

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

王雨晴¹ 马子奇¹ 侯嘉欣¹ 宗钰琪¹ 郝晗睿¹ 刘国元^{1, 2} 魏辉^{1, 2}
连博琳^{1, 2} 陈艳红^{1, 2} 张健^{1, 2}

(1. 南通大学生命科学学院, 南通 226019; 2. 南通市观赏植物遗传育种重点实验室, 南通 226019)

摘要: 盐胁迫是常见的非生物胁迫之一, 影响植物的生长发育。根系分泌物是植物与根际环境进行“信息”交换的重要媒介。植物在受到盐胁迫时, 根系分泌物的组分和含量会发生改变, 对盐胁迫下植物的生长发育产生重要影响。本文综述了根系分泌物的成分、检测方式、作用机制及变化调控。其成分主要包括氨基酸、糖类、有机酸和酚酸等。目前对根系分泌物的鉴定和检测方式主要有高效液相色谱、气相色谱-质谱联用、液相色谱-质谱联用以及核磁共振。结合前人研究总结了氨基酸、糖类、有机酸等分泌物在盐胁迫下组成和含量的变化。然后从根际理化环境、根际微生物等方面总结并提出了根系分泌物在盐胁迫下的作用主要包括:(1) 作为信号分子调节植物耐盐能力;(2) 维持根细胞内稳态;(3) 影响根际环境。总结了氨基酸、糖类根系分泌物在盐胁迫下的变化机理, 最后指出目前对根系分泌物成分功能的鉴定以及具体作用机制、通路的研究尚有待深入。本综述旨在分析盐胁迫下植物根系分泌物的生态效应, 为今后深入挖掘植物响应盐胁迫机理提供参考依据。

关键词: 根系分泌物; 盐胁迫; 成分鉴定; 根际环境; 根际微生物; 耐盐机制; 变化机理

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0516

Research Progress in the Composition Analysis and Ecological Function of Plant Root Exudates Under Salt Stress

WANG Yu-qing¹ MA Zi-qi¹ HOU Jia-xin¹ ZONG Yu-qi¹ HAO Han-rui¹ LIU Guo-yuan^{1, 2} WEI Hui^{1, 2}
LIAN Bo-lin^{1, 2} CHEN Yan-hong^{1, 2} ZHANG Jian^{1, 2}

(1. School of Life Sciences, Nantong University, Nantong 226019; 2. Key Laboratory of Landscape Plant Genetics and Breeding, Nantong 226019)

Abstract: Salt stress as one of the common abiotic stresses can affect plant growth and development. Root exudates are considered as an important medium for “information” exchange between plants and rhizosphere environment. When plants suffered in salt stress, the composition and content of root exudates would change to affect the growth and development of plants. This article summarizes the components, detection methods, mechanism of action and changing trends. Root exudates mainly contained amino acids, sugars, organic acids and phenolic acids, etc. The high performance liquid chromatography (HPLC), gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS), liquid chromatography-mass spectrometry (LC-MS) and nuclear magnetic resonance (NMR) are widely used to identify and detect compositions and contents of root exudates. Combined with previous studies, the changes of composition and content of amino acids, sugars, organic acids, etc. under salt stress were summarized. From the aspect of physical and chemical environment and rhizosphere microorganisms, the putative roles of root exudates under salt stress were also summarized, including: 1) acting as signal molecules in plant suffering to salt tolerance; 2) maintaining the homeostasis of root cells; and 3) affecting rhizosphere environment. The change mechanism of amino acids and sugars in salt tolerance of

收稿日期: 2023-05-30

基金项目: 江苏省现代农业重大关键技术攻关项目 (BE2022420), 国家自然科学基金项目 (31971681)

作者简介: 王雨晴, 女, 硕士研究生, 研究方向: 植物介导地下互作机制; E-mail: wang_yuqing99@163.com

通讯作者: 张健, 男, 博士, 教授, 研究方向: 植物抗逆机理; E-mail: yjnkyy@ntu.edu.cn

plants were enumerated. Moreover, we pointed out that, the identification of root exudates function and their mechanisms of action on salt stress need further being studied. This review aims to analyze the ecological effects of plant root exudates under salt stress, and provides a reference for further exploring the mechanism of plant response to salt stress in the future.

Key words: root exudates; salt stress; component identification; rhizosphere environment; rhizosphere microorganisms; mechanism of salt tolerance; changing mechanism

土壤盐渍化是全球性的生态环境问题，盐胁迫已经成为限制作物产量和植物生长的一种主要环境胁迫，且自然环境条件的恶化、不合理的灌溉方式使得世界土壤盐渍化程度和面积不断增加^[1]。土壤盐渍化使农业综合生产能力下降，影响农林业的发展，给生态环境、农业生产和经济发展均带来了一定程度的损失。环境中高钠离子浓度导致钾从细胞内流出，造成植物细胞离子分布不平衡，诱导渗透胁迫、离子胁迫等，从而引起水分和养分不足，影响植物的生长发育^[2]。盐胁迫会抑制整个植株的生长，尤其是根系的生长。根分生组织中的细胞对盐敏感，细胞分裂受到影响，抑制主根的发育^[3]。提高植物根系对土壤中水分、养分的吸收利用率是植物抵御胁迫的关键^[4]。植物可以通过渗透调节、酶或非酶抗氧化系统、离子调节等一系列耐盐机制适应胁迫环境^[5]，分泌根系分泌物也是其中一种重要机制^[6]。

根系分泌物 (root exudate) 是指植物在生长阶段通过根向土壤输入的各种无机离子和化合物^[7]，根系分泌物进入土壤可以改变土壤的理化性质，是植物与外界进行物质交换和信息传递的重要媒介，是根际微生物保持活力和功能的关键因素^[8]，是陆地生态系统物质循环中不可或缺的一部分，具有重要的生态学意义。其组成和数量可随着植物自身生长阶段和环境变化而不断改变^[9]。植物根系分泌物可提高微量元素的有效性，例如，根系分泌物中的羧酸盐是一种螯合剂，可以溶解磷 (P)，利于植物的吸收^[10]。除此之外，根系分泌物在促进根际与有益微生物的相互作用、抑制病原体方面也发挥着关键作用^[11]。目前对植物响应盐胁迫的研究主要集中在形态特征、生理指标^[12]以及耐盐基因的变化^[13]，但随着研究技术的发展，近年来对分泌物响应盐胁迫的研究也越来越多。但是，植物根部不可见的复杂环境使得根系分泌物难以收集和分离，鉴定难度

大，而且对盐胁迫下根系分泌物的成分和含量的研究较少，对分泌物在盐胁迫中的作用还有待深入探究，极大限制了其在生产上的应用。本文综述了根系分泌物的种类和检测方式，并从根际理化环境、根际微生物等方面总结了盐胁迫下植物根系分泌物的主要作用，旨在分析盐胁迫下植物根系分泌物的生态效应。

1 根系分泌物成分的种类及组成

广义的植物根系分泌物成分包括渗出物 (由根系细胞主动扩散的小分子化合物)、分泌物 (植物细胞代谢释放出的物质)、黏胶质 (根冠细胞、未形成次生壁的表皮细胞、根毛分泌的黏胶状物质)、分解物和脱落物 (脱落的根残体的分解产物)^[14]。目前被鉴定出来的化合物已达 300 余种^[15]，且鉴定出的木本植物代谢物的数量明显低于草本植物^[16]。主要有低分子量的糖、有机酸、氨基酸等初生代谢物，以及酚类等次生代谢产物和高分子量化合物 (如黏胶物质和蛋白质)^[6] (表 1)。其中由非代谢途径产生的根系分泌物，大多来源于植物根细胞内含物、细胞间渗透物和脱落的根残体的分解，它们是一类化感物质，主要以阿魏酸、原儿茶酸等酚类化合物形式存在^[23]。根系分泌物是由根系不同部位分泌的，其中释放最多的部位是植株的根伸长区^[24]。植物通过释放这些低分子化合物来改变根际的物理、化学或生物性质，提高根系对养分的吸收，是调节根际微生态功能的关键因素^[25]。

2 根系分泌物成分的检测和鉴定

根系分泌物成分的研究按照识别精度可分为 3 类：全量检测、功能成分分析及全成分分析，识别精度主要受限于根系分泌物的收集方法和检测手段^[26]。早期常常采用溶液培养收集、土壤浸提、基质培养等传统的非连续性收集方法对根系分泌物进行提取，这类方法能有效避免土壤中其他物质成分的干扰，弊端在于脱离了自然状态，无法探知土壤

表 1 根系分泌物的分类及组成

Table 1 Classification and composition of root exudates

分类方式 Classification method	种类 Type	物质类别 Category of substances	成分 Component	主要功能 Main function
有机物 Organic matter	低分子有机物 Low molecular weight organics	糖类 ^[17] Sugars	果糖、麦芽糖、半乳糖、鼠李糖等	提供营养来源
		有机酸 ^[18] Organic acids	柠檬酸、酒石酸、草酸、丁二酸、苹果酸等	提供营养来源；螯合难溶性矿物质；诱导微生物的化学信号
		氨基酸 ^[19] Amino acids	苏氨酸、丙氨酸、亮氨酸、脯氨酸、苯丙氨酸等	提供营养来源；螯合难溶性矿物质；诱导微生物的化学信号
	高分子黏胶物 Polymer viscose	酚酸类 ^[20] Phenolic acids	肉桂酸、阿魏酸、原儿茶酸、水杨酸等	化感作用的主要影响因子
		各种酶类 ^[21] Various enzymes	淀粉酶、脂肪酶、酸/碱性磷酸酶等	促进有机物转化；促进有机分子释放磷；缓解植物毒害
		黏胶物质 ^[21] Viscose substances	多聚半乳糖醛酸、甘草素、木犀草素等	提供营养来源；缓解植物毒害
无机物 Inorganic matter		质子与无机离子 ^[22] Protons and inorganic ions	H ⁺ 、K ⁺ 、Na ⁺ 、Mg ²⁺ 、Ca ²⁺ 等	调节土壤 pH 及氧化还原电位

中微生物、动物及土壤温度等对根系分泌物的影响，与实际环境下植物真实的分泌情况有较大误差。后来，逐步发展出原位抽提、原位监测等连续性根系分泌物收集方法，可对植物根系分泌物进行连续、实时地收集，能较为真实地反映自然条件下根系的分泌情况。但这些技术也存在一定的局限性，如原位抽提干扰了根系原有的生长状态对其分泌活动有一定的影响^[27]；原位监测难以获取根系总组分的分泌情况^[28-29]。综上，需要根据实际的实验需求选择最佳的收集方法。

收集后针对不同根系分泌物的理化性质，采用

合适的分离纯化方法，常见的有树脂法、萃取法、衍生化和层析法^[30]。另外，根系分泌物的鉴定和分析手段也从早期单一的液相色谱（LC）或气相色谱（GC）法，到近期的色谱质谱联用技术（GC-MS、LC-MS）^[31-32]、核磁共振（NMR）^[33]等高精度、高分辨率的检测方法（表 2）。现常用的色谱质谱联用技术（GC-MS、LC-MS），由于两种仪器的工作原理不同，因此其检测组分的物理化学性质也有所差异。GC-MS 主要检测有机酸、氨基酸等极性小的小分子化合物；而 LC-MS 则侧重于检测高分子量且极性较广的化合物，如脂类、多胺等根系分泌物中的次生

表 2 常用根系分泌物成分的检测技术

Table 2 Common detection methods for root exudate components

技术 Technology	优点 Advantages	缺点 Disadvantages	检测组分 Detected components
气相色谱-质谱联用（GC-MS） ^[31]	进样量小、灵敏度高、分辨率高，能检测到样本中相对含量较低的代谢物	一些极性代谢物需提前进行衍生化处理，能鉴定到的代谢物比 LC-MS 要少	以热稳定性好的挥发物质和极性小的小分子化合物为主，如烷烃、酯类、有机酸、氨基酸等
液相色谱-质谱联用（LC-MS） ^[32]	高效快速、灵敏度高、样品只需进行简单预处理或衍生化	不同设备的数据库无法通用	适用于含量少、不易分离获得或在分离过程中易失活的组分分析，极性或热稳定性差、不易挥发的大分子物质，如蛋白质、多肽、多聚物等
核磁共振（NMR） ^[33]	高效快速、未知化合物损失少、样品制备时间短	灵敏度比 MS 要低很多	适用于复杂基质样本的检测和化合物结构的分析
高效液相色谱（HPLC） ^[34]	可连续进样、灵敏度高、分离效率高、操作方便	分析成本高，分析时间长	大多是沸点高、热稳定性差、相对分子质量大于 400 以上的有机物

代谢物^[26]，有些可能需要更先进的现代波普技术来检测^[35]。NMR 适用于复杂基质样本的检测和化合物结构的分析，未知化合物的损失较少，但灵敏度较低，比目前流行的质谱分析法（MS）低好几个数量级^[33]。

近年来，系统生物学技术发展迅猛，主要以代谢组学、基因组学、转录组学和蛋白组学为代表。其中代谢组学分析的发展使根系分泌物的定性和定量成为可能，分为靶向代谢组学和非靶向代谢组学。靶向代谢组可针对某一特定的代谢物进行分析，并根据生物信息分析获取目标代谢物在样本中的绝对含量；而非靶向代谢组具有普适性，是对样本进行系统全面的分析，对代谢物进行定性和相对定量，以获取大量代谢物的相对含量，经过处理后找出差异代谢物的一种无偏向的代谢组学分析。基于质谱的代谢组学方法通常是靶向分析的最佳方法。另外与核磁共振波谱相比，质谱在分析次生代谢物方面具有优势。因此，在非靶向分析根系分泌物方面也常用色谱质谱联用技术（GC-MS、LC-MS）。值得注意的是，目前没有任何单一的分析平台能够对样品中的所有分子进行完全的定量和鉴定，因此需要集成多种技术以最大限度地鉴定复杂样品中的不同代谢物，并结合多组学方法及先进的研究设备（如蛋白质组学、代谢组学、生物传感器等）建立高效完善的现代分析方法，从而实现植物根系分泌物的定性定量分析。

3 植物根系分泌物在盐胁迫下的变化

植物根系与土壤直接接触，因此在盐分作用过程中，根系是直接被作用的部位，其分泌物的组成和变化能够直接反映根系和植物的生理生化特征^[7]。另外植物在正常生长条件下，根系也会分泌化合物至外界，其种类和数量随植物类型、根际环境的不同而变化，但是非生物胁迫下根系分泌物的成分种类和数量一般会明显增加^[36]。当植物在高盐土壤中生长时，根系分泌物变化的研究主要集中在氨基酸、有机酸和可溶性糖 3 个方面。

3.1 氨基酸

氨基酸作为蛋白质和某些有机化合物的前体物质和分解产物，是根系分泌物的重要组成部分。植

物在遭受胁迫时通常会分泌大量的氨基酸以响应胁迫，鉴于不同的氨基酸在体内有不同的功能，所以不同的氨基酸的分泌量也有所差异。于崧等^[37]研究表明，盐碱胁迫下耐盐碱性较强的芸豆（*Phaseolus vulgaris* L.）品种‘HYD’根系分泌物总氨基酸含量高于耐盐碱性弱的‘JW’，两个品种中大多数氨基酸含量有明显差异，‘HYD’中甘氨酸、苏氨酸含量明显升高，‘JW’则是脯氨酸含量显著升高。Geng 等^[38]研究发现，甘氨酸、苏氨酸和丝氨酸代谢途径在甜菜（*Beta vulgaris* L.）耐盐品种中富集最为显著。离体条件下培养的杏树（*Armeniaca vulgaris* L.）的根系在盐胁迫下也会分泌出大量的脯氨酸，其浓度随着盐浓度的增加而增加^[39]。还有研究指出，盐胁迫下植物根系的分泌物中，氨基酸的浓度都较高^[40]。总体而言，盐胁迫对植物氨基酸代谢途径影响较大，甘氨酸、苏氨酸代谢可能是植物耐盐的重要途径之一，根系分泌物中小分子氨基酸积累，可能对盐产生的渗透势起到保护作用，维持细胞膜的稳定性，缓解胁迫压力。

3.2 有机酸和可溶性糖

大量研究表明，有机酸是植物体内代谢调节和盐胁迫下根系分泌物的主要成分之一，主要在线粒体中合成，大部分是在 TCA 循环中产生，它在环境适应调节等方面都具有重要作用^[41]。其分泌量主要由植物种类及遗传特性决定，例如，水稻（*Oryza sativa* L.）根系分泌的有机酸的主要组分是酒石酸，而小麦（*Triticum aestivum* L.）则是乙酸、草酸和丙酸。于崧等^[37]研究芸豆根系分泌物发现，盐胁迫显著改变了其根系分泌物中有机酸的含量，其中乙酸含量最多。聂颖^[42]研究指出抗盐转 *BADH* 基因大豆（*Glycine max*）（SRTS）根系分泌物中有机酸的含量发生明显改变，其中柠檬酸、乙酸及有机酸总量均上升。Taheri 等^[43]研究表明盐胁迫对玉米（*Zea mays* L.）根系分泌物中有机酸的释放有影响，同时苹果酸、乙酸和柠檬酸的分泌速率随着盐浓度的增加而下降。说明盐胁迫对植物根系分泌有机酸的含量、组分及速率均有影响，由于有机酸的解离特性，推测其可能通过改变土壤 pH 和调动土壤中营养元素的吸收来抵御盐胁迫。

可溶性糖指在生物细胞内呈溶解状态的糖类化合物,是植物新陈代谢的基础,是重要的能量来源。根系分泌物中的可溶性糖对作物根系的土壤养分吸收具有重要作用。吴凤芝等^[44]研究发现,盐胁迫下黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 根系分泌物中可溶性糖水平受盐胁迫程度和黄瓜生长时期的影响,除 300 mmol/L NaCl 处理外,定植后 50 d 耐盐品种各处理可溶性糖含量高于敏盐品种。Li 等^[45] 研究指出盐胁迫下野生大豆 (*Glycine soja*) 幼苗根系中半乳糖、D-阿拉伯糖醇含量显著上升。有研究表明甘露醇和肌醇是植物在盐胁迫下非常重要的渗透调节物质,它们也会在盐胁迫下积累^[46]。说明盐胁迫下植物的糖醇代谢增强,可溶性糖分泌增多。

3.3 其他

除了氨基酸、有机酸和可溶性糖以外,植物根系也会分泌大量其他物质,例如黄酮类、酚酸类物质。有研究表明,植物产生酚类物质主要是为了保护植物免受非生物胁迫^[47]。Yu 等^[48] 研究发现,玉米根系分泌物中含有大量的黄酮类化合物,该类物质可促进草酸杆菌在根际富集,促进植物根系的生长;同时植物酚酸类物质的含量也有所增加,其中桂皮酸 (CIN)、水杨酸 (SA) 与对照相比分别增加 4.25 倍和 1.57 倍,这两种物质能溶解土壤中的养分,并通过影响抗氧化酶系统来响应盐胁迫^[49]。Li 等^[45]

研究显示,盐胁迫下野生大豆的酚类代谢增强,水杨酸含量显著增加,其可降低细胞膜脂质过氧化程度来缓解盐胁迫。总而言之,根系分泌黄酮类及酚酸类物质可提高植物根系对养分的吸收,诱导抗氧化系统。

4 根系分泌物对植物耐盐性的作用

根系分泌物影响植物盐胁迫耐受性的因素有很多,而且存在多种因素间的共同作用,对其作用机制的研究主要集中在作为信号分子影响植物生长、影响根细胞内环境、影响根际环境 3 个方面 (图 1)。

4.1 作为信号分子影响植物生长

次级代谢物作为植物相互作用过程中的信号分子,发挥了重要作用,最常见的信号分子是酚酸类、内萜类和黄酮类物质^[49],其中酚酸类主要有香草酸、阿魏酸、苯甲酸等^[20],内萜类有柠檬烯、蒎烯、樟脑等^[50],黄酮类有槲皮素、儿茶素、黄酮木质素等^[51]。杨阳等^[52] 研究发现,低浓度的酚酸可提高杨树 (*Populus*) 根系超氧化物歧化酶和过氧化物酶的活性,而高浓度时这两种酶的活性受到显著抑制。盐胁迫下实蕲葱 (*Allium galanthum*) 的腐解物对辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 的长势、光合、营养代谢及抗氧化系统酶的活性均产生影响,轻度、中度盐胁迫下实蕲葱的根系分泌物能促进辣椒的生长^[53]。故可推测这些根系分泌物的浓度对植物的生长发育

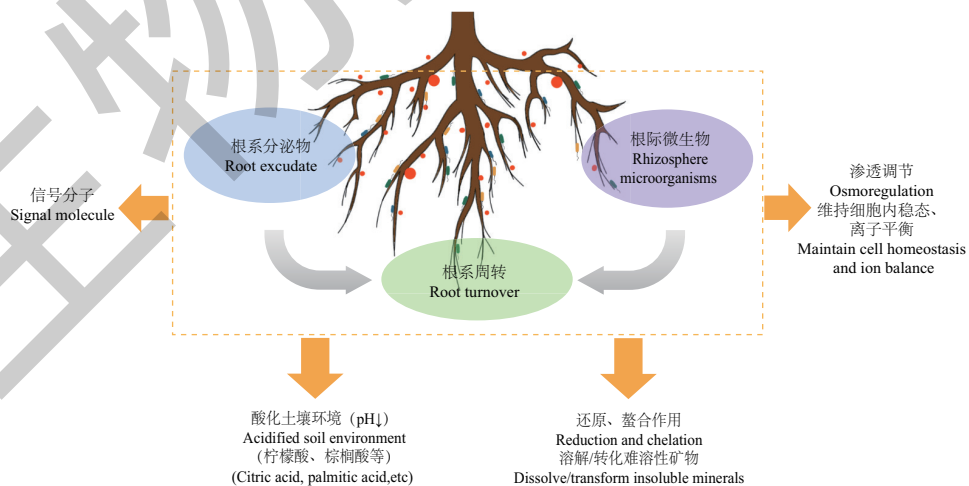


图 1 根系分泌物作用机制

Fig. 1 Acting mechanism of root exudates

有着关键作用。有研究指出盐胁迫下菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)根系分泌物中的硬脂酸和苯甲酸是良好的植物生长调节剂^[54]。总体而言,酚酸类、黄酮类等这些根系分泌物可以作为信号分子来影响植物的生长发育,影响植物种间关系,并受浓度影响。

4.2 作为渗透调节剂影响根细胞内稳态

渗透压是由于细胞内外液体中离子浓度不同而形成的,其中脯氨酸作为一种渗透调节保护剂,起到稳定细胞的膨压、渗透及结构的作用^[55],其在盐胁迫环境下的积累,可维持根毛区细胞的渗透平衡^[56]。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)在高盐度下会通过增加脯氨酸的分泌、减少 Na^+ 的排放来强化植物的渗透保护状态^[57]。而有机酸可能与细胞pH胁迫密切相关,其可通过解离出的酸根离子或 H^+ 改变胞内渗透压^[58]。Yang等^[59]发现,虎尾草(*Chloris virgata*)在盐碱胁迫下的根系分泌物中的有机酸可以维持细胞内pH的稳定以及离子的平衡。

盐胁迫导致细胞内活性氧增加、损伤细胞,氨基酸可以通过清除活性氧、调节抗氧化代谢产物和维持渗透调节来提高植物的耐受性^[60]。有研究表明高粱(*Sorghum bicolor*)通过积累脯氨酸提高水分利用效率和维持抗氧化活性来缓解盐胁迫^[61]。鉴于脯氨酸具有较高的水溶性,除了能够保护多种生物大分子结构和功能的完整性,还能够调节蛋白质(酶类)的合成和降解速率,维持植物细胞内稳态^[62]。

4.3 影响根际环境

4.3.1 影响根际pH值 有机酸指至少含有一个羧基基团($-\text{COOH}$),能够携带负电荷,主要含碳氢氧元素且具有酸性的有机化合物,可以络合土壤溶液中的阳离子或者置换阴离子,影响植物和微生物对养分的吸收及固定等一系列过程^[63]。其广泛存在于植物体内并可通过根系分泌作用释放到根际环境中,以调控植物对不良环境的适应性^[64]。

高pH值影响根系的生长,并且根系外部质子缺乏导致 NO_3^- 含量降低,影响氮素的吸收利用^[65],降低土壤养分的有效性。已有研究发现,虎尾草根系可以分泌有机酸调节根际的pH,除了根系直接分泌之外,还可以通过根表面或皮层质外体空间吸收钠离子交换出 H^+ ,以及增强呼吸作用释放更多

的二氧化碳等其他的方式来调节土壤pH^[59]。Guo等^[66]和张文明等^[67]发现在受盐碱胁迫的星星草(*Puccinellia tenuiflora*)和马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)现蕾期的根系分泌物中均能检测到较多的有机酸,如柠檬酸、棕榈酸等。以上结果均表明有机酸在植物响应根际高pH环境中扮演着重要角色。根系分泌物中大量的低分子有机酸和 H^+ 增加了土壤中 H^+ 的浓度,令根际土壤酸化,改变了土壤的pH^[68],有利于一些弱酸性固氮细菌和硝化细菌的生活,提高N、Ca、K等营养元素的生物利用度。

4.3.2 影响土壤肥力 在根际土壤中,Fe、Mn等微量元素的溶解度受pH的影响很大,因而有机酸的释放一定程度上可以提高这些微量元素的有效性^[24]。其中铁元素是植物形成叶绿素所必需的,同时还参与呼吸作用和氧化还原反应等。有研究发现在盐碱条件下,某些植物分泌的香豆素能显著增加Fe的溶解度,提高植物对Fe的吸收^[69]。杨慧^[54]研究发现菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)在盐碱地上生长时,其根系分泌物受到盐分影响,分泌多种有机酸,如戊酸、邻苯二甲酸等,这些有机酸能够激活、固定植物根际的营养成分,从而提升根际中有效养分的含量。有研究表明,低分子量有机酸可通过还原、螯合、酸化等方式来溶解或转化部分难溶性的矿物,能够调节根表细胞的通透性来释放和提高根际养分的吸收效率,从而保障植物在生长发育过程中的营养需求^[70]。植物根系在盐积累过程中分泌出的类黄酮、异黄酮、黄酮类化合物等,能够提高土壤的肥力^[71]。另外氨基酸在营养循环中也起着重要作用,甘氨酸、赖氨酸、天冬氨酸、谷氨酸和丝氨酸参与土壤-微生物系统中的氮循环,并可形成有机复合物,植物可螯合吸收^[72]。但还存在很多检测到的组分其功能未被鉴定。

4.3.3 影响根际微生物 植物分泌物是形成根际微生物群落的重要因素,同时根际微生物又对根分泌物产生影响。根系分泌物为土壤微生物提供碳源,植物在根系分泌物的引导下将不同的微生物招募到根际^[73]。因此,与非根际相比,根际微生物丰度更高^[74]。根系分泌物中糖类及高分子黏胶物质可为根际微生物提供营养来源。盐胁迫显著损害植物生理和发育,但土壤微生物被认为能够减轻土壤盐分对

植物的一些负面影响。植物可以在胁迫条件下改变或增加根系分泌物和根系沉积物,以吸引一批有益的根际微生物^[75]。Xiong等^[76]研究发现,中华补血草(*Limonium sinense*)在盐胁迫下,通过根系分泌物如甲基丁酸、硬脂酸、棕榈酸等来招募和吸引根际有益微生物弯曲芽孢杆菌(*Bacillus flexus*),接着弯曲芽孢杆菌通过复杂的植物生理调控机制促进了植物生长。在干旱和盐胁迫下研究根分泌物与白刺(*Nitraria tangutorum*)根际细菌群落之间的相互作用时发现,根际土壤的pH值和电导率增加,并且盐胁迫进一步改变了白刺根际土壤细菌群落结构,显著降低了拟杆菌门作为r-策略者的相对丰度,而增加了k-策略者的 α 变形菌的相对丰度,盐胁迫降低了根际细菌网络的连通性和复杂性。说明土壤理化性质和根系分泌物以及盐胁迫会影响细菌的策略和相互作用^[77]。张立芙^[78]在研究盐胁迫和黄瓜分泌物对土壤微生物的影响时发现,盐胁迫降低了土壤细菌、放线菌的数量。总而言之,根系分泌物在调节植物和微生物之间的相互作用方面充当着重要角色,且对微生物的组装有强大的选择力,但其具体作用机制尚不清楚。

5 根系分泌物的变化机理

植物对逆境胁迫的响应是一个复杂的生物过程,其中最重要的是代谢的改变,使得代谢产物的含量或成分发生变化,从而达到对非生物胁迫的防御作用^[79]。目前对盐胁迫下根系分泌物合成机制的研究主要集中于氨基酸和糖类,对其他类型的分泌物的合成和调控机制的研究还很少。高玉刚^[79]研究表明,燕麦(*Avena sativa* L.)在盐碱胁迫下耐盐碱品种白燕7号(BY)中编码 Δ -1-吡咯啉-5-羧酸合成酶的基因表达上调,该酶是脯氨酸合成的关键酶,同时编码脯氨酸-4-羟化酶和脯氨酸脱氢酶的基因表达量下调,减少脯氨酸的降解,促进脯氨酸的积累;盐碱敏感品种冀张燕4号(YZY)中编码丙酮酸脱氢酶、 α -葡萄糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶、 α -半乳糖苷酶的基因表达上调,糖苷酶可水解糖苷,促进可溶性糖的积累。Xu等^[80]研究发现,盐胁迫下耐盐品种白燕2号(BY2)燕麦中编码蔗糖合酶、蔗糖磷酸合酶、 α -淀粉酶、 β -淀粉酶等与蔗糖、淀粉代谢

相关的基因上调,导致蔗糖和海藻糖含量升高、淀粉被淀粉酶水解为可溶性糖,为植物提供充足能量,调节细胞内渗透压的平衡,以适应胁迫环境。Li等^[81]研究指出,甜菜在盐胁迫下双特异性蛋白磷酸酶4(DSP4)、胆碱单加氧酶(CMO)和甜菜碱醛脱氢酶(BADH)蛋白含量升高,DSP4能促进淀粉水解为可溶性糖,CMO和BADH能催化胆碱氧化生成甜菜碱,进而能对细胞渗透压进行调节;谷氨酸脱羧酶4的含量在盐胁迫下显著上升,该酶以谷氨酸为底物合成 γ -氨基丁酸,使谷氨酸含量显著下降,影响甜菜的氨基酸代谢。总体而言,目前对分泌物合成调控相关的研究主要集中在氨基酸和糖类,盐胁迫下植物主要通过调控合成糖、氨基酸等化合物的合成基因的表达来影响分泌物,对其他类型分泌物的研究报道还很少,很多分泌物的合成途径尚不清楚,对深入研究其合成和调控机制产生了阻碍。

6 总结与展望

植物分泌根系分泌物是其适应和改善逆境的有效机制,根系分泌物可以通过改变植物根际土壤的理化性质、作为信号分子、调节细胞内稳态以及改善根系微生物群落等方式使植物更好的应对逆境胁迫。本研究总结了根系分泌物的鉴定方式以及其主要成分,并对氨基酸、有机酸、糖类等主要分泌物的作用机制以及变化调控规律进行了总结。

目前根系分泌物响应盐胁迫的研究中仍存在许多亟待解决的问题。第一,由于根际环境在空间分布上的不均匀和无法直接观察使其具有异质性和不可见性的特点,具有普适性的根系分泌物研究方法一直是困扰根际研究的一个重要难题,合理有效的研究方法是理论突破的重要前提。考虑到在收集根系分泌物时,易对根系造成扰动和伤害,因此根系分泌物原位收集的方法和测试技术亟需进行构建和完善。第二,目前根系分泌物中只有少数组分的功能被确定,还有很多检测到的组分功能未被鉴定,需要进一步完善根系分泌物的鉴定方法。第三,自然条件下根系环境复杂,根系分泌物对植物响应盐胁迫的影响是多种途径共同作用的结果,这些途径相互之间也存在影响,对分析其具体作用机制也提出了挑战。第四,植物在盐胁迫下的根系分泌物的

响应研究较少，且主要集中在有机酸、氨基酸上，对其他组分研究较少，应加强其他组分的研究，比如黏胶物质。第五，根系分泌物的产生和代谢途径的研究主要集中在氨基酸和糖类，对其他类型分泌物的研究很少，甚至有些分泌物的合成途径还是未知的，其代谢途径中究竟有哪些酶和蛋白参与，对这些酶和蛋白的作用机制以及表达调控机制的报道更是少之又少，极大限制了有益分泌物的应用。因此利用高通量技术筛选并鉴定出一些能够促进植物抵御盐胁迫的根系分泌物，并基于多组学结合的方法深入探究其产生的代谢途径以及分泌物的作用机制，将对促进植物在逆境环境中的适应能力提供重要依据，为提高植物抗逆能力和改良困难立地的生态环境提供重要的理论意义和新的思路。

参考文献

- [1] Qadir M, Quill rou E, Nangia V, et al. Economics of salt-induced land degradation and restoration [J]. *Nat Resour Forum*, 2014, 38 (4): 282-295.
- [2] Zhao CZ, Zhang H, Song CP, et al. Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity [J]. *Innovation (Camb)*, 2020, 1 (1): 100017.
- [3] Wang YN, Li KX, Li X. Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Plant Physiol*, 2009, 166 (15): 1637-1645.
- [4] Yang YQ, Guo Y. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses [J]. *New Phytol*, 2018, 217 (2): 523-539.
- [5] Zhao SS, Zhang QK, Liu MY, et al. Regulation of plant responses to salt stress [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22 (9): 4609.
- [6] Chai YN, Schachtman DP. Root exudates impact plant performance under abiotic stress [J]. *Trends Plant Sci*, 2022, 27 (1): 80-91.
- [7] Feng HC, Fu RX, Hou XQ, et al. Chemotaxis of beneficial rhizobacteria to root exudates: the first step towards root-microbe rhizosphere interactions [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22 (13): 6655.
- [8] 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 LH, Zhou XM, Wu SL, et al. Research advances on the effects of drought stress in plant rhizosphere environments [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, 25 (5): 1244-1251.
- [9] 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 QY, Lin YL, Sun YH, et al. Research progress on effects of root exudates on plant growth and soil nutrient uptake [J]. *Chin J Grassland*, 2021, 43 (11): 97-104.
- [10] Bolan NS, Naidu R, Mahimairaja S, et al. Influence of low-molecular-weight organic acids on the solubilization of phosphates [J]. *Biol Fert Soils*, 1994, 18 (4): 311-319.
- [11] Berendsen RL, Pieterse CMJ, Bakker PAHM. The rhizosphere microbiome and plant health [J]. *Trends Plant Sci*, 2012, 17 (8): 478-486.
- [12] Yang Z, Li JL, Liu LN, et al. Photosynthetic regulation under salt stress and salt-tolerance mechanism of sweet sorghum [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 10: 1722.
- [13] Cheng Q, Gan ZR, Wang YP, et al. The soybean gene *J* contributes to salt stress tolerance by up-regulating salt-responsive genes [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 272.
- [14] Rovira AD, Foster RC, Martin JK. Note on terminology: origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere [M] // *The Soil-Root Interface*. Amsterdam: Elsevier, 1979: 1-4.
- [15] 陈虹, 唐昊冶, 郭家欢, 等. 根系分泌物主要作用及解析技术进展 [J]. *土壤*, 2023, 55 (2): 225-233.
- Chen H, Tang HY, Guo JH, et al. Root exudates' roles and analytical techniques progress [J]. *Soils*, 2023, 55 (2): 225-233.
- [16] T ckmantel T, Leuschner C, Preusser S, et al. Root exudation patterns in a beech forest: dependence on soil depth, root morphology, and environment [J]. *Soil Biol Biochem*, 2017, 107: 188-197.
- [17] Lopes LD, Wang P, Futrell SL, et al. Sugars and jasmonic acid concentration in root exudates affect maize rhizosphere bacterial communities [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2022, 88 (18): e0097122.
- [18] 卢圣凡, 尹世杰, 王超, 等. 镉胁迫对忍冬根系形态与根系分泌物的影响 [J]. *山东农业科学*, 2023, 55 (8): 96-100.
- Lu SF, Yin SJ, Wang C, et al. Effects of cadmium stress on root

- morphology and root exudates of *Lonicera japonica* [J]. *Shandong Agric Sci*, 2023, 55 (8): 96-100.
- [19] Vives-Peris V, de Ollas C, Gómez-Cadenas A, et al. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond [J]. *Plant Cell Rep*, 2020, 39 (1): 3-17.
- [20] Macías FA, Durán AG, Molinillo JMG. Allelopathy: the chemical language of plants [J]. *Prog Chem Org Nat Prod*, 2020, 112: 1-84.
- [21] el Zahar Haichar F, Santaella C, Heulin T, et al. Root exudates mediated interactions belowground [J]. *Soil Biol Biochem*, 2014, 77: 69-80.
- [22] 廖利平, 邓仕坚, 于小军, 等. 不同连栽代数杉木人工林细根生长、分布与营养物质分泌特征 [J]. *生态学报*, 2001, 21 (4): 569-573.
- Liao LP, Deng SJ, Yu XJ, et al. Growth, distribution and exudation of fine roots of Chinese fir trees grown in continuously cropped plantations [J]. *Acta Ecol Sin*, 2001, 21 (4): 569-573.
- [23] 吴凤芝, 赵凤艳. 根系分泌物与连作障碍 [J]. *东北农业大学学报*, 2003, 34 (1): 114-118.
- Wu FZ, Zhao FY. Study on root exudates and continues cropping obstacle [J]. *J Northeast Agric Univ*, 2003, 34 (1): 114-118.
- [24] 解文科, 王小青, 李斌, 等. 植物根系分泌物研究综述 [J]. *山东林业科技*, 2005, 35 (5): 63-67.
- Xie WK, Wang XQ, Li B, et al. Review on plant root exudates [J]. *J Shandong For Sci Technol*, 2005, 35 (5): 63-67.
- [25] 吴林坤, 林向民, 林文雄. 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38 (3): 298-310.
- Wu LK, Lin XM, Lin WX. Advances and perspective in research on plant-soil-microbe interactions mediated by root exudates [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, 38 (3): 298-310.
- [26] 赵书慧, 张振华, 欧张丹, 等. 国内农作物根系分泌物研究热点的初步探析 [J]. *浙江农业学报*, 2023, 35 (3): 534-546.
- Zhao SH, Zhang ZH, Ou ZD, et al. Preliminary analysis on research hotspot of crop root exudates in China [J]. *Acta Agric Zhejiangensis*, 2023, 35 (3): 534-546.
- [27] 郭婉玘, 张子良, 刘庆, 等. 根系分泌物收集技术研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30 (11): 3951-3962.
- Guo WJ, Zhang ZL, Liu Q, et al. Research progress of root exudates collection technology [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2019, 30 (11): 3951-3962.
- [28] Pantigoso HA, He YH, DiLegge MJ, et al. Methods for root exudate collection and analysis [J]. *Methods Mol Biol*, 2021, 2232: 291-303.
- [29] Oburger E, Jones DL. Sampling root exudates - mission impossible? [J]. *Rhizosphere*, 2018, 6: 116-133.
- [30] 马艳华, 李雪, 李建一, 等. 植物根系分泌物的分离鉴定 [C] // 绿色生态可持续发展与植物保护——中国植物保护学会第十二次全国会员代表大会暨学术年会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2017: 345-350.
- Ma YH, Li X, Li JY, et al. Isolation and identification of plant root exudates [C] // Proceedings of the Green Ecological Sustainable Development and Plant Protection-The 12th National Congress and Annual Conference of Chinese Plant Protection Society. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2017: 345-350.
- [31] 韩笑, 杨慰贤, 覃锋燕, 等. 不同木薯品种主要根系分泌物提取与鉴定 [J]. *热带作物学报*, 2022, 43 (6): 1248-1258.
- Han X, Yang WX, Qin FY, et al. Extraction and characterization of root exudates of different cassava varieties [J]. *Chin J Trop Crops*, 2022, 43 (6): 1248-1258.
- [32] 杨娟. 超高效液相色谱-质谱联用技术在独脚金内酯类化合物定向检测和中药代谢组学上的应用研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2022.
- Yang J. Study on the application of ultra-performance liquid chromatography-mass spectrometry in directional detection of strigolactone compounds and metabonomics of traditional chinese medicin [D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2022.
- [33] van Dam NM, Bouwmeester HJ. Metabolomics in the rhizosphere: tapping into belowground chemical communication [J]. *Trends Plant Sci*, 2016, 21 (3): 256-265.
- [34] 马会会. 高效液相色谱法检测环境中的有机污染物 [D]. 长春: 吉林大学, 2013.
- Ma HH. Determination of organic pollutants in environment by high performance liquid chromatography [D]. Changchun: Jilin University, 2013.
- [35] 孙萌. 三种植物次生代谢物结构及活性分子抗癌机制研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- Sun M. Studies on the structures and the anticancer mechanism of active natural products from three plants [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2017.

- [36] 刘长风, 段士鑫, 张晓宇, 等. 植物根系分泌物在重金属胁迫下的响应研究进展 [J]. 福建农业学报, 2021, 36 (12): 1506-1514.
Liu CF, Duan SX, Zhang XY, et al. Research advances on plant root exudates in response to heavy metal stress [J]. Fujian J Agric Sci, 2021, 36 (12): 1506-1514.
- [37] 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 HL, Zhu XT, et al. Effects of saline-alkali stress on components and contents of root exudates of *Phaseolus vulgaris* L [J]. North Hortic, 2021 (17): 90-96.
- [38] Geng G, Lyu CH, Stevanato P, et al. Transcriptome analysis of salt-sensitive and tolerant genotypes reveals salt-tolerance metabolic pathways in sugar beet [J]. Int J Mol Sci, 2019, 20 (23): 5910.
- [39] Velázquez JAM, Puyal PA, Carrasco A, et al. Determination of proline concentration, an abiotic stress marker, in root exudates of excised root cultures of fruit tree rootstocks under salt stress [J]. Rev Reg Arid, 2010. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:41819614>.
- [40] Vives-Peris V, Gómez-Cadenas A, Pérez-Clemente RM. Citrus plants exude proline and phytohormones under abiotic stress conditions [J]. Plant Cell Rep, 2017, 36 (12): 1971-1984.
- [41] Ma JF, Ryan PR, Delhaize E. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids [J]. Trends Plant Sci, 2001, 6 (6): 273-278.
- [42] 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.
Nie Y. Effects of alkali-tolerant BADH-transgenic soybean on root exudates and soil bacterial community structure [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2018.
- [43] Taheri S, Ronaghi A, Fasaeei RG, et al. Co-ordination of root salinity and shoot zinc level with rhizosphere organic acid secretion in maize [J]. Rhizosphere, 2020, 14: 100197.
- [44] 吴凤芝, 周新刚, 包静. NaCl 胁迫对不同耐盐黄瓜品种根系分泌物主要成分的影响 [J]. 中国农业科学, 2012, 45 (21): 4415-4427.
Wu FZ, Zhou XG, Bao J. Effects of NaCl stress on root exudates of cucumber cultivars [J]. Sci Agric Sin, 2012, 45 (21): 4415-4427.
- [45] Li MX, Guo R, Jiao Y, et al. Comparison of salt tolerance in soja based on metabolomics of seedling roots [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1101.
- [46] Conde A, Regalado A, Rodrigues D, et al. Polyols in grape berry: transport and metabolic adjustments as a physiological strategy for water-deficit stress tolerance in grapevine [J]. J Exp Bot, 2015, 66 (3): 889-906.
- [47] Watson RR. Polyphenols in plants: isolation, purification and extract preparation [M]. 2nd ed. London: Academic Press, 2019.
- [48] Yu P, He XM, Baer M, et al. Plant flavonoids enrich rhizosphere Oxalobacteraceae to improve maize performance under nitrogen deprivation [J]. Nat Plants, 2021, 7 (4): 481-499.
- [49] Latif S, Chiapusio G, Weston LA. Allelopathy and the role of allelochemicals in plant defence [J]. Adv Bot Res, 2017, 82: 19-54.
- [50] 韩彩霞. 外来入侵植物豚草挥发物化感作用研究 [D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2021.
Han CX. Study on the allelopathy of volatile components of an exotic invasive plant *Ambrosia artemisiifolia* [D]. Urumqi: Xinjiang University, 2021.
- [51] 赵倩名, 钟佳峻, 何培民, 等. 黄酮类物质对铜绿微囊藻的抑制效应研究 [J]. 环境科学与技术, 2022, 45 (2): 1-7.
Zhao QM, Zhong JJ, He PM, et al. Study on allelopathic inhibition of flavonoids on *Microcystis aeruginosa* [J]. Environ Sci Technol, 2022, 45 (2): 1-7.
- [52] 杨阳, 王华田, 王延平, 等. 外源酚酸对杨树幼苗根系生理和形态发育的影响 [J]. 林业科学, 2010, 46 (11): 73-80.
Yang Y, Wang HT, Wang YP, et al. Effects of exogenous phenolic acids on root physiologic characteristics and morphologic development of poplar hydroponic cuttings [J]. Sci Silvae Sin, 2010, 46 (11): 73-80.
- [53] 梁健. 盐和干旱胁迫对实蕁葱化感作用的影响 [D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2021.
Liang J. Effects of salt and drought stress on allelopathy of *Allium galanthum* [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2021.
- [54] 杨慧. 盐胁迫对菊芋根系及根际土壤主要特征影响的研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
Yang H. Preliminary researches on root distribution and rhizosphere soil properties of *Jerusalem artichoke* under salt stress [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2016.
- [55] Bartels D, Sunkar R. Drought and salt tolerance in plants [J].

- Crit Rev Plant Sci, 2005, 24 (1) : 23-58.
- [56] Sami F, Siddiqui H, Alam P, et al. Glucose-induced response on photosynthetic efficiency, ROS homeostasis, and antioxidative defense system in maintaining carbohydrate and ion metabolism in Indian mustard (*Brassica juncea* L.) under salt-mediated oxidative stress [J] . *Protoplasma*, 2021, 258 (3) : 601-620.
- [57] Contreras-Cornejo HA, Macías-Rodríguez L, Alfaro-Cuevas R, et al. *Trichoderma* spp. improve growth of *Arabidopsis* seedlings under salt stress through enhanced root development, osmolyte production, and Na⁺ elimination through root exudates [J] . *Mol Plant Microbe Interact*, 2014, 27 (6) : 503-514.
- [58] Guo CY, Wang XZ, Chen L, et al. Physiological and biochemical responses to saline-alkaline stress in two halophytic grass species with different photosynthetic pathways [J] . *Photosynthetica*, 2015, 53 (1) : 128-135.
- [59] Yang CW, Guo WQ, Shi DC. Physiological roles of organic acids in alkali-tolerance of the alkali-tolerant halophyte *Chloris virgata* [J] . *Agron J*, 2010, 102 (4) : 1081-1089.
- [60] Per TS, Khan NA, Reddy PS, et al. Approaches in modulating proline metabolism in plants for salt and drought stress tolerance: Phytohormones, mineral nutrients and transgenics [J] . *Plant Physiol Biochem*, 2017, 115: 126-140.
- [61] Surender Reddy P, Jogeswar G, Rasineni GK, et al. Proline over-accumulation alleviates salt stress and protects photosynthetic and antioxidant enzyme activities in transgenic sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] [J] . *Plant Physiol Biochem*, 2015, 94: 104-113.
- [62] 柴民伟. 外来种互花米草和黄顶菊对重金属和盐碱胁迫的生态响应 [D] . 天津: 南开大学, 2013.
Chai MW. Ecological responses of exotic species *Spartina alterniflora* and *Flaveria bidentis* to heavy metal and saline-alkali stresses [D] . Tianjin: Nankai University, 2013.
- [63] Jones DL. Organic acids in the rhizosphere—a critical review [J] . *Plant Soil*, 1998, 205: 25-44.
- [64] 赵宽, 周葆华, 马万征, 等. 不同环境胁迫对根系分泌有机酸的影响研究进展 [J] . *土壤*, 2016, 48 (2) : 235-240.
Zhao K, Zhou BH, Ma WZ, et al. The influence of different environmental stresses on root-exuded organic acids: a review [J] . *Soils*, 2016, 48 (2) : 235-240.
- [65] 郭瑞, 周际, 杨帆, 等. 小麦根系在碱胁迫下的生理代谢反应 [J] . *植物生态学报*, 2017, 41 (6) : 683-692.
- Guo R, Zhou J, Yang F, et al. Metabolic responses of wheat roots to alkaline stress [J] . *Chin J Plant Ecol*, 2017, 41 (6) : 683-692.
- [66] Guo LQ, Shi DC, Wang DL. The key physiological response to alkali stress by the alkali-resistant halophyte *Puccinellia tenuiflora* is the accumulation of large quantities of organic acids and into the rhizosphere [J] . *J Agron Crop Sci*, 2010, 196 (2) : 123-135.
- [67] 张文明, 邱慧珍, 张春红, 等. 连作马铃薯不同生育期根系分泌物的成分检测及其自毒效应 [J] . *中国生态农业学报*, 2015, 23 (2) : 215-224.
Zhang WM, Qiu HZ, Zhang CH, et al. Identification and autotoxicity of root exudates of continuous cropping potato at different growth stages [J] . *Chin J Eco Agric*, 2015, 23 (2) : 215-224.
- [68] 黄建凤, 吴昊. 植物根系分泌的有机酸及其作用 [J] . *现代农业科技*, 2008 (20) : 323-324.
Huang JF, Wu H. Organic acids secreted by plant roots and their functions [J] . *Mod Agric Sci Technol*, 2008 (20) : 323-324.
- [69] Sisó-Terraza P, Luis-Villarroya A, Fourcroy P, et al. Accumulation and secretion of coumarinolignans and other coumarins in *Arabidopsis thaliana* roots in response to iron deficiency at high pH [J] . *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1711.
- [70] Stevens GG, Pérez-Fernández MA, Morcillo RJL, et al. Roots and nodules response differently to P starvation in the mediterranean-type legume *Virgilia divaricata* [J] . *Front Plant Sci*, 2019, 10: 73.
- [71] Yu JQ, Matsui Y. Phytotoxic substances in root exudates of cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J] . *J Chem Ecol*, 1994, 20 (1) : 21-31.
- [72] Henry HAL, Jefferies RL. Plant amino acid uptake, soluble N turnover and microbial N capture in soils of a grazed Arctic salt marsh [J] . *J Ecol*, 2003, 91 (4) : 627-636.
- [73] Sasse J, Martinoia E, Northen T. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome? [J] . *Trends Plant Sci*, 2018, 23 (1) : 25-41.
- [74] Yin HJ, Zhang ZL, Liu Q. Root exudates and their ecological consequences in forest ecosystems: problems and perspective [J] . *Chin J Plant Ecol*, 2018, 42 (11) : 1055-1070.
- [75] Li H, La SK, Zhang X, et al. Salt-induced recruitment of specific root-associated bacterial consortium capable of enhancing plant adaptability to salt stress [J] . *ISME J*, 2021, 15 (10) : 2865-

- 2882.
- [76] Xiong YW, Li XW, Wang TT, et al. Root exudates-driven rhizosphere recruitment of the plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus flexus* KLBMP 4941 and its growth-promoting effect on the coastal halophyte *Limonium sinense* under salt stress [J] . *Ecotoxicol Environ Saf*, 2020, 194: 110374.
- [77] Pan YQ, Kang P, Tan M, et al. Root exudates and rhizosphere soil bacterial relationships of *Nitraria tangutorum* are linked to k-strategists bacterial community under salt stress [J] . *Front Plant Sci*, 2022, 13: 997292.
- [78] 张立芙. 盐胁迫和黄瓜根系分泌物对土壤微生物的影响 [D] . 哈尔滨: 东北农业大学, 2009.
- Zhang LF. The impact of cucumber root exudates on soil microbial under salt stress [D] . Harbin: Northeast Agricultural University, 2009.
- [79] 高玉刚. 基于转录组和代谢组联合分析燕麦响应盐碱胁迫的机制研究 [D] . 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2022.
- Gao YG. Study on the responses of ota to saline-alkali stress based on transcriptome and metabolome joint analysis [D] . Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2022.
- [80] Xu ZS, Chen XJ, Lu XP, et al. Integrative analysis of transcriptome and metabolome reveal mechanism of tolerance to salt stress in oat (*Avena sativa* L.) [J] . *Plant Physiol Biochem*, 2021, 160: 315-328.
- [81] Li JL, Cui J, Cheng DY, et al. iTRAQ protein profile analysis of sugar beet under salt stress: different coping mechanisms in leaves and roots [J] . *BMC Plant Biol*, 2020, 20 (1) : 347.

(责任编辑 高洁)