1): 631-647.
- [9] Adu M O, Zigah N, Yawson D O, Amoah K K, Afutu E, Atiah K, Darkwa A A, Asare P A. Plasticity of root hair and rhizosheath traits and their relationship to phosphorus uptake in Sorghum[J]. *Plant Direct*, 2023, 7(8): e521.
- [10] Xu F Y, Liao H P, Zhang Y J, Yao M J, Liu J P, Sun L Y, Zhang X, Yang J Y, Wang K, Wang X Y, Ding Y X, Liu C, Rensing C, Zhang J H, Yeh K, Xu W F. Coordination of root auxin with the fungus *Piriformospora indica* and bacterium *Bacillus cereus* enhances rice rhizosheath formation under soil drying[J]. *The ISME Journal*, 2022, 16(3): 801-811.
- [11] 李容, 张雯露, 黄雄杰, 和昊宇, 马良良, 关皓, 陈有军. 植物根鞘的形成及功能研究综述[J]. 中国草地学报, 2025, 47(6): 133-144.
- [12] Li R, Zhang W L, Huang X J, He H Y, Ma L L, Guan H, Chen Y J. Plant rhizosheath formation and function: A Review[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2025, 47(6): 133-144. (in Chinese with English abstract)
- [13] Pang J Y, Ryan M H, Siddique K H M, Simpson R J. Unwrapping the rhizosheath[J]. *Plant and Soil*, 2017, 418(1-2): 129-139.
- [14] 洪勇辉. 适度干旱促进小麦根鞘建成的机制研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2024.
Hong Y H. Mechanism of moderate drought stress promoting wheat rhizosheath formation[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2024. (in Chinese with English abstract)
- [15] Aslam M M, Karanja J K, Dodd I C, Waseem M, Xu W. Rhizosheath: An adaptive root trait to improve plant tolerance to phosphorus and water deficits?[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, 45(10): 2861-2874.
- [16] 罗丽朦, 王瑾, 王丽学, 秦立刚, 王堃. 扁穗冰草根鞘与其环境土壤理化性质和微生物数量的比较[J]. 草地学报, 2013, 21(6): 1109-1112.
- [17] Luo L M, Wang J, Wang L X, Qin L G, Wang K. Comparison of physicochemical properties and microbe population between the surrounding soil and rhizosheath of *Agropyron cristatum* L[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2013, 21(6): 1109-1112. (in Chinese with English abstract)
- [18] Wang J, Ding Y, Cao Y, Xu W, Zhang Y. Rhizosheath microbes induce root immune response under soil drying[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2021, 16(8): 1920752.
- [19] de la Fuente Cantó C, Diouf M N, Ndour P M S, Debieu M, Grondin A, Passot S, Champion A, Barrachina C, Pratlong M, Gantet P, Assigbetsé K, Kane N, Cubry P, Diedhiou A G, Heulin T, Achouak W, Vigouroux Y, Cournac L, Laplaze L. Genetic control of rhizosheath formation in pearl millet[J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 9205.
- [20] 任美霖, 王绍明, 张霞, 王振楠, 杨美玲. 准噶尔盆地南缘两种典型禾本科植物根鞘土壤微生物群落功能多样性[J]. 生态学报, 2017, 37(17): 5630-5639.
- [21] Ren M L, Wang S M, Zhang X, Wang Z N, Yang M L. Rhizosheath soil microbial functional diversity of two typical Gramineae plants in the southern margin of the Junggar basin[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(17): 5630-5639. (in Chinese with English abstract)
- [22] Albalasmeh A A, Ghezzehei T A. Interplay between soil drying and root exudation in rhizosheath development[J]. *Plant and Soil*, 2014, 374(1): 739-751.
- [23] Delhaize E, Rathjen T M, Cavanagh C R. The genetics of rhizosheath size in a multiparent mapping population of wheat[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(15): 4455-4465.

- 4527-4536.
- [21] Opoku V A, Yawson D O, Asare P A, Afutu E, Kotochi M C, Amoah K K, Adu M O. Root hair and rhizosheath traits contribute to genetic variation and phosphorus use efficiency in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp)[J]. *Rhizosphere*, 2022, 21:100463.
 - [22] Burak E, Quinton J N, Dodd I C. Root hairs are the most important root trait for rhizosheath formation of barley (*Hordeum vulgare*), maize (*Zea mays*) and Lotus japonicus (Gifu)[J]. *Annals of Botany*, 2021, 128(1): 45-57.
 - [23] Haling R E, Richardson A E, Culvenor R A, Lambers H, Simpson R J. Root morphology, root-hair development and rhizosheath formation on perennial grass seedlings is influenced by soil acidity[J]. *Plant and Soil*, 2010, 335(1): 457-468.
 - [24] Marasco R, Mosqueira M J, Fusi M, Ramond J B, Merlino G, Booth J M, Maggs-Kölling G, Cowan D A, Daffonchio D. Rhizosheath microbial community assembly of sympatric desert speargrasses is independent of the plant host[J]. *Microbiome*, 2018, 6(1): 215.
 - [25] Haling R E, Brown L K, Bengough A G, Valentine T A, White P J, Young I M, George T S. Root hair length and rhizosheath mass depend on soil porosity, strength and water content in barley genotypes[J]. *Planta*, 2014, 239(3): 643-651.
 - [26] Brown L K, George T S, Neugebauer K, White P J. The rhizosheath—a potential trait for future agricultural sustainability occurs in orders throughout the angiosperms[J]. *Plant and Soil*, 2017, 418(1): 115-128.
 - [27] Ndour P M S, Heulin T, Achouak W, Laplace L, Cournac L. The rhizosheath: From desert plants adaptation to crop breeding[J]. *Plant and Soil*, 2020, 456(1): 1-13.
 - [28] Cheraghi M, Mousavi S M, Zarebanadkouki M. Functions of rhizosheath on facilitating the uptake of water and nutrients under drought stress: A review[J]. *Plant and Soil*, 2023, 491(1): 239-263.
 - [29] Watt M, McCully M E, Canny M J. Formation and stabilization of rhizosheaths of *Zea mays* L.(effect of soil water content)[J]. *Plant Physiology*, 1994, 106(1): 179-186.
 - [30] Rahim R, Jahromi O E, Amelung W, Kroener E. Rhizosheath formation depends on mucilage concentration and water content[J]. *Plant and Soil*, 2024, 495(1-2): 649-661.
 - [31] James R A, Weligama C, Verbyla K, Ryan P R, Rebetzke G J, Rattey A, Richardson A E, Delhaize E. Rhizosheaths on wheat grown in acid soils: Phosphorus acquisition efficiency and genetic control[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(12): 3709-3718.
 - [32] Ding W N, Yu Z M, Tong Y L, Huang W, Chen H M, Wu P. A transcription factor with a bHLH domain regulates root hair development in rice[J]. *Cell Research*, 2009, 19(11): 1309-1311.
 - [33] Zhao X Y, Wang H Q, Shi W, Zhang W W, Zhao F J. The Respiratory Burst Oxidase Homologue OsRBOHE is crucial for root hair formation, drought resistance and tillering in rice[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2025, 48(1): 65-80.
 - [34] Xu F Y, Liao H P, Yang J Y, Zhang Y J, Yu P, Cao Y Y, Fang J, Chen S, Li L, Sun L Y, Du C X, Wang K, Dang X L, Feng Z W, Cao Y F, Li Y, Zhang J H, Xu W F. Auxin-producing bacteria promote barley rhizosheath formation[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 5800.
 - [35] Bailey C, Scholes M. Rhizosheath occurrence in South African grasses[J]. *South African Journal of Botany*, 1997, 63(6): 484-490.
 - [36] 罗丽朦, 王丽学, 秦立刚, 王堃. 多糖和土壤团聚体对扁穗冰草根鞘形成的影响[J]. *生态学报*. 2014, 34(17): 4859-4865.
Luo L M, Wang L X, Qin L G, Wang K. Polysaccharides and soil aggregates on the mechanism of rhizosheath formation in *Agropyron cristatum* L.[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(17): 4859-4865. (in Chinese with English abstract)
 - [37] Liu T Y, Ye N H, Song T, Cao Y Y, Gao B, Zhang D, Zhu F Y, Chen M X, Zhang Y J, Xu W F, Zhang J H. Rhizosheath formation and involvement in foxtail millet (*Setaria italica*) root growth under drought stress[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61(4): 449-462.
 - [38] Tian Y Z, Ma X L, Li Y T, Cheng C, An D D, Ge F W. Exploring the structural changes of nitrogen-fixing microorganisms of rhizosheath during the growth of stipagrostis pennata in the desert[J]. *Bioscience Reports*, 2021, 41(4): BSR20201679.
 - [39] Li Y, Hong Y H, Chen Y D, Zhu N Y, Jiang S Q, Yao Z X, Zhu M, Ding J F, Li C Y, Xu W F, Guo W S, Zhu X K, Zhang J H. Rhizosheath formation and its role in plant adaptation to abiotic stress[J]. *Agronomy*, 2024, 14(10): 2368.
 - [40] Zhang Y J, Du H, Xu F Y, Ding Y X, Gui Y, Zhang J H, Xu W F. Root-bacteria associations boost rhizosheath formation in moderately dry soil through ethylene responses[J]. *Plant Physiology*, 2020, 183(2): 780-792.
 - [41] Contesto C, Desbrosses G, Lefoulon C, Béna G, Borel F, Galland M, Gamet L, Varoquaux F, Touraine B. Effects of rhizobacterial ACC deaminase activity on Arabidopsis indicate that ethylene mediates local root responses to plant growth-promoting rhizobacteria[J]. *Plant Science*, 2008, 175(1-2): 178-189.
 - [42] Ma W, Li X X, Li C J. Modulation of soil particle size and nutrient availability in the maize rhizosheath[J]. *Pedosphere*, 2011, 21(4): 483-490.

- [43] Rabbi S M F, Tighe M K, Warren C R, Zhou Y, Denton M D, Barbour M M, Young I M. High water availability in drought tolerant crops is driven by root engineering of the soil micro-habitat[J]. *Geoderma*, 2021, 383: 114738.
- [44] Shane M W, McCully M E, Canny M J, Pate J S, Huang C, Ngo H, Lambers H. Seasonal water relations of *Lyginia barbata* (*Southern rush*) in relation to root xylem development and summer dormancy of root apices[J]. *New Phytologist*, 2010, 185(4): 1025-1037.
- [45] Basirat M, Mousavi S M, Abbaszadeh S, Ebrahimi M, Zarebanadkouki M. The rhizosheath: A potential root trait helping plants to tolerate drought stress[J]. *Plant and Soil*, 2019, 445(1): 565-575.
- [46] 崔岩, 边建文, 刘瑛, 罗光宏. 微藻多糖及其衍生物在农业领域的研究进展[J]. *土壤通报*, 2023, 54(5): 1226-1236.
- Cui Y, Bian J W, Liu Y, Luo G H. Research progress of microalgae polysaccharides and their derivatives in agriculture[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2023, 54(5): 1226-1236. (in Chinese with English abstract)
- [47] Delhaize E, James R A, Ryan P R. Aluminium tolerance of root hairs underlies genotypic differences in rhizosheath size of wheat (*Triticum aestivum*) grown on acid soil[J]. *New Phytologist*, 2012, 195(3): 609-619.
- [48] Grunert O, Robles-Aguilar A A, Hernandez-Sanabria E, Schrey S D, Reheul D, Van Labeke M C, Vlaeminck S E, Vandekerckhove T G L, Mysara M, Monsieurs P, Temperton V M, Boon N, Jablonowski N D. Tomato plants rather than fertilizers drive microbial community structure in horticultural growing media[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 9561.
- [49] 查文西, 刘启宇, 何茹雪, 云岚. 提高饲草抗性的新思路——根鞘形成与作用研究[J]. *草原与草业*, 2022, 34(4): 47-52.
- Zha W X, Liu Q Y, He R X, Yun L. New idea to improve forage resistance——Study on rhizosheath formation and function[J]. *Grassland and Prataculture*, 2022, 34(4): 47-52. (in Chinese with English abstract)
- [50] Ashraf M, Hasnain S, Berge O. Effect of exopolysaccharides producing bacterial inoculation on growth of roots of wheat (*Triticum aestivum* L.) plants grown in a salt-affected soil[J]. *International Journal of Environmental Science & Technology*, 2006, 3(1): 43-51.
- [51] Addesso R, Sofo A, Amato M. Rhizosheath: Roles, formation processes and investigation methods[J]. *Soil Systems*, 2023, 7(4): 106.
- [52] Othman A A, Amer W M, Fayez M, Hegazi N A. Rhizosheath of Sinai desert plants is a potential repository for associative diazotrophs[J]. *Microbiological Research*, 2004, 159(3): 285-293.
- [53] 戴良香, 丁红, 孙运霞, 徐杨, 张冠初, 秦斐斐, 张智猛. 干旱胁迫和低氮对花生根际土壤细菌群落结构和多样性的影响[J]. *花生学报*, 2021, 50(3): 11-18.
- Dai L X, Ding H, Shun Y X, Xu Y, Zhang G C, Qin F F, Zhang Z M. Effects of drought stress and low nitrogen on bacterial community structure and diversity in peanut rhizosphere soil[J]. *Journal of Peanut Science*, 2021, 50(3): 11-18.
- [54] Tian Q Y, Lu P, Zhai X F, Zhang R F, Zheng Y, Wang H, Nie B, Bai W M, Niu S L, Shi P L, Yang Y H, Li K H, Yang D L, Stevens C, Lambers H, Zhang W H. An integrated belowground trait-based understanding of nitrogen-driven plant diversity loss[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(11): 3651-3664.
- [55] Wang D L, Lü S L, Jiang P, Li Y X. Roles, regulation, and agricultural application of plant phosphate transporters[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 817.
- [56] Honvault N, Houben D, Firmin S, Megloulou H, Laruelle F, Fontaine J, Sahraoui A L, Coutu A, Lambers H, Faucon M P. Interactions between below-ground traits and rhizosheath fungal and bacterial communities for phosphorus acquisition[J]. *Functional Ecology*, 2021, 35(7): 1603-1619.
- [57] Wang Y H, Wu M X, Wang Y J, Wang X F, Yu M, Liu G X, Tang H. Diversity and function of microbial communities in the sand sheath of *Agropyron cristatum* by metagenomic analysis[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 2022, 68(3): 177-189.
- [58] Aslam M M, Pueyo J J, Pang J Y, Yang J Y, Chen W G, Chen H, Waseem M, Li Y, Zhang J H, Xu W F. Root acid phosphatases and rhizobacteria synergistically enhance white lupin and rice phosphorus acquisition[J]. *Plant Physiology*, 2022, 190(4): 2449-2465.