

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.01.001

引用格式:张冉,杨亮,李丹,等.盐胁迫对长穗偃麦草根系分泌有机酸的影响[J].草地学报,2026,34(1):1—9

ZHANG Ran, YANG Liang, LI Dan, et al. Response of Root-Secreted Organic Acids in *Thinopyrum ponticum* to Varying Intensities of Salt Stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(1):1—9

盐胁迫对长穗偃麦草根系分泌有机酸的影响

张冉^{1,2,3}, 杨亮^{1,2,3}, 李丹^{1,2,3}, 李彦颀^{1,2,3}, 卢英帅^{1,2,3}, 陈晓鹏^{1,2,3*}

(1. 山西农业大学草业学院, 山西 太谷 030801; 2. 草地生态保护与乡土草种质创新山西省重点实验室, 山西 太谷 030801; 3. 山西右玉黄土高原草地生态系统国家定位观测研究站, 山西 右玉 037200)

摘要:为探究长穗偃麦草(*Thinopyrum ponticum*)根系分泌有机酸对盐胁迫的响应及其与根系性状和根际土壤理化性质的关系,设置对照、轻度、中度和重度(土壤含盐量分别为0%, 0.2%, 0.4%, 0.6%)盐胁迫处理,利用非靶向代谢组学技术,分析长穗偃麦草根系分泌有机酸的相对丰度及其变化机制。结果表明,盐胁迫显著降低1-羟基-2-萘酸、琥珀酸、尿黑酸、苯丙酮酸及吲哚乳酸有机酸的分泌量($P < 0.05$),显著促进苯氧基乙酸的分泌($P < 0.05$),但对3-羟基丁酸和莽草酸的分泌无显著影响。主坐标分析显示,轻度、中度和重度盐胁迫处理的根系分泌有机酸与对照相比差异显著($P < 0.05$)。相关性分析表明,土壤盐度、电导率、含水量和pH是影响根系分泌有机酸的重要因素。路径分析结果表明,盐胁迫通过显著增加土壤盐分,抑制根系性状进而促进苯氧基乙酸的分泌。上述结果为深入解析植物耐盐生理机制提供理论依据。

关键词:盐渍化;耐盐机制;根际效应;根系分泌物

中图分类号:S543.9

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)01-0001-09

Response of Root-Secreted Organic Acids in *Thinopyrum ponticum* to Varying Intensities of Salt Stress

ZHANG Ran^{1,2,3}, YANG Liang^{1,2,3}, LI Dan^{1,2,3}, LI Yan-jie^{1,2,3}, LU Ying-shuai^{1,2,3}, CHEN Xiao-peng^{1,2,3*}

(1. College of Grassland Science, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi Province 030801, China; 2. Shanxi Key Laboratory of Grassland Ecological Conservation and Native Grass Germplasm Innovation, Taigu, Shanxi Province 030801, China; 3. National Observation and Research Station for the Grassland Ecosystem on the Loess Plateau in Youyu, Youyu, Shanxi Province 030801, China)

Abstract: To elucidate the responses of organic acids secreted by the roots of *Thinopyrum ponticum* under salt stress and their interactions with root traits and rhizosphere soil physicochemical properties, a controlled experiment with four salinity treatments was established: control, mild, moderate and severe salt stress (with soil salt contents of 0%, 0.2%, 0.4%, and 0.6% w/w, respectively). Untargeted metabolomics was employed to analyze relative abundance variations and regulatory mechanisms of organic acids in root exudates. The results demonstrated that salt stress significantly decreased the secretion of organic acids including 1-hydroxy-2-naphthoic acid, succinic acid, homogentisic acid, phenylpyruvic acid and indolelactic acid ($P < 0.05$), while significantly enhancing the secretion of phenoxyacetic acid ($P < 0.05$). However, no significant effects on the secretion of 3-hydroxybutyric acid and shikimic acid. Principal coordinate analysis (PCoA) revealed significant differences in root-secreted organic acid profiles between control and salt-stressed treatments (mild, moderate and severe salinity) ($P < 0.05$). Correlation analysis demonstrated that soil salinity, electrical conductivity, water content, and pH were key determinants influencing root organic acid secretion. Path analysis further revealed that salt stress promoted phenoxyacetic acid secretion through soil salinization-mediated suppression of root morphological traits. These findings provide a theoretical basis for the in-depth analysis of the physiological mechanisms of plant salt tolerance.

收稿日期:2025-04-03;修回日期:2025-06-27

基金项目:国家自然科学基金项目(32271682)资助

作者简介:张冉(2000-),男,蒙古族,内蒙古赤峰人,硕士研究生,主要从事草地生态学研究, E-mail: z17547965859@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: chenxp@sxau.edu.cn

Key words: Salinization; Salt tolerance mechanism; Rhizosphere effect; Root exudates

盐渍化是草地退化的标志之一^[1],据统计,我国盐渍土地面积约为 $3.7 \times 10^7 \text{ hm}^2$,占我国陆地总面积的3.84%,占全球盐渍化土地总面积的3.36%^[2]。盐渍化土壤具有高盐分含量、透气性差等特点^[3],导致土壤中有机质和微生物的含量与活性降低^[4],土壤养分循环能力减弱^[5],可利用氮、磷等养分匮乏,最终降低草地生产力^[6]。目前,盐渍化草地的改良主要依赖挖沟排碱和筑堤种植等工程措施^[7]。这些措施虽然短期内改善了植物生长条件,但存在土壤养分随洗盐流失等问题^[8]。

近年来,基于耐盐植物的生物改良措施因其生态友好性和可持续性备受关注^[9]。植物在生长过程中通过根系向土壤中释放多种无机离子和化合物^[10-11],可有效改善根际微环境^[12]。这些根系分泌物是植物-土壤-微生物进行物质交换和信息传递的重要媒介,不仅直接影响土壤微生物活动,还可通过改变土壤理化性质间接影响养分循环^[13],因此耐盐植物可通过根系分泌物适应并改善盐渍化生境。特别是有机酸类,作为植物在盐胁迫下根系分泌物的主要成分之一,具有活化养分、调节根际pH、与微生物互作以及螯合重金属离子等多种作用^[14-15]。研究表明,植物在非生物胁迫下会通过调整根系分泌有机酸的种类与含量建立适应性防御机制^[16]。例如,敏盐型芸豆(*Phaseolus vulgaris*)根系分泌物中有机酸总量受盐胁迫显著抑制,而耐盐性品种则通过上调有机酸分泌来适应盐胁迫^[17];抗盐转基因大豆(*Glycine max*)^[18]在盐胁迫条件下分泌的有机酸种类与总量均显著优于对照^[18]。此外,外源有机酸干预可有效增强植物抗逆性,如棉花(*Gossypium hirsutum*)经有机酸处理后通过提升光合电子传递效率来显著改善盐胁迫耐受性^[19]。然而,现有研究多集中于单一胁迫强度分析,关于耐盐植物在不同盐胁迫强度下根系分泌有机酸的动态响应特征以及调控根系分泌有机酸的关键因子仍未明确。

长穗偃麦草(*Thinopyrum ponticum*),俗称高冰草,系禾本科多年生草本^[20]。原生境分布于欧洲东南部、小亚细亚和俄罗斯南部的海滨和盐碱草甸,属于小麦(*Triticum aestivum*)近缘种^[21]。该物种根茎系统发达,生长速度快,侵占能力强,是防风固沙,盐碱地改良的理想物种,此外,其茎叶营养组分丰富,饲用价值优于传统牧草^[22-23]。种植长穗偃麦草具有改良盐渍土、抑制杂草、防止水土流失等生态

效益,并且其作为小麦遗传改良的种质资源库,同时具有较高的经济价值和种质资源价值^[24-25]。已有研究证实,长穗偃麦草离子稳态调控能力优于大多单子叶植物[如水稻(*Oryza sativa*)和大麦(*Hordeum vulgare*)等]和一些双子叶植物[如苜蓿(*Medicago sativa*)]^[26-27]。其耐盐能力与地上部 Na^+ 和 K^+ 含量及 K^+/Na^+ 比值^[28]、叶片甜菜碱含量^[29]以及脯氨酸含量^[30]等密切相关。然而,在不同盐胁迫强度下,长穗偃麦草根系分泌有机酸如何变化,这些变化与根系性状、土壤理化性质变化有何关系,目前尚不明确。基于此,本研究通过添加NaCl设置对照、轻度、中度和重度盐胁迫强度,利用液相色谱-质谱联用(LC-MS)非靶向代谢组学技术分析长穗偃麦草根系分泌有机酸的主要成分及其相对丰度对不同盐胁迫强度的响应;同时测定根际土壤理化性质与根系性状,明确有机酸分泌的关键影响因素,旨在为深入解析植物耐盐的生理机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

长穗偃麦草种子由山西丰晋大地农林牧科技有限公司(山西,太原)提供。

1.2 试验设计

盆栽试验在山西农业大学日光温室中进行,日光温室平均温度 $14.5 \sim 29.5^\circ\text{C}$,相对湿度为64%~79%,试验所用土壤取自于山西农业大学牧站,土壤盐度为 $(0.1 \pm 0.05)\%$ 、pH为 (7.52 ± 0.10) 、土壤含水量为 $(0.11\% \pm 0.01\%)$ 、土壤 NO_3^- -N含量为 $(28.97 \pm 3.85) \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、土壤 NH_4^+ -N含量为 $(3.12 \pm 0.51) \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、可溶性有机碳含量为 $(45.43 \pm 4.26) \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、可溶性有机氮含量为 $(7.18 \pm 1.27) \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、土壤微生物碳含量为 $(18.49 \pm 2.78) \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、微生物氮含量为 $(3.24 \pm 0.96) \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。试验采用完全随机区组设计,共4个盐胁迫强度处理,每个处理设4个重复。依照土壤盐渍化标准^[31]设置盐胁迫强度如下(盐含量/干土=强度%,每盆土绝对干重为2000 g):CK(不添加氯化钠,对照)、0.2%(添加4 g NaCl,模拟轻度盐渍化)、0.4%(添加8 g NaCl,模拟中度盐渍化)、

0.6%(添加12 g NaCl,模拟重度盐渍化)。

本研究采用盆栽试验方法,以长穗偃麦草为研究对象。试验于2023年7月11日进行播种,将0.2 g种子均匀播撒于规格为260 mm×160 mm的塑料花盆中。播种前调节土壤水分至田间持水量的60%,以确保适宜的发芽条件。种子于7月17日完成萌发,进入出苗阶段后,每3 d施用25 mL霍格兰营养液,共进行5次营养液补充(至8月1日)。自8月1日起,按照预设梯度施加NaCl进行盐胁迫处理,采用保水称重法维持土壤水分恒定,持续胁迫30 d。胁迫期间,维持霍格兰营养液的施用频率为每3天25 mL。于胁迫处理结束当日(2023年9月1日)进行样品采集,用于后续生理生化指标的测定。

1.3 样品采集

首先将植株与土壤小心脱出花盆,移除植株外围非根际土壤,并对植株与土壤进行适度抖动,随后使用毛刷轻柔剥离并收集附着在植物根系上厚度≤2 mm的根际土壤。得到的土壤样品过2 mm筛,以去除土壤中的杂质,最后将土壤分成三份:一份用自封袋收集后置于4℃的冰箱中保存,用于测定土壤中无机氮(NO_3^- -N, NH_4^+ -N)等含量;一份自然风干后收集到自封袋中,用于测定土壤pH,电导率等指标。

将已取完根际土的植株立即置于250 mL锥形瓶中,瓶内预先加入40 g混合均匀的原盆栽土壤和200 mL蒸馏水,用锡纸密封并遮光培养5天。培养后,将瓶中的液体过滤,进行抽滤并收集,分批倒入玻璃培养皿中,盖好封口膜,并用镊子均匀扎开小孔,放入冷冻干燥机(CHRIST-Alpha 1-4 LSCbasic,赛利斯公司,奥斯特罗德)中冻干。其余滤液存放于-20℃冰箱中冷冻保存。最终收集到的冻干粉状物质,将其转移至冻存管中并存放于-80℃冰箱,用于后续进行植物根系分泌物的非靶代谢组学分析。

1.4 指标测定

土壤pH、电导率(Electrical conductivity, EC)和盐度(Salinity, Sa)值采用雷磁DZB-712型便携式多参数分析仪测定(雷磁DZB-712型便携式多参数分析仪,欧史拓尔实业有限公司,上海)。土壤含水量(Soil moisture, SM)采用铝盒烘干法测定^[32]。土壤无机氮(NO_3^- -N, NH_4^+ -N)及可溶性有机碳(Dissolved organic carbon, DOC)、可溶性有机氮(Dissolved organic nitrogen, DON)的测定采用浸提法

结合连续流动分析仪(AA3全自动流动分析仪,布兰+卢贝公司,诺德施泰特)和总有机碳分析仪(vario TOC cube, 元素公司,朗根塞尔博德)完成^[33-34]。土壤无机氮(Inorganic nitrogen, IN)含量通过氨态氮(NH_4^+ -N)和硝态氮(NO_3^- -N)的加和得到。土壤微生物碳(Microbial biomass carbon, MBC)和微生物氮(Microbial biomass nitrogen, MBN)采用氯仿熏蒸- K_2SO_4 浸提法测定。

植物根系性状使用根系扫描仪(浙江托普云农GXY-B,浙江托普云农科技股份有限公司,浙江)获取,包括:根总数量(Total number of roots, Tnor)、根尖数量(Number of root tips, nor)、根平均直径(Average root diameter, Ard)、根总长(Total root length, Trl)、根总投影面积(Total projected area of root, Tpaor)、根总表面积(Total root surface area, Trsa)和根总体积(Total root volume, Trv)。

通过非靶向代谢组学(Untargeted metabolomics)测定长穗偃麦草根分泌有机酸。操作方法如下:称取(100±0.1) mg冻干样品,加入400 μL 甲醇涡旋1 min,超声提取30 min后离心(12 000 $\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$, 4℃, 10 min)。取上清液经5305 Eppendorf真空浓缩仪(Eppendorf 5305,德国艾本德股份有限公司,汉堡)干燥,用150 μL 含2-氯-1-苯丙氨酸(4 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)的80%甲醇溶液复溶,过0.22 μm PTFE膜(天津津腾实验设备有限公司,天津)后进LC-MS分析。设置6次生物学重复,质控(QC)样品由四材料等量混合制备,同法提取并重复6次检测。仪器分析中每10个样品插入1个QC以监控重复性。根系分泌物样本通过LC-MS平台检测(美吉生物医药科技有限公司,上海)并使用KEGG Compound分类方式分类,KEGG Compound分类是按照代谢物参与的生物学功能层级等级进行分类。

LC-MS检测时,首先使样品经过液相色谱进行组分分离,单一组分再进入到高真空质谱仪的离子源进行离子化,按质荷比(m/z)分开而得到质谱图,最后通过样品的质谱数据分析,得到样品的定性定量结果。基于LC-MS检测方法,本研究检测到长穗偃麦草根分泌的38种有机酸,以碎片化评分(Fragmentation score)作为指标选取了评分最高的八种有机酸,分别为1-羟基-2-萘酸、琥珀酸、尿黑酸、莽草酸、苯丙酮酸、3-羟基丁酸、吡啶乳酸和苯氧基乙酸。其在植物体中代谢途径及生理功能如下:

表 1 八种有机酸的代谢途径及生理功能

Table 1 Metabolic pathway and physiological functions of eight key organic acids in plants

代谢物 Metabolite	代谢途径 Metabolic pathway	生理功能 Physiological function
1-羟基-2-萘酸 1-Hydroxy-2-naphthoate acid	菲代谢 ^[35] Phenanthrene metabolism ^[35]	化感作用, 抗氧化剂 Allelopathy, antioxidant
琥珀酸 Succinic acid	TCA 循环 ^[36] TCA cycle ^[36]	能量代谢, 逆境响应 Energy metabolism, stress response
尿黑酸 Homogentisic acid	酪氨酸降解 ^[37] Tyrosine degradation ^[37]	抗氧化作用, 病原防御 Antioxidant activity, pathogen defense
莽草酸 Shikimic acid	莽草酸途径 ^[38] Shikimate pathway ^[38]	逆境响应, 提供底物 Stress response, substrate provision
苯丙酮酸 Phenylpyruvic acid	苯丙烷途径 ^[38] Phenylpropanoid pathway ^[38]	逆境响应, 提供底物 Stress response, substrate provision
3-羟基丁酸 3-Hydroxybutanoic acid	逆境代谢 ^[39] Stress metabolism ^[39]	渗透调节 Osmotic regulation
吲哚乳酸 Indolelactic acid	色氨酸代谢 ^[40] Tryptophan metabolism ^[40]	生长发育调控, 胁迫响应 Growth regulation, stress response
苯氧基乙酸 Phenoxyacetic acid	—	信号分子 ^[41] Signaling molecule ^[41]

1.5 统计分析

本试验所有数据均使用 Excel 处理。基于单因素方差分析 (IBM SPSS Statistics 27.0.1, U. S. A) 检验盐胁迫对根系分泌有机酸相对丰度的影响, 多重比较采用 Tukey 法 ($P < 0.05$)。基于美吉云工具平台 (<https://cloud.majorbio.com/page/tools.html>) 进行盐胁迫对根系分泌有机酸相对丰度的主坐标 (Principal coordinate analysis, PCoA) 分析, 并通过 ANOSIM 分析来量化组间差异的统计显著性。ANOSIM 分析、相关性分析、随机森林模型和偏最小二乘结构方程模型分别基于 R (4.4.2) 中 “vegan” “hmisc” “randomForest” 和 “plsrm” 等包进行。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对长穗偃麦草根系分泌有机酸相对丰度的影响

盐胁迫显著抑制琥珀酸、尿黑酸、苯丙酮酸、1-羟基-2-萘酸、吲哚乳酸 5 种有机酸的分泌而提高了苯氧基乙酸的分泌 ($P < 0.05$)。随着盐胁迫增强, 琥珀酸、尿黑酸和苯丙酮酸呈下降趋势而苯氧基乙酸则呈上升趋势。与对照相比, 琥珀酸在轻度、中度、重度胁迫下分别显著下降 13%, 8% 和 14%; 尿黑酸对应降幅为 12%, 8% 和 10%; 苯丙酮酸则降低 13%, 11% 和 14%。此外, 轻度和重度盐胁迫处理 1-羟基-2-萘酸的相对丰度分别显著降低 24% 和 13% ($P < 0.05$); 吲哚乳酸仅在轻度胁迫下减少 18% ($P < 0.05$), 而苯氧基乙酸相对丰度在重度盐

胁迫下较对照提升 13% ($P < 0.05$), 莽草酸和 3-羟基丁酸在盐胁迫下无显著变化。其余有机酸在各处理间均无显著差异 (图 1)。

2.2 长穗偃麦草根系分泌有机酸相对丰度的组间差异

为了探究处理间有机酸组成与含量的整体差异, 进行了主坐标分析, 其中轴 1 和轴 2 分别解释长穗偃麦草根系分泌有机酸 38.7% 和 26.4% 的变化 (ANOSIM, $P = 0.002$; 图 2)。轻度、中度和重度盐胁迫处理长穗偃麦草根系分泌有机酸与对照相比, 差异显著 ($P < 0.05$); 而轻度与中度、中度与重度处理之间无显著差异。

2.3 土壤理化性质与长穗偃麦草根系分泌有机酸的相关性分析

基于随机森林模型和相关分析探究了根系性状和土壤理化性质对 6 种显著响应盐胁迫的根系分泌有机酸的影响。结果表明: 土壤含盐量和电导率显著影响根系分泌有机酸的种类与数量 (图 3A), 具体为显著抑制苯丙酮酸, 琥珀酸和尿黑酸, 却促进苯氧基乙酸的分泌 ($P < 0.05$; 图 3B)。另外, pH 与苯丙酮酸与尿黑酸的相对丰度显著正相关 ($P < 0.05$); 盐度与苯氧基乙酸显著正相关 ($P < 0.05$); 微生物生物量碳与苯氧基乙酸显著正相关 ($P < 0.05$); 微生物生物量氮与苯氧基乙酸显著负相关 ($P < 0.05$); 硝态氮与苯氧基乙酸显著正相关 ($P < 0.05$)。其余根系性状与有机酸相对丰度均无显著相关关系。

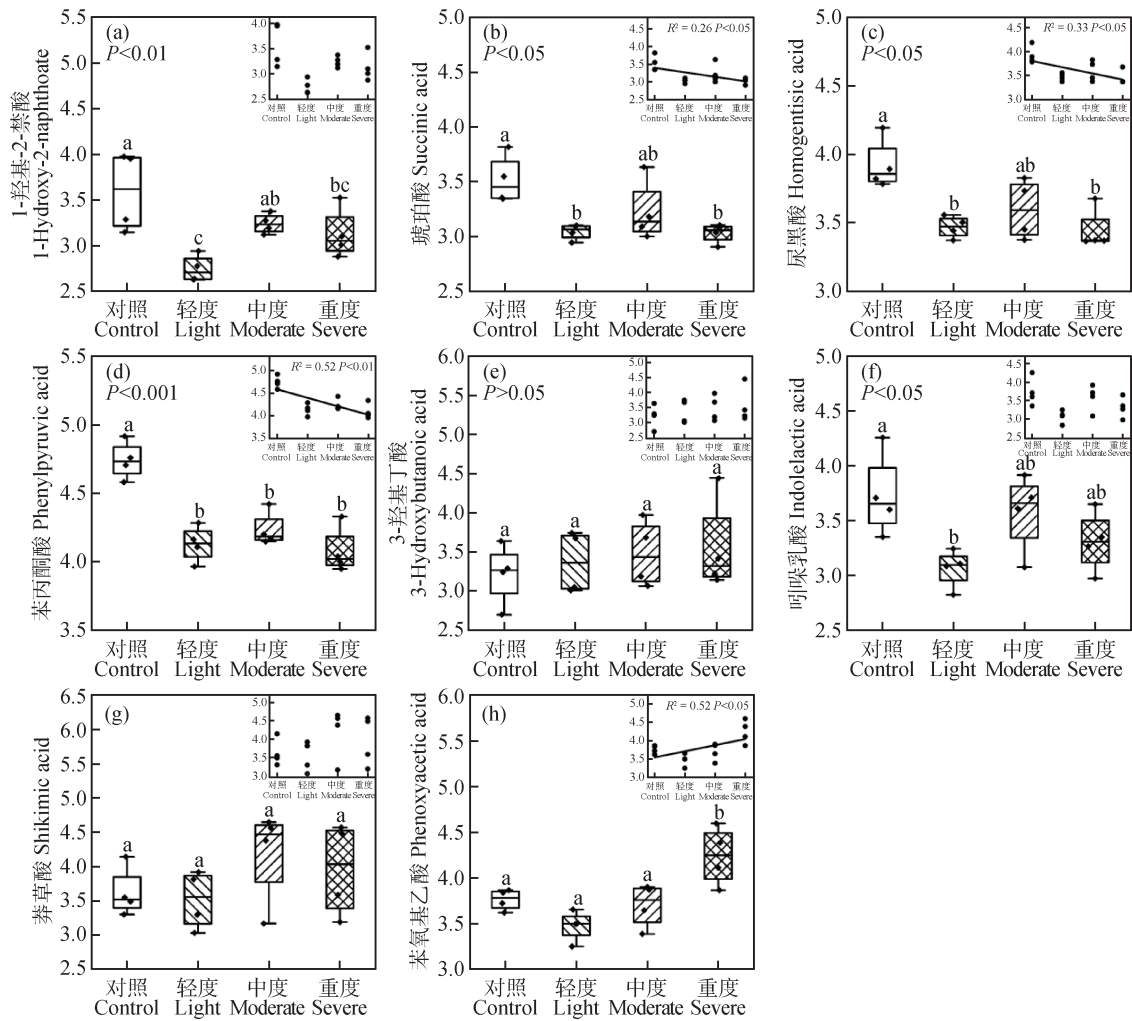


图 1 盐胁迫对长穗偃麦草根系分泌有机酸相对丰度的影响

Fig. 1 Effect of salt stress on the relative abundance of organic acids secreted by the roots of *Thinopyrum ponticum*

注:不同小写字母代表处理间差异显著($P < 0.05$)

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$)

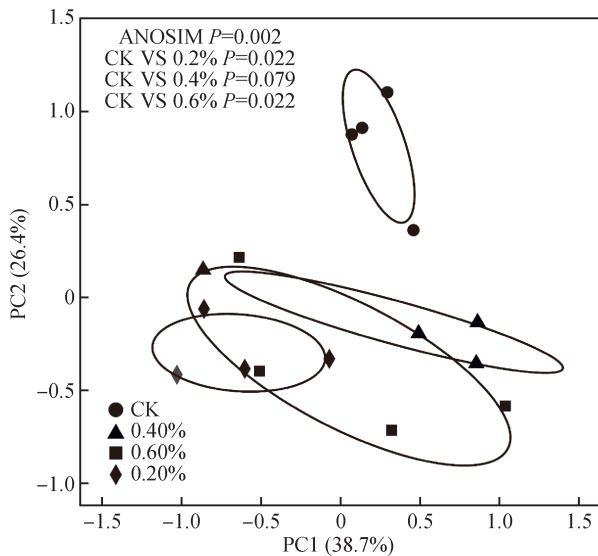


图 2 基于 Bray-Curtis 距离的根系分泌有机酸 PCoA 分析

Fig. 2 PCoA analysis based on Bray-Curtis distance for root-secreted organic acids

2.4 盐胁迫影响长穗偃麦草根系分泌有机酸的路径

利用结构方程模型分析了盐胁迫下调(图 4A)与上调(图 4B)长穗偃麦草根系分泌有机酸的路径。结果表明:(1)盐胁迫通过极显著增加土壤盐分(路径系数=0.93)进而显著抑制长穗偃麦草 5 类有机酸(苯丙酮酸、1-羟基-2-萘酸、吲哚乳酸、琥珀酸和尿黑酸)的分泌(路径系数=-0.68),尽管土壤盐分会显著抑制根系生长,但根系性状并未对长穗偃麦草有机酸的分泌造成显著影响,模型整体可解释 34% 下调有机酸的变化;(2)盐胁迫通过极显著增加土壤盐分(路径系数=0.94),高盐环境直接抑制根系生长(路径系数=-0.82),受抑制的根系性状进一步降低苯氧基乙酸的分泌量(路径系数=-0.76),此外,盐胁迫引发的土壤盐分增加同时极显著提高土壤含水量(路径系数=0.78),从而显著

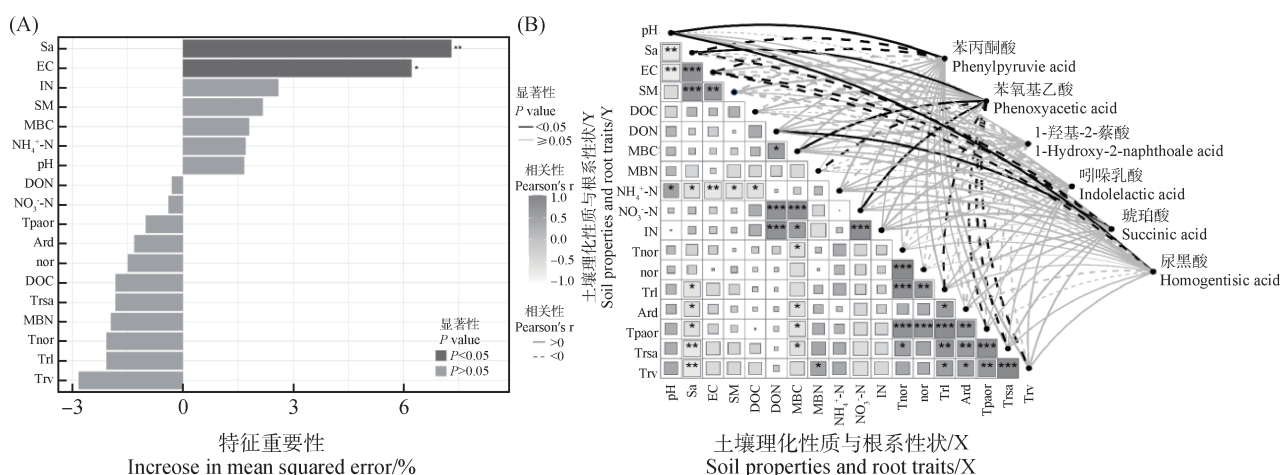


图3 根际土壤理化性质与根系性状对长穗偃麦草根分泌有机酸的影响

Fig. 3 Effects of rhizosphere soil properties and root traits on root exudation of organic acids from *Thinopyrum ponticum*

注:(A)土壤理化性质与根系性状对根分泌有机酸变化的贡献度排序;(B)盐胁迫下土壤理化性质、根系性状与根分泌有机酸影响的关系。*, **, ***分别表示在 $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$ 水平下显著。图中Sa表示土壤盐度、EC表示电导率、SM表示土壤含水量、DOC表示土壤可溶性有机碳、DON表示土壤可溶性有机氮、MBC代表土壤微生物碳、MBN代表土壤微生物氮、IN表示无机氮、Tnor表示根总数量、nor表示根尖数量、Trl表示根总长、Ard表示根平均直径、Tpaor表示根总投影面积、Trsa表示根总表面积、Trv表示根总体积

Note: (A) Contribution ranking of soil physicochemical properties and root traits to root organic acid secretion based on the random forest model; (B) Mantel correlation heatmap illustrating the effects of soil physicochemical properties and root traits on root organic acid secretion under salt stress. Significance is expressed as * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. In the figure, Sa denotes Salinity, EC denotes Electrical conductivity, SM denotes Soil moisture, DOC denotes Dissolved organic carbon, DON denotes Dissolved organic nitrogen, MBC denotes Microbial biomass carbon, MBN denotes Microbial biomass nitrogen, IN denotes Inorganic nitrogen, Tnor denotes Total number of roots, nor denotes Number of root tips, Trl denotes Total root length, Ard denotes Average root diameter, Tpaor denotes Total projected area of root, Trsa denotes Total root surface area, Trv denotes Total root volume

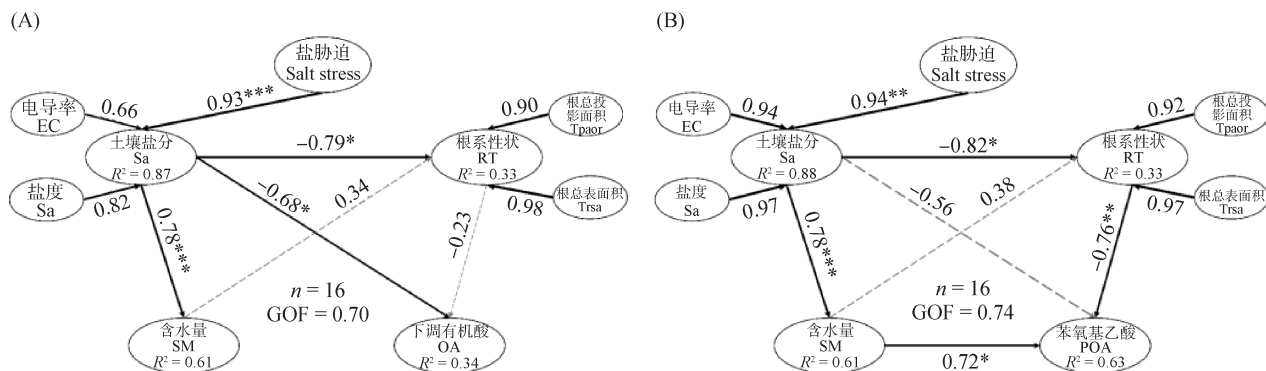


图4 盐胁迫影响长穗偃麦草根分泌有机酸的路径

Fig. 4 The organic acids secretion pathway from roots of *Thinopyrum ponticum* affected by salt stress

注:(A)盐胁迫下调根分泌有机酸(1-羟基-2-萘酸、琥珀酸、尿黑酸、苯丙酮酸和吲哚乳酸)的路径,(B)盐胁迫上调根分泌苯氧基乙酸的路径。单头箭头表示因果关系的假设方向。实线和虚线箭头分别表示显著和不显著的关系。箭头旁数字代表标准化路径系数, R^2 代表模型的解释度。*, **, ***分别表示在 $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$ 水平下显著

Note: (A) Pathways downregulating root exudation of organic acids(1-hydroxy-2-naphthoic acid, Succinic acid, Homogentisic acid, Phenylpyruvic acid, Indolelactic acid) under salt stress. (B) Pathway upregulating root exudation of Phenoxyacetic acid under salt stress. Single-headed arrows indicate the hypothesized direction of causation. The solid and dotted arrows indicated significant and insignificant relationships, respectively. The numerical values next to the arrow denotes the normalized path coefficient, R^2 the interpretation degree of the model. Significance is expressed as * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

促进苯氧基乙酸的分泌(路径系数=0.72),模型整体可解释63%苯氧基乙酸相对丰度的变化。

3 讨论

本研究发现盐胁迫导致其多数根系分泌有机酸(1-羟基-2-萘酸、琥珀酸、尿黑酸、苯丙酮酸和吲哚乳酸)下调(图1)。这一结果与盐胁迫对缺锌条件下玉米(*Zea mays*)根系分泌苹果酸、柠檬酸等有机酸含量随盐胁迫强度增加显著下降的结果一致^[42]。盐胁迫可能通过降低植物水势、改变营养吸收和增加有毒离子的积累,影响植物的光合作用及根系生长发育,进而抑制根系分泌有机酸^[43]。首先,逆境诱导的“源-库”资源分配模式(植物处于逆境条件下优先供给养分于地上部分)加剧根系碳、氮营养亏缺^[44],形成有机酸分泌的负反馈调控^[45]。在受到盐胁迫时,根系作为最早感知胁迫并做出反应的器官,土壤盐度的增加会显著抑制长穗偃麦草的根系生长进而抑制有机酸的分泌(图4A)。这是由于土壤水势的降低抑制植物根系水分的吸收,导致植物根系生长受限,并使植物根系分布更趋向于低盐区域。此外,盐胁迫会抑制根系的呼吸作用,使根系的能量代谢受限,进而减少有机酸的分泌^[46]。

其次,高盐环境导致渗透胁迫效应迫使植物将大量同化产物转向渗透调节物质(如脯氨酸、甜菜碱等)的合成,进而导致有机酸等次生代谢产物的合成受限^[47]。此外,盐胁迫可能通过离子毒害间接抑制有机酸合成。高盐环境中大量的 Na^+ 与植物必需养分如 K^+ 产生竞争,阻碍了植物对 K^+ 的吸收,而 K^+ 是维持酶活性和代谢稳态的关键因子^[48]。长穗偃麦草被认为是典型的耐盐牧草,具备较强的离子区隔能力(根系保 K^+ 、排 Na^+)^[27],但在本试验重度盐胁迫下,电导率升高至对照的近11倍,可能突破其离子调控阈值,导致细胞质 Na^+ 超载,进而干扰线粒体TCA循环酶活性^[26]。这一假设与本研究观察到的现象一致:琥珀酸(TCA循环中间产物)分泌量在重度胁迫下显著降低14%($P<0.05$,图1B)。因此,离子稳态失衡可能是盐胁迫抑制有机酸代谢的重要机制,未来需通过测定植株离子含量验证。

与多数有机酸响应相反,苯氧基乙酸的分泌在重度盐胁迫下显著增加13%($P<0.05$,图1H)。苯氧基乙酸是作为非典型酚酸类化合物,虽缺乏典型

生长素活性^[49],但具独特生态功能:苯氧基乙酸可作为微生物可利用碳源^[50],其分泌量与土壤微生物碳呈显著正相关($P<0.05$,图3B),在重度盐胁迫下,土壤微生物碳含量提升9.3%,表明其可能招募耐盐菌群,缓解盐胁迫带来的生长抑制。此外,苯氧基乙酸的苯氧基侧链可经微生物代谢转化为吲哚乙酸(IAA)前体^[51],本研究中,尽管盐胁迫抑制总根长和根尖数量,但根平均直径在轻度和中度处理下增加,表明植物可能通过IAA介导的径向增粗补偿纵向伸长受限以维持水分养分吸收能力。最新研究表明:在大豆快速生长期,通过上调苯氧基乙酸的分泌,使其作为一种关键信号分子,激活*GmGA2ox10*基因表达,促使根瘤菌侵染线形成共生结瘤,从而增强氮固定效率^[41]。然而,目前关于苯氧基乙酸在禾本科中的微生物互作机制研究仍极为罕见,其具体调控网络有待后续深入解析。

4 结论

盐胁迫通过提高土壤盐度与电导率,抑制长穗偃麦草对1-羟基-2-萘酸、琥珀酸、尿黑酸、苯丙酮酸和吲哚乳酸的分泌,但对莽草酸和3-羟基丁酸无显著影响。同时,盐胁迫通过显著提高土壤盐分,进而抑制根系性状并提高土壤含水量,从而诱导长穗偃麦草上调苯氧基乙酸分泌。这些上调或下调的有机酸可能通过与土壤微生物协同以适应盐胁迫。

参考文献

- [1] 王永新,赵祥,徐静,等. 晋北重度盐碱化草地群落斑块的类型划分[J]. 草原与草坪,2012,32(2):1-6
WANG Y X, ZHAO X, XU J, et al. Classification of community patches in severely saline-alkali grasslands of northern Shanxi[J]. Grassland and Turf, 2012, 32(2): 1-6
- [2] 杨劲松,姚荣江,王相平,等. 中国盐渍土研究:历程、现状与展望[J]. 土壤学报,2022,59(1):10-27
YANG J S, YAO R J, WANG X P, et al. Research on Salt-affected Soils in China: History, Status Quo and Prospect[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(1): 10-27
- [3] SAIFULLAH, DAHLAWI S, NAEEM A, et al. Biochar application for the remediation of salt-affected soils: Challenges and opportunities[J]. Science of the Total Environment, 2018, 625(11): 320-335
- [4] ZHANG M Y, MUHAMMAD R, ZHANG L, et al. Investigating the effect of biochar and fertilizer on the composition and function of bacteria in red soil[J]. Applied Soil Ecology, 2019, 139: 107-116

- [5] BANDA J F, ZHANG Q, MA L, et al. Both pH and salinity shape the microbial communities of the lakes in Badain Jaran Desert, NW China [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 791: 148108
- [6] LI Y F, LI G H. Mechanisms of straw biochar's improvement of phosphorus bioavailability in soda saline-alkali soil [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2022, 29 (32): 47867-47872
- [7] 杨劲松. 中国盐渍土研究的发展历程与展望[J]. *土壤学报*, 2008, 45(5): 837-845
YANG J S. Development process and prospect of research on salt-affected soils in China [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2008, 45 (5): 837-845
- [8] 俞仁培. 对盐渍土资源开发利用的思考[J]. *土壤通报*, 2001 (Sup1): 138-140
YU R P. Considerations on the development and utilization of saline soil resources [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2001 (Sup1): 138-140
- [9] 刘钟森, 岳晶晶, 薛海涛, 等. 耐盐植物修复赤泥堆场的酶活性特征及影响因子分析[J]. *环境污染与防治*, 2024, 46(9): 1237-1244
LIU Z S, YUE J J, XUE H T, et al. Enzyme activity characteristics and influencing factors analysis of saline-tolerant phytoremediation in bauxite residue disposal areas [J]. *Environmental Pollution & Control*, 2024, 46(9): 1237-1244
- [10] ZHAO S, ZHANG Q, LIU M, et al. Regulation of plant responses to salt stress [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(9): 4609
- [11] CHAI Y N, SCHACHTMAN D P. Root exudates impact plant performance under abiotic stress [J]. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(1): 80-91
- [12] FENG H C, FU R X, HOU X Q, et al. Chemotaxis of beneficial rhizobacteria to root exudates: the first step towards root-microbe rhizosphere interactions [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(13): 6655
- [13] 樊利华, 周星梅, 吴淑兰, 等. 干旱胁迫对植物根际环境影响的研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(5): 1244-1251
FAN L H, ZHOU X M, WU S L, et al. Research advances on the effects of drought stress on plant rhizosphere environment [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2019, 25(5): 1244-1251
- [14] 王雨晴, 马子奇, 侯嘉欣, 等. 盐胁迫下植物根系分泌物的成分分析与生态功能研究进展[J]. *生物技术通报*, 2024, 40(1): 12-23
WANG Y Q, MA Z Q, HOU J X, et al. Composition analysis and ecological functions of plant root exudates under salt stress: A research review [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2024, 40 (1): 12-23
- [15] MA J F, RYAN P R, DELHAIZE E. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids [J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(6): 273-278
- [16] 吴清莹, 林宇龙, 孙一航, 等. 根系分泌物对植物生长和土壤养分吸收的影响研究进展[J]. *中国草地学报*, 2021, 43(11): 97-104
WU Q Y, LIN Y L, SUN Y H, et al. Research progress on effects of root exudates on plant growth and soil nutrient uptake [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2021, 43(11): 97-104
- [17] 于崧, 杨贺麟, 朱雪天, 等. 盐碱胁迫对芸豆根系分泌物组分及含量的影响[J]. *北方园艺*, 2021(17): 90-96
YU S, YANG H L, ZHU X T, et al. Effects of saline-alkali stress on components and contents of root exudates in kidney bean [J]. *Northern Horticulture*, 2021(17): 90-96
- [18] 聂颖. 抗盐碱转BADH基因大豆对根系分泌物及土壤细菌群落结构的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2018: 24-28
NIE Y. Effects of salt-tolerant BADH transgenic soybean on root exudates and soil bacterial community structure [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2018: 24-28
- [19] 王伯豪, 刘丹阳, 党龙鑫, 等. 有机酸对盐碱土棉花铃期光合特性及生理指标的影响[J]. *农业资源与环境学报*, 2024, 41 (6): 1323-1331
WANG B H, LIU D Y, DANG L X, et al. Effects of organic acids on photosynthetic characteristics and physiological indices of cotton at boll stage in saline-alkali soil [J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2024, 41(6): 1323-1331
- [20] 李宏伟, 郑琪, 李滨, 等. 一种耐盐碱牧草—长穗偃麦草研究进展[J]. *草业学报*, 2022, 31(05): 190-199
LI H W, ZHENG Q, LI B, et al. Research progress on a salt-alkali tolerant forage grass-*Tall wheatgrass* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(5): 190-199
- [21] BORRAJO C I, SÁNCHEZ-MOREIRAS A M, REIGOSA M J. Morpho-physiological responses of tall wheatgrass populations to different levels of water stress [J]. *PLoS One*, 2018, 13 (12): e0209281
- [22] JAFARI A A, ANVARI H, NAKHJAVAN S, et al. Effects of phenological stages on yield and quality traits in 22 populations of tall wheatgrass *Agropyron elongatum* grown in Lorestan, Iran [J]. *Journal of Rangeland Science*, 2010, 1(1): 9-16
- [23] 汪文佳, 宋运贤, 胡伟娟, 等. (小麦×长穗偃麦草) F_1 与长穗偃麦草生物量积累相关性状的比较[J]. *草业科学*, 2020, 37 (9): 1821-1832
WANG W J, SONG Y X, HU W J, et al. Comparison of biomass accumulation-related traits between (wheat × tall wheatgrass) F_1 and tall wheatgrass [J]. *Pratacultural Science*, 2020, 37(9): 1821-1832
- [24] 张睿, 封晓辉, 吴玉洁, 等. 长穗偃麦草(*Thinopyrum ponticum*)幼苗对盐旱胁迫的生理响应[J]. *中国生态农业学报*, 2022, 30(11): 1795-1806
ZHANG R, FENG X H, WU Y J, et al. Physiological responses of *Thinopyrum ponticum* seedlings to combined salt-drought stress [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2022, 30(11): 1795-1806
- [25] ITURRALDE ELORTEGUI M D R M, BERONE G D, STRIKER G G, et al. Anatomical, morphological and growth

- responses of *Thinopyrum ponticum* plants subjected to partial and complete submergence during early stages of development[J]. Functional Plant Biology, 2020, 47(8):757-768
- [26] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59:651-681
- [27] TONG C, YANG G, AOENBOLIGE, et al. Screening of salt-tolerant *thinopyrum ponticum* under two coastal region salinity stress levels[J]. Frontiers in Genetics, 2022, 13:832013
- [28] GUO Q, MENG L, MAO P C, et al. Salt tolerance in two tall wheatgrass species is associated with selective capacity for K^+ over Na^+ [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2015, 37(7):7108
- [29] SHAN L, LI C, CHEN F, et al. A Bowman-Birk type protease inhibitor is involved in the tolerance to salt stress in wheat[J]. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(8):1128-37
- [30] SIMA N A K K, ASKARI H, MIRZAEI H H, et al. Genotype-dependent differential responses of three forage species to calcium supplement in saline conditions[J]. Journal of Plant Nutrition, 2009, 32(4):579-597
- [31] 倪萍, 曹园园, 杨建锋, 等. 灌溉方式对石嘴山地区土壤盐渍化程度的影响[J]. 农业科学研究, 2023, 44(4):55-60
- NI P, CAO Y Y, YANG J F, et al. Effects of irrigation methods on soil salinization degree in Shizuishan region[J]. Journal of Agricultural Sciences, 2023, 44(4):55-60
- [32] 樊盛菊. 盐碱胁迫下盐生植物根际微环境对土壤修复作用的研究[D]. 天津:河北工业大学, 2006:28-31
- FAN S J. Study on the remediation effect of halophyte rhizosphere microenvironment on soil under saline-alkali stress[D]. Tianjin:Hebei University of Technology, 2006:28-31
- [33] FANG Y, XUN F, BAI W, et al. Long-term nitrogen addition leads to loss of species richness due to litter accumulation and soil acidification in a temperate steppe[J]. PLoS One, 2012, 7(10):e47369
- [34] VANCE E D, BROOKES P C, JENKINSON D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C [J]. Soil Biology and Biochemistry, 1987, 19(6):703-707
- [35] 王琰, 聂麦茜, 王菲, 等. 施氏假单胞菌 N2 降解 1-羟基-2 萘甲酸的特性及机理研究[J]. 西安建筑科技大学学报, 2017, 49(1):135-140
- WANG Y, NIE M Q, WANG F, et al. Characteristics and mechanism of 1-hydroxy-2-naphthoic acid degradation by *Pseudomonas stutzeri* N2[J]. Journal of Xi'an University of Architecture & Technology, 2017, 49(1):135-140
- [36] ZHANG Y, FERNIE A R. The role of TCA cycle enzymes in plants[J]. Advanced Biology, 2023, 7(8):e2200238
- [37] 刘苗苗, 王梅珍, 卢善发. 丹参中尿黑酸茄尼酯转移酶基因的克隆及其生物信息学分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2019, 38(8):3614-3621
- LIU M M, WANG M Z, LU S F. Cloning and bioinformatic analysis of homogenisate solanesyltransferase gene in *Salvia miltiorrhiza* [J]. Genomics and Applied Biology, 2019, 38(8):3614-3621
- [38] DONG N Q, LIN H X. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(1):180-209
- [39] MIERZIAK J, BURGBERGER M, WOJTASIK W. 3-hydroxybutyrate as a metabolite and a signal molecule regulating processes of living organisms[J]. Biomolecules, 2021, 11(3):402
- [40] MIAO Y, XU L, HE X, et al. Suppression of tryptophan synthase activates cotton immunity by triggering cell death via promoting SA synthesis[J]. Plant, 2019, 98(2):329-345
- [41] LI W, ZHU X, ZHANG M, et al. Phenoxylacetic acid enhances nodulation symbiosis during the rapid growth stage of soybean[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2024, 121(37):e2322217121
- [42] TAHERI S, RONAGHI A, FASAEI R G, et al. Co-ordination of root salinity and shoot zinc level with rhizosphere organic acid secretion in maize[J]. Rhizosphere, 2020, 14:100-197
- [43] LIU W, LI R J, HAN T T, et al. Salt stress reduces root meristem size by nitric oxide-mediated modulation of auxin accumulation and signaling in Arabidopsis[J]. Plant Physiology, 2015, 168(1):343-56
- [44] 周丹. 盐胁迫对植物光合-水分关系的影响研究[J]. 植物学研究, 2021, 10(3):231-238
- ZHOU D. Effects of salt stress on photosynthetic-water relations in plants[J]. Botanical Studies, 2021, 10(3):231-238
- [45] 王仨珍, 刘倩, 高娅妮, 柳旭. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(16):5565-5577
- WANG Q Z, LIU Q, GAO Y N, LIU X. Research progress on response mechanisms of plants to saline-alkali stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(16):5565-5577
- [46] MUNNS R. Comparative physiology of salt and water stress[J]. Plant, Cell & Environment. 2002, 25(2):239-250
- [47] ZHANG J L, SHI H Z. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance [J]. Photosynthesis Research, 2013, 115(1):1-22
- [48] SHABALA S, CUIN T A. Potassium transport and plant salt tolerance[J]. Physiologia Plantarum, 2008, 133(4):651-669
- [49] SCHULZ L, UNG K L, ZUZIC L, et al. Transport of phenoxylacetic acid herbicides by PIN-FORMED auxin transporters[J]. Nature Plants, 2025, 11(5):1049-1059
- [50] ZHAO M L, ZHAO J, YUAN J, et al. Root exudates drive soil-microbe-nutrient feedbacks in response to plant growth [J]. Plant Cell and Environment, 2021, 44(2):613-628
- [51] MANDAL S M, MANDAL M, DAS A K, et al. Stimulation of indoleacetic acid production in a Rhizobium isolate of Vigna mungo by root nodule phenolic acids[J]. Archives of Microbiology, 2009, 191(4):389-393