

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.04.016

引用格式:周澳,郭子华,杨亮,等.长穗偃麦草根系分泌萜类对盐胁迫的响应[J].草地学报,2026,34(4):1313—1321

ZHOU Ao, GUO Zi-hua, YANG Liang, et al. Responses of Terpenoids Roots Exudates of *Elytrigia elongata* to Salt Stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(4):1313—1321

长穗偃麦草根系分泌萜类对盐胁迫的响应

周 澳^{1,2,3}, 郭子华^{1,2,3}, 杨 亮^{1,2,3}, 郝欢欢^{1,2,3}, 张 冉^{1,2,3}, 陈晓鹏^{1,2,3}, 赵 祥^{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:为探究耐盐植物根系分泌萜类物质对盐胁迫的响应机制,以长穗偃麦草(*Elytrigia elongata*)为研究对象,在土壤中添加不同浓度的NaCl溶液,模拟对照、轻度、中度和重度盐胁迫处理,采用非靶向代谢组学技术,测定萜类根系分泌物的种类与相对丰度变化,分析萜类物质相对丰度与根系性状、根际土壤理化性质间的关系。结果表明:与对照相比,轻、中、重度盐胁迫处理下倍半萜、单萜、二萜和其他萜类根系分泌物的相对丰度显著降低8.61%~16.41%,三萜和三萜皂苷类仅在轻度盐胁迫下分别显著降低24.54%和12.43%;土壤pH是影响长穗偃麦草萜类根系分泌物的关键因子,随土壤盐度增加,土壤pH值降低,进而抑制倍半萜、单萜、二萜和其他萜类根系分泌物的分泌。本研究为深入理解植物耐盐的生理机制提供科学依据。

关键词:盐渍化;长穗偃麦草;根系分泌物;萜类

中图分类号:S812.4

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)04-1313-09

Responses of Terpenoids Roots Exudates of *Elytrigia elongata* to Salt Stress

ZHOU Ao^{1,2,3}, GUO Zi-hua^{1,2,3}, YANG Liang^{1,2,3}, HAO Huan-huan^{1,2,3},
ZHANG Ran^{1,2,3}, CHEN Xiao-peng^{1,2,3}, ZHAO Xiang^{1,2,3*}

(1. College of Grassland Science, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi Province 030801, China; 2. Shanxi Key Laboratory of Grassland Ecological Protection and Native Grass Germplasm Innovation, Taigu, Shanxi Province 030801, China; 3. Youyu Loess Plateau Grassland Ecosystem National Research Station, Youyu, Shanxi Province 037200, China)

Abstract: To investigate the response mechanism of terpenoid root exudates to salt stress in halophytes, *Elytrigia elongata* was used as a model species. Gradients of NaCl solutions were applied to soil to simulate control, light, moderate, and severe salt stress conditions. A non-targeted metabolomics approach was employed to identify the profiles and relative abundances of terpenoid compounds in root exudates, and correlations between terpenoid abundance, root morphological traits, and rhizosphere soil physicochemical properties were analyzed. The results showed that compared with the control, the relative abundance of sesquiterpenes, mono-terpenes, diterpenes and other terpenoids in root exudates significantly decreased by 8.61%-16.41% under light, moderate and severe salt stress treatments. Triterpenoids and triterpene saponins significantly decreased by 24.54% and 12.43% respectively only under light salt stress. Soil pH emerged as the primary factor influencing terpenoid exudation in *Elytrigia elongata*. As soil salinity increased, pH decreased, thereby suppressing the secretion of sesquiterpenoids, monoterpenoids, diterpenoids, and other terpenoid classes. These findings provide critical insights into the physiological mechanisms underlying plant adaptation to saline environments.

Key words: Salinization; *Elytrigia elongata*; Root exudates; Terpenoids

全球盐渍土的面积约为 1.1×10^9 hm²,其中我国盐渍土的面积约为 3.69×10^7 hm²,占可利用土地面

积的4.88%^[1]。盐胁迫下,植物叶片中Na⁺过量积累,引发气孔关闭,并损伤光合色素与光合膜系统,

收稿日期:2025-05-14;修回日期:2025-08-20

基金项目:国家自然科学基金项目(32271682)资助

作者简介:周澳(1999-),男,汉族,河南开封人,硕士研究生,主要从事草地生态与修复研究, E-mail: za228347@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: sxndzhaox@126.com

抑制光合作用;同时,渗透胁迫与离子毒害也阻碍了水分和养分的吸收,造成植物生长发育迟缓^[2]。耐盐植物通过特殊的生理结构、抗氧化调控、渗透调节、离子调控和激素调控等机制协同应对盐胁迫^[3]。例如,二色补血草(*Limonium bicolor*)通过特殊的叶片和气孔结构减少蒸腾失水,以缓解盐胁迫引发的生理干旱;同时,它还具有盐腺这一泌盐结构,可以主动排泄过量的 Na^+ ,从而抵御盐胁迫。而玉米(*Zea mays* L.)则通过根部的凯氏带限制过量 Na^+ 进入中柱,以降低盐胁迫引起的损伤^[4]。此外,分泌特定根系分泌物也是耐盐植物应对盐胁迫的策略之一。

根系分泌物是植物在生长期通过根系向土壤中输入的各种无机离子(H^+ , K^+ , Mg^{2+} , Na^+ 等)和有机物(糖类、有机酸、酚酸类、氨基酸、萜类等)的统称,是植物与土壤进行相互作用的主要途径。植物通过调整根系分泌物的种类和分泌量,调节细胞渗透平衡和根际pH值,以及招募有益微生物等机制应对盐胁迫^[5]。特别是根系分泌的萜类化合物具有招募有益微生物或抑制病原菌定殖^[6-7]、抑制病原线虫定殖^[8]、通过化感作用抑制竞争植物生长的能力^[9]。但关于耐盐植物根系分泌的萜类物质在缓解盐胁迫对植物影响方面的调控作用,及其随盐胁迫强度增加的变化趋势与机制,目前鲜见相关研究报道。

长穗偃麦草是一种丛生的多年生禾本科牧草,因其耐盐碱、耐旱、耐涝的特性常用作盐渍土治理植物。关于长穗偃麦草的耐盐机制研究目前多聚焦在耐盐阈值、盐胁迫对其生长的影响、对盐胁迫的生理响应等方面^[10-11]。关于长穗偃麦草根系分泌萜类物质的相对丰度和种类如何响应盐胁迫强度的变化,目前尚不清楚。但是,研究其萜类根系分泌物对盐胁迫的响应机制,对解析萜类根系分泌物在植物适应盐胁迫上所起到的作用至关重要。因此,本研究设置不同强度的盐胁迫处理,探究长穗偃麦草萜类根系分泌物相对丰度和种类的变化,旨在揭示长穗偃麦草萜类根系分泌物响应盐胁迫强度变化的机制,为深入理解植物耐盐的生理机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究播种的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

试验在山西农业大学草业学院日光温室内进行,温室内环境条件为相对湿度64%~79%,温度区间14.5℃~29.5℃。供试土壤取自温室外围栽培牧草地,土壤理化性质为pH值7.4、盐度0.06%(干土重量百分比)。试验采用完全随机区组设计,设置4个梯度盐胁迫处理,每个处理设4个重复。

依据《中国盐渍土》中的土壤盐渍化分级标准^[12]:非盐渍土(含盐量 $<0.1\%$ 干土重)、轻度盐渍化(0.1%~0.2%)、中度盐渍化(0.2%~0.4%)、重度盐渍化(0.4%~0.6%),本研究设定盐胁迫梯度如下(盐含量/干土重量百分比):C(不添加NaCl,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)。

选用直径21 cm、高度15 cm的带托盘塑料花盆进行栽培,通过预实验确定田间持水量为20%,每盆装填2000 g干土并添加400 g水,调节至该含水量。每盆均匀播种0.2 g长穗偃麦草种子,播种时间为2023年7月11日。自7月17日发芽后,出苗阶段每3 d施用25 mL霍格兰营养液与补足水量的蒸馏水混合液,共计浇灌5次。发芽15 d后(2023年8月1日)进行盐胁迫处理,根据称重法测算水分缺失量,将相应量的NaCl溶解在对应体积蒸馏水中实施梯度盐胁迫,对照组添加对应体积蒸馏水以补充缺失水分。后续养护每3 d将25 mL霍格兰营养液与补充水混合后均匀喷施土表。

1.3 土壤样品和根分泌物样品采集

经盐胁迫处理30 d后进行根系分泌物与根际土壤样品采集。具体操作流程如下:将植株连同根土从花盆中整体取出后,首先剥离外围松散土壤,随后通过剧烈抖动去除附着性较差的土体,最后使用毛刷将仍紧密附着于根系表面且厚度 ≤ 2 mm的土壤轻柔刷取,该部分为根际土壤样品^[13]。所获土壤经2 mm孔径筛分并人工剔除植物残体后分装处理:一份装入自封袋于4℃冷藏保存,用于测定 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N及微生物生物量碳、氮含量;另一份经自然风干后密封保存,供检测pH值、全氮等指标。

根系分泌物收集采用原位模拟法:将去除根际

土后的完整根系迅速转移至预置40 g原盆栽土与200 mL蒸馏水的250 mL锥形瓶内,锡纸包裹避光培养5 d。培养结束后经滤纸过滤及真空抽滤获得分泌物提取液,分装至玻璃培养皿后覆盖均匀微孔的封口膜,使用冷冻干燥机(Alpha 1-4 LSCbasic, Christ, Germany)进行冻干处理,最终通过LC-MS非靶向代谢组学技术^[14]分析长穗偃麦草根分泌物的组成特征及相对丰度。

1.4 测定指标及方法

1.4.1 土壤理化性质 使用多参数分析仪(DZB-712便携式多参数分析仪,上海)测定土壤的pH值、电导率及盐度,土壤含水量则通过铝盒烘干法测定^[15]。土壤无机氮(NH_4^+ -N和 NO_3^- -N)含量的测定,操作如下:首先按照土水比1:5的比例将5 g鲜土置于150 mL塑料瓶中,加入25 mL预配的 $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ K_2SO_4 溶液,随后在螺旋震荡仪上震荡30 min($220 \text{ rpm} \cdot \text{min}^{-1}$);震荡后的样品经滤纸过滤至10 mL离心管后,采用浸提法结合连续流动分析仪(Auto Analyzer 3 SEAL, Bran and Luebbe, Nordstedt, Germany)完成测定^[16]。土壤可溶性有机碳(DOC)和可溶性有机氮(DON)的测定使用总有机碳分析仪(Elementar vario, Germany)^[17]。此外,土壤微生物生物量碳^[18](MBC)和微生物生物量氮^[16](MBN)的测定按照氯仿熏蒸- K_2SO_4 浸提法进行。

1.4.2 根系分泌物 根系分泌物样本通过LC-MS平台(美吉生物医药科技有限公司,上海)进行检测。样品制备:冻干样本复溶于100 μL 超纯水后,加入400 μL 提取液(乙腈:甲醇=1:1,含4种内标, $0.02 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ L-2-氯苯丙氨酸内标等)混合,通过涡旋30 s、低温超声提取30 min(5°C , 40 kHz)及 -20°C 静置30 min后,离心15 min($13\,000 \text{ g}$, 4°C)移取上清液氮气吹干,复溶于100 μL 复溶液(乙腈:水=1:1),低温超声萃取5 min(5°C , 40 kHz),离心10 min($13\,000 \text{ g}$, 4°C),取上清液上机分析。

色谱条件:色谱柱为BEH C18,流动相A为95%乙腈水(含5 mM乙酸铵);流动相B为5%乙腈水(含10 mM乙酸铵)。梯度条件:0~10.5 min,流动相B从0%升至35%;10.5~11.5 min,流动相B从35%升至50%;11.5~13 min,流动相B维持50%;13~13.1 min,流动相B从50%降至0%。柱温为 40°C ,流速 $0.40 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$ 。质谱条件:采用正

负离子扫描模式,质量扫描范围 $\text{m} \cdot \text{z}^{-1}$:70-1050。离子喷雾电压:正离子电压3500 V,负离子电压-3000 V,鞘气344.74 kPa,辅助加热气89.63 kPa,离子源加热温度 450°C ,20-40-60 V循环碰撞能,MS1分辨率70000,MS2分辨率17500。原始数据经Progenesis QI(Waters Corporation, Milford, USA)软件预处理后,通过美吉云平台^[19](cloud.majorbio.com)进行归一化、QC样本筛选($\text{RSD} < 30\%$)及OPLS-DA分析($\text{VIP} > 1$ 且 $P < 0.05$ 为差异代谢物),结合KEGG数据库注释萜类根系分泌物。

1.5 统计分析

数据采用Microsoft Excel 2016进行初步整理,利用SPSS(IBM SPSS Statistics 27.0, U. S. A)单因素方差分析检验盐胁迫对6类萜类根系分泌物相对丰度的影响,多重比较采用LSD法($P < 0.05$)。利用Origin(Origin 2022, Origin Lab, U. S. A)软件进行绘图。主坐标分析(PCoA)、多元线性模型^[20]和结构方程模型(SEM)使用R语言(R4.4.2)中的vegan包、glmm.hp包、lavaan包进行分析与制图;线性模型构建前使用car包进行共线性分析并去共线性变量,利用glmm.hp包进行层次分割,给模型内每个解释变量分配个体效应,为解释变量的相对重要性评估提供定量指标。使用Adobe Illustrator(Adobe Illustrator 2023, Adobe Inc, U. S. A)进行图片的编辑和排版。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对萜类根系分泌物相对丰度的影响

长穗偃麦草的倍半萜、单萜、二萜和其他萜类根系分泌物相对丰度随盐胁迫强度增加呈显著下降趋势,而三萜和三萜皂苷类根系分泌物无显著变化趋势(图1)。与对照相比,轻度、中度和重度盐胁迫下倍半萜、单萜及其他萜类的相对丰度分别显著降低10.98%~14.30%、10.61%~13.92%和8.61%~10.98%($P < 0.05$),但不同盐胁迫处理间无显著差异。轻度、中度和重度盐胁迫处理下二萜类分泌物的相对丰度,与对照相比分别显著下降9.48%、14.15%和16.41%($P < 0.05$);中度与重度盐胁迫处理二萜类相对丰度较轻度盐胁迫分别显著降低5.16%和7.65%($P < 0.05$),但两者间无显

著差异。与对照相比,轻度盐胁迫下三萜和三萜皂苷类分泌物相对丰度分别显著下降 24.54% 和

12.43% ($P < 0.05$),但对照、中度及重度盐胁迫间无显著差异。

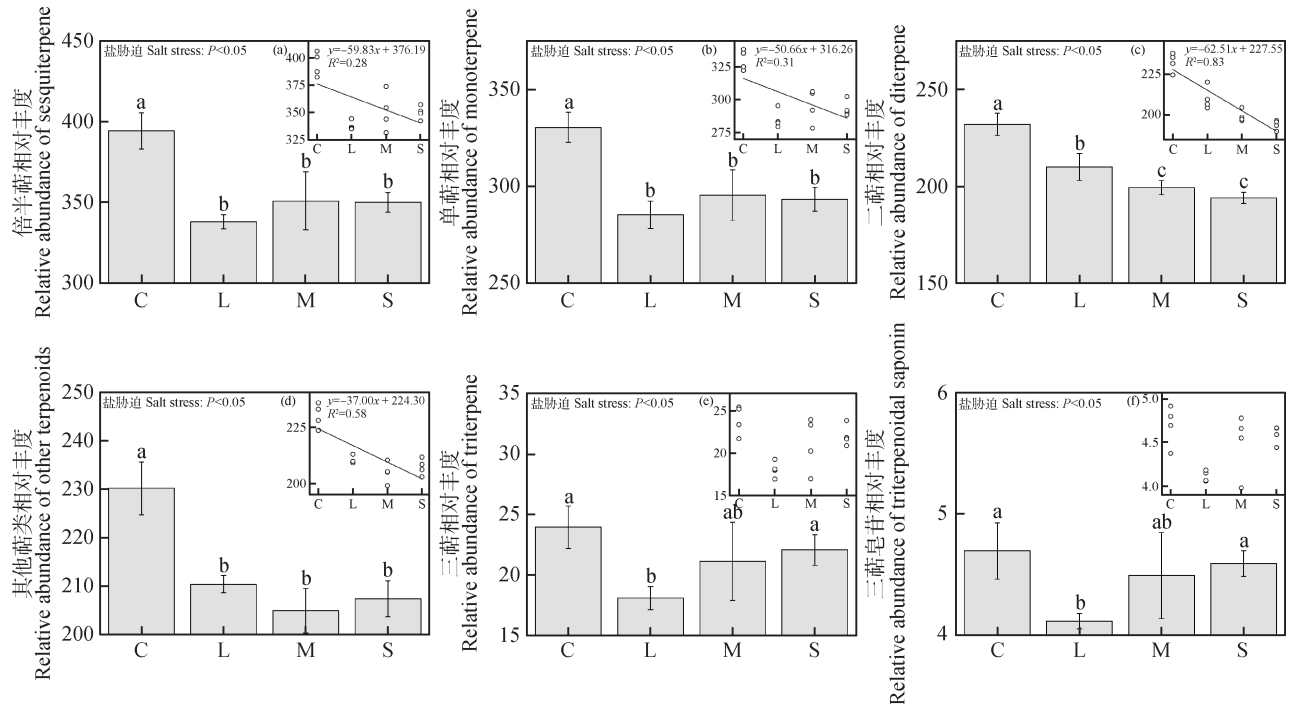


图1 盐胁迫对长穗偃麦草萜类根系分泌物相对丰度的影响

Fig. 1 Effects of salt stress on the relative abundance of terpenoid root exudates of *Elytrigia elongata*

注:不同小写字母代表各处理间差异显著($P < 0.05$)。图中C表示对照,L、M和S分别表示轻度(0.2%)、中度(0.4%)、重度(0.6%)盐胁迫处理。右上角小图为土壤盐浓度与萜类根系分泌物相对丰度的相关关系。下同

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). C indicates the control group, L, M and S represents the light (0.2%), moderate (0.4%), and severe (0.6%) salt stress in the figure, respectively. The inset in the upper right corner illustrates the correlation between soil salinity and the relative abundance of terpenoid root exudates. The same as below

2.2 盐胁迫下长穗偃麦草萜类根系分泌物的组间差异

为揭示4种处理间萜类根系分泌物相对丰度的差异,进行了主坐标分析,其中轴1和轴2分别解释长穗偃麦草萜类根系分泌物 90.02% 和 8.39% 的变化(图2)。轻度、中度和重度盐胁迫处理下的长穗偃麦草萜类根系分泌物与对照组相比差异显著($P < 0.05$),且轻度与重度盐胁迫间差异显著($P < 0.05$),其余各处理间无显著差异。

2.3 根际土壤理化性质与根系性状对长穗偃麦草萜类根系分泌物的影响

为了明确根际土壤理化性质与根系性状对倍半萜、单萜、二萜和其他萜类这4种显著下降根系分泌物的影响,构建了多元线性模型(图3)以评估解释变量对萜类根系分泌物相对丰度变异的相对重要性。倍半萜、单萜、二萜和其他萜类与解释变量的模型拟合度(R^2)分别为0.60,0.52,0.75和0.78,

解释度较高。土壤pH值是影响倍半萜和单萜相对丰度的主要驱动因子,分别解释了倍半萜和单萜相对丰度变化的41.81%和42.42%;土壤含水量是影响二萜相对丰度的主要驱动因子,解释了二萜相对丰度变化的44.40%;土壤含水量和硝态氮是影响其他萜类的主要驱动因子,分别解释了其他萜类相对丰度变化的34.35%和30.73%。

2.4 盐胁迫影响长穗偃麦草萜类根系分泌物相对丰度的路径

结构方程模型分析结果表明(图4),随土壤盐度增加,根际土壤pH值降低,从而降低了长穗偃麦草萜类根系分泌物的相对丰度。土壤盐度还可通过调节根际土壤含水量及无机氮含量影响根系分泌物萜类的相对丰度,但两条路径并不显著。该模型可解释盐胁迫影响根系分泌物萜类的相对丰度56%的变化。

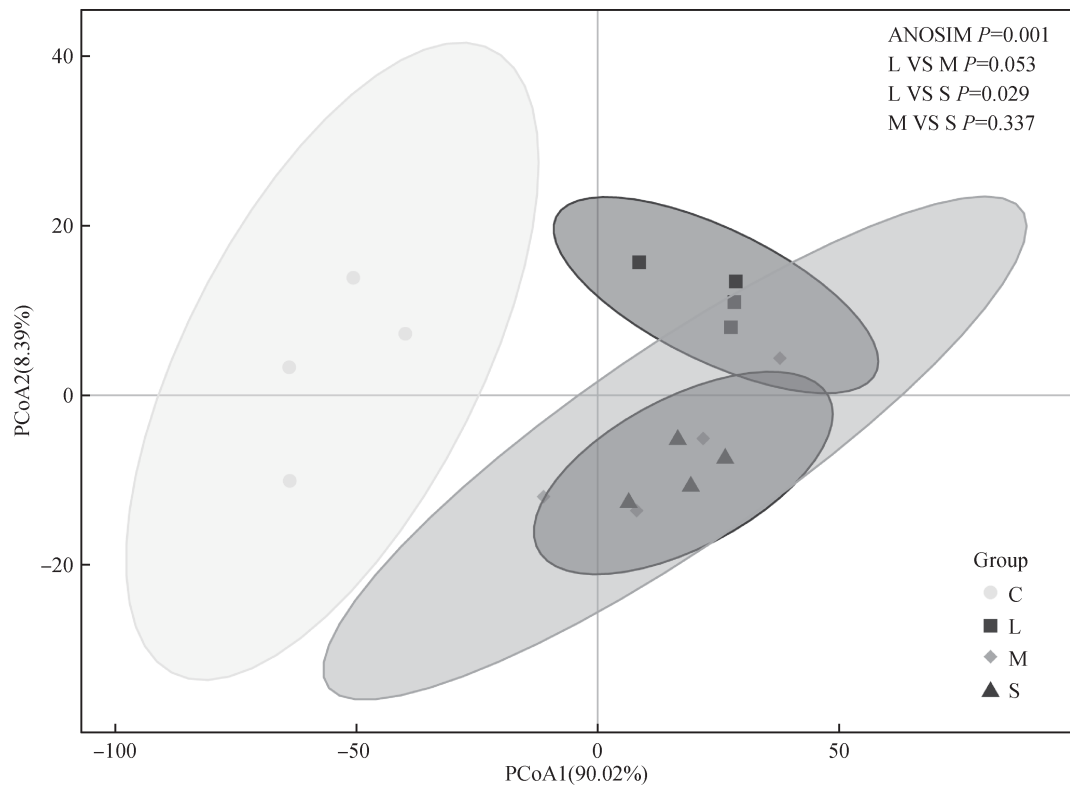


图2 长穗偃麦草萜类根系分泌物相对丰度的PCoA分析

Fig. 2 PCoA analysis of the relative abundance of terpenoid root exudates of *Elytrigia elongata*

3 讨论

与对照组相比,盐胁迫会抑制倍半萜、单萜、二萜和其他萜类的分泌,而三萜和三萜皂苷类根系分泌物的相对丰度在轻度盐胁迫下降低,中度和重度盐胁迫下恢复正常,表明不同萜类在植物应对盐胁迫时,作用和变化趋势不同。本研究中4种萜类下降可能与植物减少萜类物质合成而将光合产物投资在脯氨酸含量和总抗氧化能力上有关。有研究表明,温郁金(*Curcuma wenyujin*)在盐胁迫下过表达CwJAZ4/9显著降低茉莉酸(JA)诱导的萜类生物合成相关基因表达(如CwFPS2、CwTPS5/10),导致根部萜类化合物(如吉马酮、姜黄醇)含量下降,但其毛状根生长受抑较轻,脯氨酸含量和总抗氧化能力较高,从而在盐胁迫下维持细胞稳态^[21]。而先下降后恢复正常的两种萜类,可能与植物在盐胁迫下的维持质膜稳定性和抑制病原微生物等作用有关。例如,秋茄(*K. candel*)和木榄(*B. gym-norrhiza*)根部萜类化合物含量随着盐胁迫强度的增加而显著增加,根部萜类化合物的积累可能通过影响质膜稳定性和抑制病原微生物等途径提高植物的耐盐性^[22]。据估计约有20%~40%的同化碳

被转移到根中,并以根际分泌物的形式释放到根际^[23],在积累的同时,其向外分泌量也可能相应增加。因此,盐胁迫下萜类化合物合成的减少或增加都是植物在应对盐胁迫时生长-防御机制权衡的结果,但萜类根系分泌物在植物耐盐方面的具体作用仍待进一步研究。

根系分泌萜类化合物的丰度由根际分解速率与植物体内萜类物质合成速率之间的平衡决定。有关萜类物质降解速率的研究较少,未能找到相关证据支持。萜类物质生物合成主要依赖甲羟戊酸途径(Mevalonate pathway, MVA)和甲基赤藓糖醇磷酸途径(Methylerythritol phosphate pathway, MEP)提供前体物质^[24]。其中,MVA途径以乙酰辅酶A为起始底物,而MEP途径则以丙酮酸和甘油醛-3-磷酸为反应底物,两类代谢途径的最终产物均是异戊烯基焦磷酸(Isopentenyl pyrophosphate, IPP)及二甲基烯丙基焦磷酸(Dimethylallyl pyrophosphate, DMAPP)^[25]。其中,MVA途径存在HMG-CoA还原酶(HMG-CoA reductase, HMGR)和磷酸甲羟戊酸激酶(Phosphomevalonate kinase, PMK)两种关键酶,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)HMGR和PKM基因在烟叶中同时过表达增加了倍

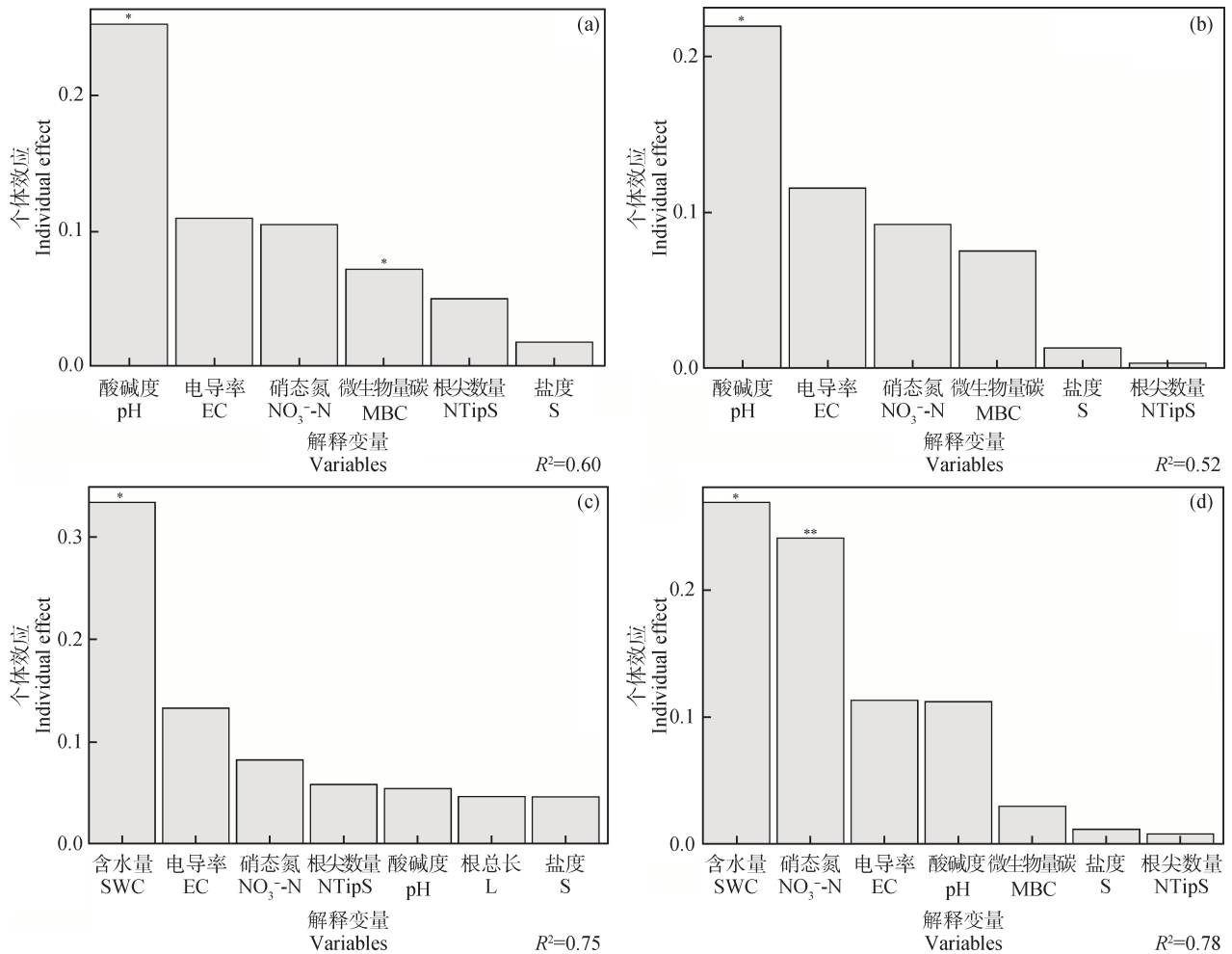


图3 根际土壤理化性质与根系性状对长穗偃麦草萜类根系分泌物的影响

Fig. 3 Effects of rhizosphere soil properties and root traits on terpenoid root exudates of *Elytrigia elongata*

注:图(a)、(b)、(c)和(d)分别是倍半萜、单萜、二萜和其他萜类根系分泌物的多元线性模型。柱状图数值代表各因素的个体效应且加和等于R²,R²代表模型的解释度。*,**分别表示在P<0.05,P<0.01水平下显著

Note: Figs (a), (b), (c) and (d) represent the multiple linear models of sesquiterpene, monoterpene, diterpene and other terpene root exudates, respectively. The histogram value represents the individual effect of each factor and the sum is equal to R², and R² represents the interpretation of the model. * and ** represent the significant effect at P<0.05 and P<0.01, respectively

半萜和无环单萜的释放量;MEP途径有DXP合酶(DXP synthase, DXS)这一关键酶,通常过表达DXS基因会增加MEP衍生的萜类化合物的产生,同时过表达DXP还原异构酶(DXP reductoisomerase, DXR)和2类DXS基因可以增加胡椒薄荷(*Mentha Piperita*)精油中单萜的含量^[26-27]。IPP和DMAPP需经异戊烯基转移酶催化延伸碳链长度,该过程具有显著的酶特异性:由香叶基二磷酸合酶(Geranyl pyrophosphate synthase, GPPS)催化生成C10的GPP作为单萜合成前体;法尼基二磷酸合酶(Farnesyl pyrophosphate synthase, FPPS)在细胞质中催化生成C15的代谢中间产物FPP,为倍半萜及三萜的生物合成提供前体;而香叶基香叶基二磷酸

合酶(Geranylgeranyl pyrophosphate synthase, GGPPS)则负责催化形成C20的GGPP,作为二萜合成的直接前体^[28]。随后经萜类合酶(Terpene synthase, TPS)催化,将异戊烯二磷酸(GPP、FPP、GGPP和GFPP)转化为具有不同结构和碳数的萜类化合物骨架^[29]。基于蛋白结构特征和功能特性评估,植物萜类合酶基因被划分为TPS-a、TPS-b、TPS-c、TPS-d、TPS-e/f、TPS-g、TPS-h等亚家族。I类TPS包括TPS-a、TPS-b、TPS-d、TPS-e/f,而II类TPS包含TPS-c和TPS-h^[30]。单萜、倍半萜、二萜是由I类和II类TPS催化合成,但大多数三萜依赖II类TPS催化合成^[31],而三萜皂苷则是糖基化的三萜化合物^[32]。黑壳楠(*Lindera megaphylla*)

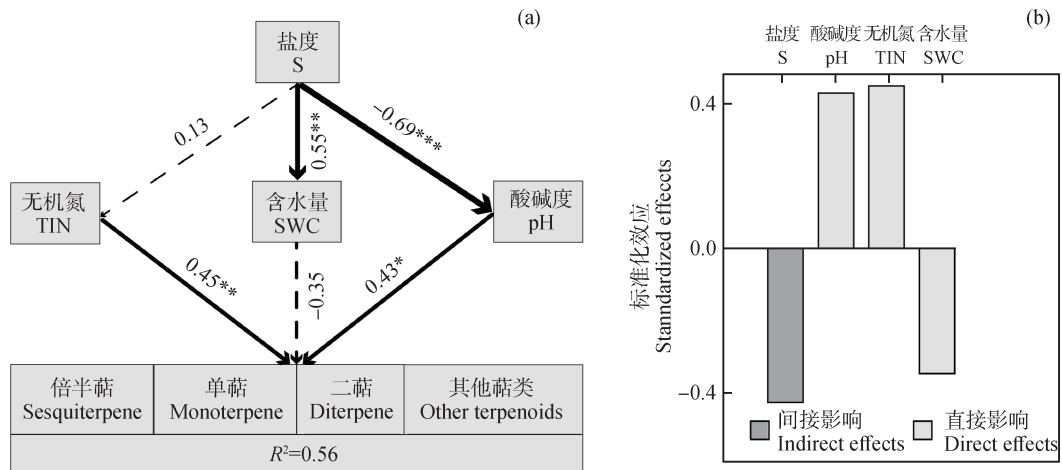


图4 盐胁迫影响长穗偃麦草萜类根系分泌物相对丰度的结构方程模型($n=16$, $\chi^2=2.949$, $df=4$, $P=0.566$, $RMSEA=0.000$, $GFI=0.942$, $CFI=1.000$)及其标准化效应

Fig. 4 Structural equation model of the standardized effects of salt stress on the relative abundance of terpenoid root exudates of *Elytrigia elongata*

注: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: 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; and *, ** and *** represent the significant effect at $P<0.05$, $P<0.01$ and $P<0.001$, respectively

TPS-a亚家族中的LmTPS1(Lme04028)基因与石竹烯氧化物含量高度相关,过表达LmTPS1的转基因番茄中 β -石竹烯(β -caryophyllene, 倍半萜)和蛇麻烯(Humulene, 倍半萜)含量显著升高^[33]。本研究中,萜类化合物分泌在盐胁迫条件下基本呈降低趋势,结合上述研究中萜类合成酶基因表达与产物积累成正相关,推测其响应模式可能主要与上述生物合成途径中关键酶基因表达降低有关。

轻度、中度和重度盐胁迫处理下的长穗偃麦草萜类根系分泌物与对照组相比均有显著差异,且轻度与重度盐胁迫间有显著差异,其余各处理间无显著差异。这证明长穗偃麦草的萜类化合物生物合成对是否有盐胁迫有敏感响应,且在受到轻度盐胁迫和重度盐胁迫时的响应机制是不同的。在其他植物中也可见到相似的调控机制,例如,丹参(*Salvia mirzayanii*)中 α -乙酸松油酯(α -terpinyl acetate, 单萜)和1,8-桉叶素(1,8-cineole, 单萜)的含量在轻度盐胁迫下显著增加,但在重度盐胁迫下降低^[34]。

根际土壤pH值、含水量和硝态氮等因素影响萜类根系分泌物的相对丰度,其中倍半萜和单萜主要受pH影响,二萜和其他萜类主要受含水量和硝态氮影响。研究表明,与酸性土壤相比地中海松(*Pinus halepensis*)在碱性土壤中单萜含量更高,并

与氮含量和有效磷含量呈正相关,这可能与碱性土壤较高的pH值影响土壤养分可利用性有关^[35]。本研究中萜类根系分泌物相对丰度与根际土壤pH值呈正相关与上述研究结果相似。研究发现,干旱胁迫会促进地中海松和冬青栎(*Quercus ilex*)萜类化合物合成^[36],这说明萜类化合物的合成与土壤水可利用性有关。氮素可利用性是影响植物初级代谢和次生代谢的关键因素,研究表明,适量施氮会促进青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)体内总三萜类化合物的合成^[37],与本研究中萜类根系分泌物相对丰度与无机氮呈正相关这一结果相似。

4 结论

盐胁迫通过降低根际土壤pH值间接抑制长穗偃麦草根分泌倍半萜、单萜、二萜和其他萜类物质的相对丰度。表明萜类物质的合成与分泌减少,是植物在盐胁迫下“生长-防御”权衡策略之一,可能对改变根际微环境与重构根际微生物群落具有重要作用。

参考文献

- [1] 魏盈,焦乐,张鹏,等. 生物炭改良盐碱地研究与应用进展[J]. 环境科学, 2024, 45(2): 940-951

- WEI Y, JIAO L, ZHANG P, et al. Research and application progress of biochar in improving saline-alkali land[J]. Environmental Science, 2024, 45(2):940-951
- [2] 陈晨, 杨凯波, 王奎萍. 不同胁迫对植物生长发育的影响及植物抗胁迫机制综述[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(19):15-24
- CHEN C, YANG K B, WANG K P. Effects of different stresses on plant growth and mechanisms of plant resistance to stresses: a review[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2024, 52(19):15-24
- [3] ZHAO S S, ZHANG Q K, LIU M Y, et al. Regulation of plant responses to salt stress[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(9):4609
- [4] 王大江, 刘昭, 路翔, 等. 植物耐盐机制研究进展及展望[J]. 华北农学报, 2024, 39(5):80-92
- WANG D J, LIU Z, LU X, et al. Advances and prospect on mechanism of salt tolerance in plants[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2024, 39(5):80-92
- [5] KUMAR N, HALDAR S, SAIKIA R. Root exudation as a strategy for plants to deal with salt stress: an updated review[J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 216:105518
- [6] WANG Y W, JIANG Y B, LIU X M, et al. Analysis of Ginkgo biloba root exudates and inhibition of soil fungi by flavonoids and terpene lactones[J]. Plants, 2024, 13(15):2122
- [7] HUANG A C, JIANG T, LIU Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota[J]. Science, 2019, 364(6440):eaau6389
- [8] DESMEDT W, KUDJORDJIE E N, CHAVAN S N, et al. Rice diterpenoid phytoalexins are involved in defence against parasitic nematodes and shape rhizosphere nematode communities[J]. New Phytologist, 2022, 235(3):1231-1245
- [9] WU J Y, LIU J J, JIANG L, et al. Diversity and dose-dependent allelopathic potential of volatile sesquiterpenes from root extracts of *Chrysanthemum morifolium* cultivars[J]. Scientia Horticulturae, 2024, 327:112830
- [10] LI H W, LI W, ZHENG Q, et al. Salinity threshold of tall wheatgrass for cultivation in coastal saline and alkaline land[J]. Agriculture, 2023, 13(2):337
- [11] LI W, YIN J L, MA D F, et al. Acceptable salinity level for saline water irrigation of tall wheatgrass in edaphoclimatic scenarios of the coastal saline - alkaline land around Bohai Sea[J]. Agriculture, 2023, 13(11):2117
- [12] 王遵亲, 祝寿泉, 俞仁培, 等. 中国盐渍土[M]. 北京: 科学出版社, 1993:334
- WANG Z Q, ZHU S Q, YU R P, et al. Saline Soils in China[M]. Beijing: Science Press, 1993:334
- [13] YU Y, ZHOU Y, JANSSENS I A, et al. Divergent rhizosphere and non-rhizosphere soil microbial structure and function in long-term warmed steppe due to altered root exudation[J]. Global Change Biology, 2024, 30(1):e1711
- [14] DIETZ S, HERZ K, GORZOLKA K, et al. Root exudate composition of grass and forb species in natural grasslands[J]. Scientific Reports, 2020, 10:10691
- [15] 陈虹, 郭炎, 关婷, 等. 苗期水分亏缺对马铃薯生长发育及碳代谢的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2025, 43(2):77-85
- CHEN H, GUO Y, GUAN T, et al. Effects of water deficit on potato growth, development and carbon metabolism at the seedling stage[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2025, 43(2):77-85
- [16] 官鹏, 王如海, 时仁勇, 等. 微生物利用性不同的有机碳源阻控尿素诱导红壤酸化的作用机制[J]. 土壤学报, 2025, 62(1):81-91
- GUAN P, WANG R H, SHI R Y, et al. Inhibition mechanisms of acidification induced by urea application using organic carbon sources with different availability for microorganisms in ultisol[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62(1):81-91
- [17] 贺有文, 韩亚峰, 王旭刚, 等. 不同光照条件下农田湿地土壤碳排放的驱动因子差异[J]. 生态环境学报, 2025, 34(3):391-400
- HE Y W, HAN Y F, WANG X G, et al. Differences in drivers of agricultural wetland soils carbon emissions under contrasting light conditions[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2025, 34(3):391-400
- [18] 杨泽宇, 肖石红, 马姣娇, 等. 典型红树林湿地土壤有机碳组分特征及影响因素[J]. 西部林业科学, 2025, 54(1):126-134
- YANG Z Y, XIAO S H, MA J J, et al. Characteristics and influencing factors of soil organic carbon components in typical mangrove wetlands[J]. Journal of West China Forestry Science, 2025, 54(1):126-134
- [19] REN Y, YU G, SHI C P, et al. Majorbio Cloud: A one-stop, comprehensive bioinformatic platform for multiomics analyses[J]. iMeta, 2022, 1(2):e12
- [20] LAI J S, ZOU Y, ZHANG S, et al. Glmm. hp: an R package for computing individual effect of predictors in generalized linear mixed models[J]. Journal of Plant Ecology, 2022, 15(6):1302-1307
- [21] WANG X Y, ZHU N N, YANG J S, et al. CwJAZ4/9 negatively regulates jasmonate-mediated biosynthesis of terpenoids through interacting with CwMYC₂ and confers salt tolerance in *Curcuma wenyujin*[J]. Plant, Cell & Environment, 2024, 47(8):3090-3110
- [22] BASYUNI M, BABA S, INAFUKU M, et al. Expression of terpenoid synthase mRNA and terpenoid content in salt stressed mangrove[J]. Journal of Plant Physiology, 2009, 166(16):1786-1800
- [23] RASMANN S, HILTPOLD I. Root exudation of specialized molecules for plant-environment interaction[J]. Chimia, 2022, 76(11):922-927
- [24] 薛永常, 王贺贤, 赵娣, 等. 植物萜类化合物生物合成及其功能研究进展[J]. 植物研究, 2025(4):479-490
- XUE Y C, WANG H X, ZHAO D, et al. Research Progress on the Biosynthesis and Functions of Plant Terpenoids[J]. Bulletin of Botanical Research, 2025(4):479-490
- [25] BASALLO O, PEREZ L, LUCIDO A, et al. Changing biosynthesis of terpenoid precursors in rice through synthetic biology[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:1133299

- [26] BERGMAN M E, KORTBEEK R W J, GUTENSOHN M, et al. Plant terpenoid biosynthetic network and its multiple layers of regulation[J]. *Progress in Lipid Research*, 2024, 95: 101287
- [27] LANGE B M, MAHMOUD S S, WILDUNG M R, et al. Improving peppermint essential oil yield and composition by metabolic engineering[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108(41): 16944-16949
- [28] SONG S Y, JIN R T, CHEN Y F, et al. The functional evolution of architecturally different plant geranyl diphosphate synthases from geranylgeranyl diphosphate synthase[J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(6): 2293-2315
- [29] LANIER E R, ANDERSEN T B, HAMBERGER B. Plant terpene specialized metabolism: complex networks or simple linear pathways? [J]. *The Plant Journal*, 2023, 114(5): 1178-1201
- [30] BERGMAN M E, DUDAREVA N. Plant specialized metabolism: diversity of terpene synthases and their products[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2024, 81: 102607
- [31] FUJIHASHI M, SATO T, TANAKA Y, et al. Crystal structure and functional analysis of large-terpene synthases belonging to a newly found subclass[J]. *Chemical Science*, 2018, 9(15): 3754-3758
- [32] 潘磊, 黄蕊, 闫乐乐, 等. 植物三萜皂苷调控昆虫抗性及其生物合成调控的研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(20): 1-8
- PAN L, HUANG R, PAN L, YAN L L, et al. Research progress on plant triterpenoid saponins regulating insect resistance and their biosynthesis[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(20): 1-8
- [33] LIU H L, LIU J, BAI Y, et al. High-quality *Lindera megaphylla* genome analysis provides insights into genome evolution and allows for the exploration of genes involved in terpenoid biosynthesis[J]. *Horticulture Research*, 2025, 12(8): uhaf116
- [34] VALIFARD M, MOHSENZADEH S, KHOLDEBARIN B, et al. Effect of salt stress on terpenoid biosynthesis in *Salvia mirzayanii*: from gene to metabolite[J]. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2019, 94(3): 389-399
- [35] ORMEÑO E, BALDY V, BALLINI C, et al. Production and diversity of volatile terpenes from plants on calcareous and siliceous soils: effect of soil nutrients [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34(9): 1219-1229
- [36] BLANCH J S, PEÑUELAS J, SARDANS J, et al. Drought, warming and soil fertilization effects on leaf volatile terpene concentrations in *Pinus halepensis* and *Quercus ilex*[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, 31(1): 207-218
- [37] 张小燕, 李雨菲, 刘桂华, 等. 施氮对1年生青钱柳生长和三萜类化合物积累的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2020, 42(4): 60-68
- ZHANG X Y, LI Y F, LIU G H, et al. Effects of nitrogen application on growth and triterpenoids accumulation of 1-year-old *Cyclocarya paliurus*[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2020, 42(4): 60-68

(责任编辑 彭露茜)