

徐珊珊, 李晴, 李博, 李彦杰, 张冉, 杨亮, 卢英帅, 许驭丹, 赵祥, 陈晓鹏. 盐胁迫对碱茅根际微生物有机磷矿化功能基因的影响[J]. 土壤学报, 2026,

XU Shanshan, LI Qing, LI Bo, LI Yanjie, ZHANG Ran, YANG Liang, LU Yingshuai, XU Yudan, ZHAO Xiang, CHEN Xiaopeng. Effects of Salt Stress on the Functional Genes Related to Organic Phosphorus Mineralization in the Rhizosphere Microbiome of *Puccinellia distans* [J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

盐胁迫对碱茅根际微生物有机磷矿化功能基因的影响*

徐珊珊^{1,2}, 李晴^{1,2}, 李博^{1,2}, 李彦杰^{1,2}, 张冉^{1,2}, 杨亮^{1,2}, 卢英帅^{1,2}, 许驭丹^{1,2}, 赵祥^{1,2}, 陈晓鹏^{1,2†}

(1. 山西农业大学草业学院, 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; 2. 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: 为揭示根际微生物有机磷矿化功能基因对盐胁迫的响应机制,以耐盐碱植物碱茅(*Puccinellia distans*)为研究对象,在土壤中添加 NaCl 设置对照(0 g·kg⁻¹)、轻度(2 g·kg⁻¹)、中度(4 g·kg⁻¹)、重度(6 g·kg⁻¹)和极度(8 g·kg⁻¹)盐胁迫处理,利用宏基因组测序技术,测定碱茅根际和非根际微生物有机磷矿化功能基因相对丰度,并分析其与土壤理化性质、根系性状以及根系分泌物间的关系。结果表明:盐胁迫显著影响根际磷酸酯 C-P 键裂解途径相关基因(*phnM*、*phnI*、*phnL*)、植酸酶编码基因(3-*Phytase*)和碱性磷酸酶编码基因(*phoA*)及非根际 *phoA* 和磷酸酯水解途径转氨酶编码基因(*phnW*)的相对丰度,但对碱性磷酸酶编码基因(*phoD*)和磷酸酯 C-P 键裂解途径相关基因(*phnH*)无显著影响。随盐胁迫增强,3-*Phytase*、*phnI*、*phnL* 和 *phoA* 相对丰度呈先升高后降低的单峰型变化趋势。盐胁迫通过显著提高土壤电导率,抑制根系分泌萜类化合物、芪类化合物和醌类化合物,影响有机磷矿化功能基因相对丰度变化。上述结果为深入理解盐胁迫下植物耐盐机制提供科学依据。

关键词: 盐渍化; 有机磷矿化; 功能基因; 根际效应

中图分类号: S154.3

文献标志码: A

Effects of Salt Stress on the Functional Genes Related to Organic Phosphorus Mineralization in the Rhizosphere Microbiome of *Puccinellia distans*

XU Shanshan^{1,2}, LI Qing^{1,2}, LI Bo^{1,2}, LI Yanjie^{1,2}, ZHANG Ran^{1,2}, YANG Liang^{1,2}, LU Yingshuai^{1,2}, XU Yudan^{1,2}, ZHAO Xiang^{1,2}, CHEN Xiaopeng^{1,2†}

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

*国家自然科学基金项目(32271682)和山西省重点研发计划项目(202402140601011)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 32271682), and the Key Research and Development Program of Shanxi Province, China (No. 202402140601011)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: chenxp@sxau.edu.cn

作者简介: 徐珊珊(1998—),女,山东淄博人,硕士研究生,主要研究草地生态学。E-mail: 17861510332@163.com

收稿日期: 2026-02-04; 收到修改稿日期: 2026-05-08; 网络首发日期(www.cnki.net): 2026-05-08

Abstract: 【Objective】 Soil salinization imposes combined stresses of high salinity and phosphorus (P) deficiency, thereby severely constraining plant growth. *Puccinellia distans* is a salt-tolerant halophyte; however, the response mechanisms of its rhizosphere microbiome to salt stress, particularly concerning organic P mineralization functional genes, remain poorly understood. This study aimed to clarify the response patterns of organic P mineralization functional genes in the rhizosphere of *P. distans* and to identify the underlying mechanisms. It is hypothesized that salt stress affects these microbial functional genes indirectly by altering soil physicochemical properties and root traits, which subsequently reshape root exudation patterns. 【Method】 A controlled pot experiment was conducted using *P. distans* under five NaCl-induced salt stress gradients: control (0 g·kg⁻¹), light (2 g·kg⁻¹), moderate (4 g·kg⁻¹), severe (6 g·kg⁻¹), and extreme (8 g·kg⁻¹). After 30 days of continuous salt stress, rhizosphere and bulk soil samples were collected. Metagenomic sequencing was employed to determine the relative abundances of key genes involved in organic P mineralization, including *phnM*, 3-Phytase, *phnI*, *phnL*, *phoA*, *phoD*, *phnH*, and *phnW*. Analysis of variance (ANOVA), Pearson correlation, random forest models, and partial least squares structural equation modeling (PLS-SEM) were used to identify the major drivers and causal pathways underlying changes in these genes under salt stress. 【Result】 Salt stress significantly altered the relative abundances of *phnM*, 3-Phytase, *phnI*, *phnL*, and *phoA* genes in the rhizosphere, whereas only *phoA* and *phnW* responded significantly in bulk soil; *phoD* and *phnH* were not significantly affected. In the rhizosphere, 3-Phytase, *phnI*, *phnL*, and *phoA* exhibited a unimodal pattern, initially increasing and then decreasing with increasing salt stress. Under severe stress, the abundances of *phnM*, *phnI*, *phnL*, and *phoA* increased by 24.7%, 34.5%, 52.9%, and 34.7%, respectively; while 3-Phytase increased by 8.0% and 7.2% under moderate and severe stress. In bulk soil, *phoA* increased by 26.0% and 17.5% under severe and extreme stress, while *phnW* decreased by 13.3% under extreme stress. Correlation analysis showed that in the rhizosphere, soil electrical conductivity (EC) and salinity were positively correlated with several genes, whereas root traits were generally negatively correlated with them. Among root exudates, quinones were positively correlated with *phoA*, 3-Phytase, *phnL*, and *phnM*, whereas terpenoids and stilbenes showed negative correlations. PLS-SEM further indicated that salt stress enhanced soil EC (path coefficient = 0.882, $P < 0.001$), which inhibited root exudation (terpenoids, stilbenes, quinones; path coefficient = -0.79, $P < 0.001$), subsequently influencing the abundances of rhizosphere organic P mineralization genes (path coefficient = -0.49, $P < 0.05$) ($R^2 = 0.72$). In bulk soil, salt stress primarily affected *phoA* by altering soil properties and inhibiting exudates ($R^2 = 0.82$). 【Conclusion】 Salt stress differentially impacts the relative abundances of organic P mineralization genes in the rhizosphere and bulk soil of *P. distans*, with the rhizosphere exhibiting a more pronounced adaptive response. By altering electrical conductivity and simplifying root architecture, salt stress further reshapes root exudation patterns, which in turn regulates the relative abundances of rhizosphere microbial organic P mineralization genes, thereby contributing to plant P acquisition strategy. These findings provide molecular insights into the salt tolerance mechanisms of *P. distans* and offer a theoretical basis for the sustainable use of saline-alkali soils.

Key words: Salinization; Organic phosphorus mineralization; Functional genes; Rhizosphere effect

盐渍化土壤面积占我国陆地面积的 3.84%，植物在盐胁迫下受到高盐、低磷的双重胁迫，导致盐渍化成为限制干旱和半干旱地区植物生长的主要因素之一^[1]。首先，土壤盐渍化产生的盐胁迫会打破植物体内离子的动态平衡，例如，羊草的根茎和叶片的 Na⁺含量随着土壤盐渍化程度的加深显著增加^[2]；Na⁺在植物体内（如根系）的积累会触发渗透胁迫、离子毒害与氧化损伤，抑制植物生长^[3]。其次，磷在盐渍土中常与 Ca²⁺、Mg²⁺形成难溶性的磷，使得磷的移动性和有效性大幅降低^[4]。盐胁迫不仅会减少细胞分裂素合成^[5]，抑制根系生长并导致

其构型简化, 吸收表面积下降, 还会通过抑制质膜 H^+ -ATP 酶活性, 降低根际酸化能力, 进而削弱土壤养分 (如磷) 的活化和迁移^[6], 最终形成“低磷-低能-低吸收”恶性循环^[7]。

植物可通过改变根系性状、根系分泌物与土壤有机磷矿化微生物互作来提高磷的获取效率。首先, 植物通过增加根的长度和数量来加强对土壤磷的探索^[8]。其次, 植物的根系分泌物作为物质与信号交流的“媒介”, 改变根际微生物群落结构组成^[9], 通过“植物-微生物”协同响应策略来缓解盐胁迫下的磷限制^[10]。根际微生物则在根系分泌物的作用下, 通过代谢等方式直接或间接地改变土壤理化性质, 影响植物对磷的吸收^[8]。研究表明, 植物根系分泌的有机酸会使根际土壤 pH 降低, 促进土壤矿物风化和 Fe/Al 氧化物溶解^[11]。此外, 有机酸会通过化学趋化作用塑造磷活化细菌, 增强无机磷溶解和有机磷矿化, 提高土壤磷的生物有效性; 同时介导植物根系磷饥饿响应基因和磷转运蛋白基因上调, 提升磷吸收效率和生产力^[12]。

土壤有机磷矿化速率直接决定磷供应能力, 对植物获取磷素至关重要^[13]。磷在土壤中以有机磷和无机磷两种形态存在^[14], 大多数有机磷不能被植物直接吸收利用, 必须经过微生物矿化分解等作用变为可溶性的无机态磷^[15]。研究发现, 微生物通过以下两种方式获取并释放植物可利用的无机磷^[16]: (1) 通过有机酸、糖类等代谢物及铁载体和胞外多糖 (EPS) 的分泌来溶解有机磷; (2) 通过酶促 (使用磷酸酶、植酸酶和 C-P 裂解酶) 矿化有机磷化合物。其中, 磷酸酶 (*phoA*、*phoD* 编码) 可裂解磷酸单酯键, 将有机磷 (Po) 转化为植物可直接吸收的正磷酸盐; 植酸酶 (*3-Phytase* 基因编码) 从植酸盐中水解磷酸盐; 而 *phn* 系列基因 (C-P 裂解酶途径) 则负责磷酸酯矿化^[17]。

碱茅 (*Puccinellia distans*) 是禾本科碱茅属多年生单子叶草本植物, 可在 $600\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl、pH 8~10 的中度及重度盐渍化土壤环境中完成生活史^[18], 是《国家牧草种质资源库》中的耐盐对照种^[19]。碱茅的种植可改善土壤质量, 减轻土壤盐渍化问题。然而, 在盐胁迫下, 碱茅根际微生物有机磷矿化功能基因的响应规律及其具体的驱动机制尚不清楚。鉴于植物在逆境下通常通过根际效应调控来缓解养分胁迫, 本研究提出核心科学假设: 盐胁迫并非直接改变微生物功能基因, 而是通过改变土壤理化性质重塑根系性状, 进而调控根系分泌物的级联路径, 特异性驱动根际微生物有机磷矿化功能基因的表达, 从而介导植物对磷素的获取策略。

本研究通过添加 NaCl 模拟对照、轻度、中度、重度、极度盐胁迫, 利用高通量测序技术分析有机磷矿化功能基因相对丰度及其在根际和非根际对不同盐胁迫强度的响应, 同时分析其与土壤理化性质、根系性状与根系分泌物的关系, 以明确影响有机磷矿化功能基因的关键影响因子。碱茅根际微生物调控策略对研究农作物耐盐具有重要启示意义, 本研究旨在为深入解析植物耐盐的生理机制提供理论依据; 通过调控根系分泌物组成, 定向富集有益解磷菌, 或通过灌溉洗盐、施用土壤改良剂等措施^[20], 以维持根际有益微生物的活性, 为盐碱地农业生产与利用提供新思路。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本研究所用碱茅种子购自山西丰晋大地农林牧科技有限公司 (山西太原)。

1.2 试验地点与土壤条件

试验于山西农业大学草业学院日光温室 (37.41°N , 112.58°E) 内开展, 温室温度控制在 $14.5\sim 29.5^{\circ}\text{C}$, 相对湿度为 64%~79%。试验土壤类型为褐土, 采自温室外牧草种植地 0~20 cm 表层, 基础理化性质为: pH 为 7.4, 盐度 $0.6\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 含水量 $1.1\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 有机碳 $24\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

¹, 硝态氮 32.82 mg·kg⁻¹, 铵态氮 3.63 mg·kg⁻¹, 全磷 3.3 g·kg⁻¹, 有效磷 3.5 mg·kg⁻¹ [21]。

1.3 试验设计

试验采用完全随机设计, 共设置 5 个盐胁迫梯度, 每个处理 4 个重复。根据土壤盐渍化分级标准 [22], 向 2 000 g 风干土中分别添加 0 (CK, 对照)、4 (轻度)、8 (中度)、12 (重度)、16 (极度) g NaCl。

塑料花盆规格为直径 21 cm、高 15 cm, 每盆装土后按水土质量比 5:1 (通过预实验得出田间持水量为 20%) 加入 400 g 水, 均匀撒播 0.15 g 碱茅种子。出苗期间每 3 天施用 25 mL 霍格兰营养液 (湖南霍格兰生物工程有限公司), 共 5 次。出苗 15 d 后, 按照设定浓度将 NaCl 溶解于适量 (称重法确定亏缺水量) 蒸馏水中均匀喷施于土壤表面, 持续盐胁迫 30 d; 试验期间采用称重保水法补充水分, 每 3 天浇灌一次营养液, 共 10 次 [23]。

1.4 样品采集

盐胁迫处理 30 d 后, 分别采集碱茅根际和非根际土壤样品。将整盆植株小心取出, 移除外围土壤后, 适度抖动, 抖落的土样作为非根际土壤; 使用软毛刷刷取根系表面 (厚度约 2 mm), 刷下的土样作为根际土壤。过 2 mm 筛后分为两份: 一份自然晾干, 用于测定土壤理化性质; 另一份立即置于 -80 °C 超低温冰箱中冷冻保存, 用于有机磷矿化相关功能基因组学分析。

根系分泌物采用离体土培法收集 [24]: 在 250 mL 锥形瓶中加入 40 g 原土与 200 mL 蒸馏水制成悬浊液, 将取完根际土壤的整盆植株根系放入其中, 用锡纸包裹避光培养 5 d。培养完成后, 过滤上清液, 放入冷冻干燥机 (CHRIST-Alpha 1-4LSCbasic, 赛利斯公司, 德国) 中, 冷冻干燥后收集冻干粉, 保存于 -80 °C 冰箱待测 [23]。

1.5 测定指标及方法

土壤 pH、电导率 (EC) 和盐度 (Sa) 通过多参数分析仪 (雷磁 DZB-712 型, 欧史拓尔实业有限公司, 上海) 测定; 土壤含水量 (SM) 采用铝盒烘干法测定; 土壤有效磷 (AP) 采用钼锑抗比色法 (Olsen 法) 测定 [25]。

根系形态指标: 通过根系扫描仪 (GXY-B, 浙江托普云农科技股份有限公司) 扫描培养结束的整盆根系, 得到根总数量 (Trn)、根尖数量 (Rtn)、根总长 (Trl)、根平均直径 (Ard)、根总体积 (Trv)、根总投影面积 (Tpa) 和根总表面积 (Tsa) 等七项根系性状指标。

根系分泌物通过非靶向代谢组学方法测定。冻干样品用甲醇提取, 离心干燥后复溶, 过聚四氟乙烯 (PTFE) 膜 (津腾, 天津) 后进行液相色谱-质谱联用 (LC-MS) 分析。每个处理 4 次生物学重复, 即每个处理 4 盆独立植株, 每盆样品单独提取和测定, 将所有生物学重复样品等量混合制备质控 (QC) 样品, 每 10 个样品插入 1 个 QC, 共进行 6 次技术重复。数据经 LC-MS 平台 (美吉生物医药科技有限公司, 上海) 检测后, 使用京都基因与基因组百科全书化合物数据库 (KEGG Compound) 进行分类 [21]。

磷循环过程中有机磷矿化功能基因相对丰度采用宏基因组高通量测序技术 (美吉生物医药科技有限公司, 上海) 进行测定。操作方法如下: 称取 0.50 ± 0.01 g 土壤样品, 提取土壤微生物基因组总 DNA。通过超微量分光光度计 (NanoDrop 2000, 赛默飞世尔科技公司, 美国) 与 1% (m:v) 琼脂糖凝胶电泳对 DNA 浓度与质量进行检测与质检。质检合格的 DNA 样品使用 Illumina NovaSeq 6000 平台进行宏基因组测序。采用短寡核苷酸比对软件 (SOAPaligner) 计算基因在各样本中的丰度信息。基因丰度以相对丰度 (RPKM) 值表示, 该值对测序深度和基因长度进行了归一化处理, 可有效反映各功能基因在微生物群落中的相对丰度水平。后续所有基因丰度的统计分析均采用 RPKM 值进行。基于京都基因与基因组百科全书 (KEGG) 数据库对非冗余基因集进行功能注释, 从中筛选并统计与有机磷矿化通路相关的功能基因的相对丰度。

本研究检测到碱茅有机磷矿化过程的 18 种功能基因, 通过碎片化评分 (Fragmentation

score) 挑选出评分最高的八种有机磷矿化功能基因, 包括: *phnM*、*3-Phytase*、*phnI*、*phnL*、*phoA*、*phnW*、*phoD*、*phnH*。其在植物体中代谢途径及生理功能如表 1。

表 1 八种有机磷矿化功能基因的代谢途径^[17, 26-27]

Table 1 The metabolic pathways of eight organic phosphorus mineralization functional genes^[17, 26-27]

基因名称 Gene names	代谢途径 Metabolic pathways	生理功能 Physiological function
<i>phnM</i> 、 <i>phnI</i> 、 <i>phnL</i> 、 <i>phnH</i>	磷酸酯 (C-P 键) 降解途径 Phosphonate (C-P bond) degradation pathway	C-P 键裂解相关的转运与辅助基因 Transport and auxiliary genes associated with the C-P bond cleavage
<i>3-Phytase</i>	特异性植酸降解途径 Specific phytate degradation pathway	编码一种底物特异性极高的磷酸酶, 负责分解植酸 Encodes a phosphatase with high substrate specificity, responsible for phytate decomposition
<i>phoA</i> 、 <i>phoD</i>	磷酸单酯水解途径 Phosphate monoester hydrolysis pathway	编码碱性磷酸酶 Encodes alkaline phosphatase
<i>phnW</i>	磷酸酯 (C-P 键) 降解途径 Phosphonate (C-P bond) degradation pathway	水解途径的关键基因, 编码转氨酶 The key gene in the hydrolysis pathway encodes transaminase.

1.6 统计分析

采用单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 检验盐胁迫对有机磷矿化功能基因相对丰度的影响, 多重比较采用图基 (Tukey) 法 ($P < 0.05$)。采用独立样本 t 检验比较同一盐胁迫强度下根际与非根际间的基因丰度差异。对呈现显著响应的基因, 通过最小赤池信息准则 (AIC), 采用最佳拟合方程 (高斯函数), 分析有机磷矿化功能基因相对丰度随盐胁迫强度的变化趋势。采用皮尔逊 (Pearson) 相关性分析检验生物和非生物因子与有机磷矿化功能基因间的相关关系, 采用随机森林模型 (R 语言 “randomForest” 包) 评估各影响因子对基因丰度的重要性。采用偏最小二乘结构方程模型 (R 语言 “plsrm” 包) 解析盐胁迫影响有机磷矿化功能基因丰度的直接和间接路径。图片使用 Origin 2022 和 R 语言 (4.5.1) 绘制。

2 结果

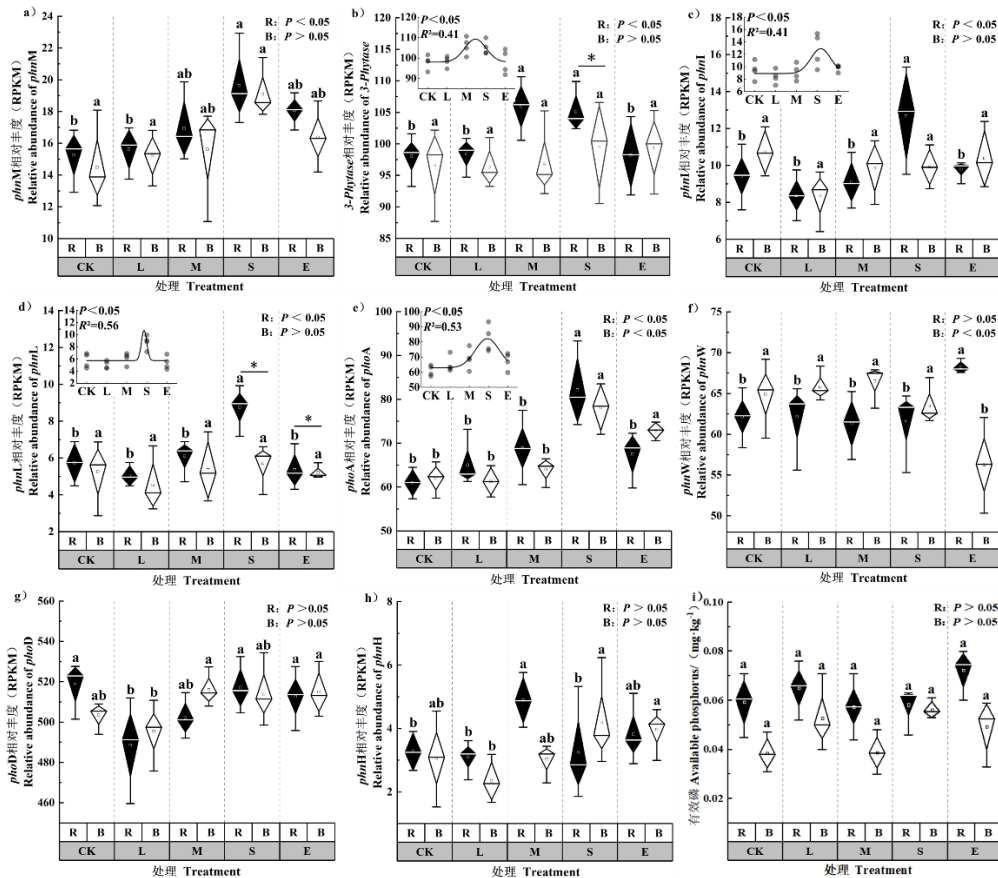
2.1 测序数据质量评估

对 40 份碱茅土壤样品的宏基因组测序数据进行系统分析, 结果显示: 样本平均原始序列条数 (Raw reads) 为 8.91×10^7 条, 原始数据总量 (Raw bases) 为 537.89 Gb; 经质控后平均有效序列条数 (Clean reads) 为 8.51×10^7 条, 有效数据总量 (Clean bases) 为 508.88 Gb, 质控有效率在 94.17%~97.02%。所有样本均表现出极高的测序质量, 其中 Q20 $\geq$ 93.03%, 远高于 85% 的常规质控标准。无明显腺嘌呤 (A) 和胸腺嘧啶 (T)、鸟嘌呤 (G) 和胞嘧啶 (C) 分离现象, 符合土壤微生物宏基因组测序的特征, 数据质量可靠, 可用于后续分析。

2.2 盐胁迫对碱茅根际与非根际土壤有机磷矿化功能基因相对丰度的影响

在根际土壤中, 盐胁迫显著影响 *phnM*、*3-Phytase*、*phnI*、*phnL* 和 *phoA* 基因相对丰度, 但对 *phnW*、*phoD* 和 *phnH* 基因相对丰度无显著影响 (图 1)。与对照相比, *phnM*、*phnI*、*phnL* 和 *phoA* 基因相对丰度在重度盐胁迫下分别增加了 24.7%、34.5%、52.9%、34.7% ($P < 0.05$), *3-Phytase* 基因相对丰度在中度和重度盐胁迫下分别增加了 8.0% 和 7.2% ($P < 0.05$),

其余基因相对丰度在各处理间均无显著差异。随盐胁迫增强, 3-Phytase、*phnI*、*phnL* 和 *phoA* 相对丰度呈先升高后降低的单峰型变化趋势。在非根际土壤中, 盐胁迫显著影响 *phoA* 和 *phnW* 基因。与对照相比, *phoA* 基因相对丰度在重度和极度盐胁迫下分别增加了 26.0% 和 17.5% ($P < 0.05$), *phnW* 基因相对丰度在极度盐胁迫下降低了 13.3% ($P < 0.05$), *phoD* 和 *phnH* 基因在盐胁迫下无显著变化。与非根际土壤相比, 重度盐胁迫处理根际土壤中 3-Phytase 和 *phnI* 基因相对丰度分别显著增加 5.6% 和 27.8% ($P < 0.05$), 极度盐胁迫处理 *phnI* 基因相对丰度显著降低了 5.9% ($P < 0.05$), 其余基因相对丰度在根际与非根际间无显著差异。盐胁迫下, 碱茅根际与非根际土壤有效磷含量均无显著差异 (图 1i)。



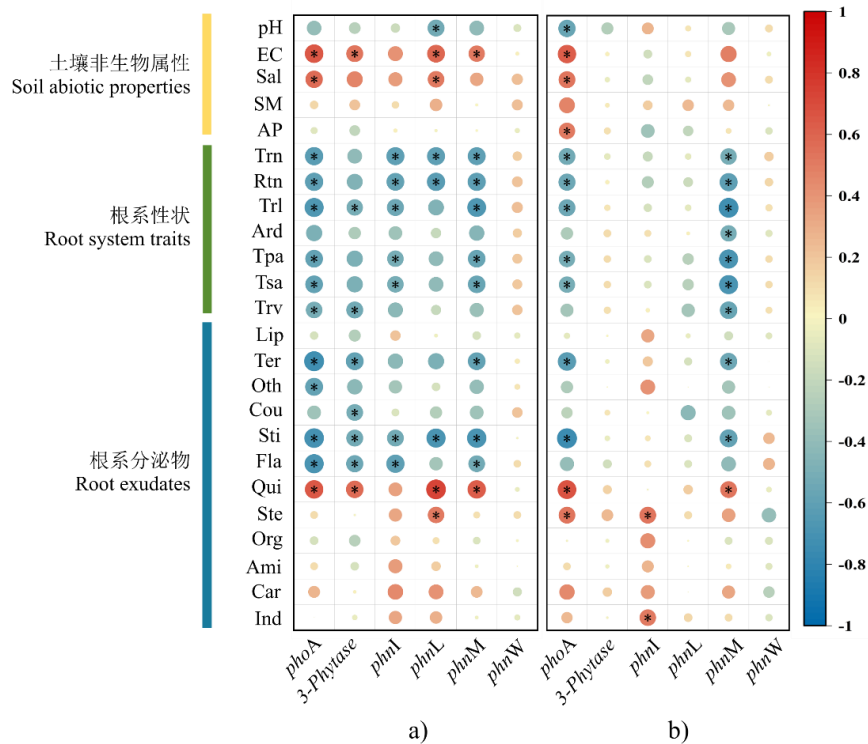
注: R 代表根际土壤, B 代表非根际土壤。图中 CK 表示对照, L、M、S 和 E 分别表示轻度、中度、重度和极度盐胁迫处理。不同小写字母代表处理间差异显著 ($P < 0.05$)。* 代表根际与非根际之间差异显著 ($P < 0.05$)。Note: R represents rhizosphere soil, and B represents bulk soil. In the figure, CK represents the control, while L, M, S, and E represent mild, moderate, severe, and extreme salt stress treatments, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). * indicates a significant difference between the rhizosphere and bulk soil ($P < 0.05$).

图 1 盐胁迫对碱茅根际与非根际土壤有机磷矿化功能基因相对丰度 (a~h) 和土壤有效磷 (i) 的影响
Fig. 1 Effects of salt stress on the relative abundance of organic phosphorus mineralization functional genes (a-h) and soil available phosphorus (i) in the rhizosphere and bulk soil of *Puccinellia distans*

2.3 盐胁迫下影响因子与有机磷矿化功能基因的相关性

利用相关性分析探究土壤非生物属性、根系性状和根系分泌物对 6 种显著响应盐胁迫的有机磷矿化功能基因的影响。结果 (图 2) 表明: 在根际土壤中, 土壤 pH 与 *phnL* 基因相对丰度显著负相关, 电导率与 *phoA*、3-Phytase、*phnL* 和 *phnM* 基因相对丰度呈显著正相关, 盐度与 *phoA* 和 *phnL* 显著正相关; 根总数量和根尖数量均与 *phoA*、*phnI*、*phnL* 和 *phnM* 显著负相关, 根总长与 *phoA*、3-Phytase、*phnI* 和 *phnM* 显著负相关, 根总投影面积和根总表

面积均与 *phoA*、*phnI* 和 *phnM* 显著负相关，根总体积与 *phoA* 和 3-Phytase 显著负相关；萜类化合物与 *phoA*、3-Phytase 和 *phnM* 显著负相关，香豆素及其衍生物与 3-Phytase 显著负相关，芪类化合物与 *phoA*、3-Phytase、*phnI*、*phnL* 和 *phnM* 显著负相关，黄酮类化合物与 *phoA*、3-Phytase、*phnI* 和 *phnM* 显著负相关，醌类化合物与 *phoA*、3-Phytase、*phnL* 和 *phnM* 显著正相关，甾体及其衍生物与 *phnL* 显著正相关（图 2a）。在非根际土壤中，pH、根总数量、根尖数量、根总长、根总投影面积、根总表面积、萜类化合物和芪类化合物与 *phoA* 基因相对丰度显著负相关，而电导率、盐度、土壤有效磷含量、醌类化合物和甾体及其衍生物与 *phoA* 显著正相关，所有影响因子与 *phnW* 基因相对丰度均无显著相关关系（图 2b）。



注：*代表在 $P < 0.05$ 水平下显著。图中 EC 表示土壤电导率，Sal 表示土壤盐度，SM 表示土壤含水量，AP 表示土壤有效磷含量，Trn 表示根总数量，Rtn 表示根尖数量，Trl 表示根总长，Ard 表示根平均直径，Tpa 表示根总投影面积，Tsa 表示根总表面积，Trv 表示根总体积，Lip 表示脂质，Ter 表示萜类化合物，Oth 表示其他类，Cou 表示香豆素及其衍生物，Sti 表示芪类化合物，Fla 表示黄酮类化合物，Qui 表示醌类及其化合物，Ste 表示甾体及其衍生物，Org 表示有机酸及其衍生物，Ami 表示氨基酸及其衍生物，Car 表示碳水化合物及其衍生物，Ind 表示吡啶及其衍生物。下同。Note: * indicates significant at the $P < 0.05$ level. In the figure, EC denotes electrical conductivity, Sal denotes soil salinity, SM denotes soil water content, AP denotes soil available phosphorus content, Trn denotes total root number, Rtn denotes root tip number, Trl denotes total root length, Ard denotes average root diameter, Tpa denotes total projected area of root, Tsa denotes total surface area of root, Trv denotes total root volume, Lip denotes lipids, Ter denotes terpenoids, Oth denotes others, Cou denotes coumarins and derivatives, Sti denotes stilbenes, Fla denotes flavonoids, Qui denotes quinones and compounds, Ste denotes steroids and derivatives, Org denotes organic acids and derivatives, Ami denotes amino acids and derivatives, Car denotes carbohydrates and derivatives, Ind denotes indoles and derivatives. The same below.

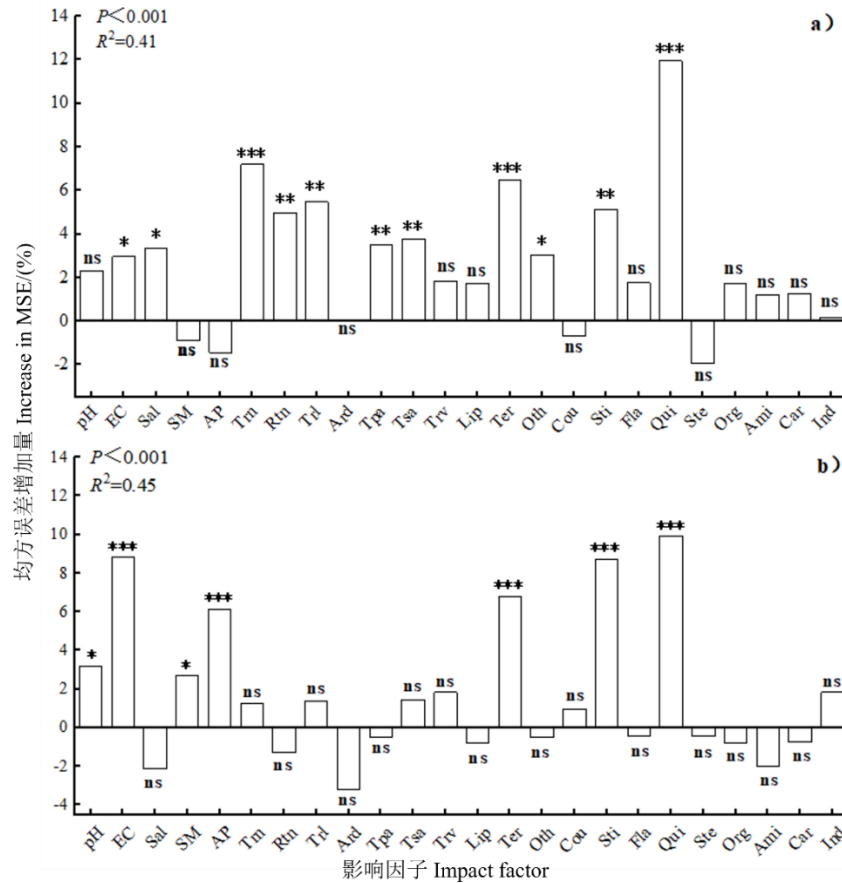
图 2 盐胁迫下碱茅根际 (a) 与非根际 (b) 影响因子与有机磷矿化功能基因间的相关性

Fig. 2 Correlations between rhizosphere (a) and bulk (b) soil factors and the functional genes of organic phosphorus mineralization in *Puccinellia distans* under salt stress

2.4 盐胁迫下影响有机磷矿化功能基因相对丰度的因子重要性排序

随机森林模型分析土壤非生物属性、根系性状和根系分泌物等因子对有机磷矿化功能基

因相对丰度影响的重要性, 结果 (图 3) 表明: 在根际土壤中, 电导率、盐度、根总数量、根尖数量、根总长、根总投影面积、根总表面积、萜类化合物、其他类、芪类化合物和醌类化合物是显著影响 5 种在根际有显著差异的有机磷矿化功能基因 (包括 *phoA*、3-*Phytase*、*phnI*、*phnL* 和 *phnM*) 的关键因子, 该模型解释度为 41% (图 3a)。在非根际土壤中, pH、电导率、土壤含水量、土壤有效磷含量、萜类化合物、芪类化合物和醌类化合物是影响 *phoA* 的关键因子, 该模型解释度为 45% (图 3b)。



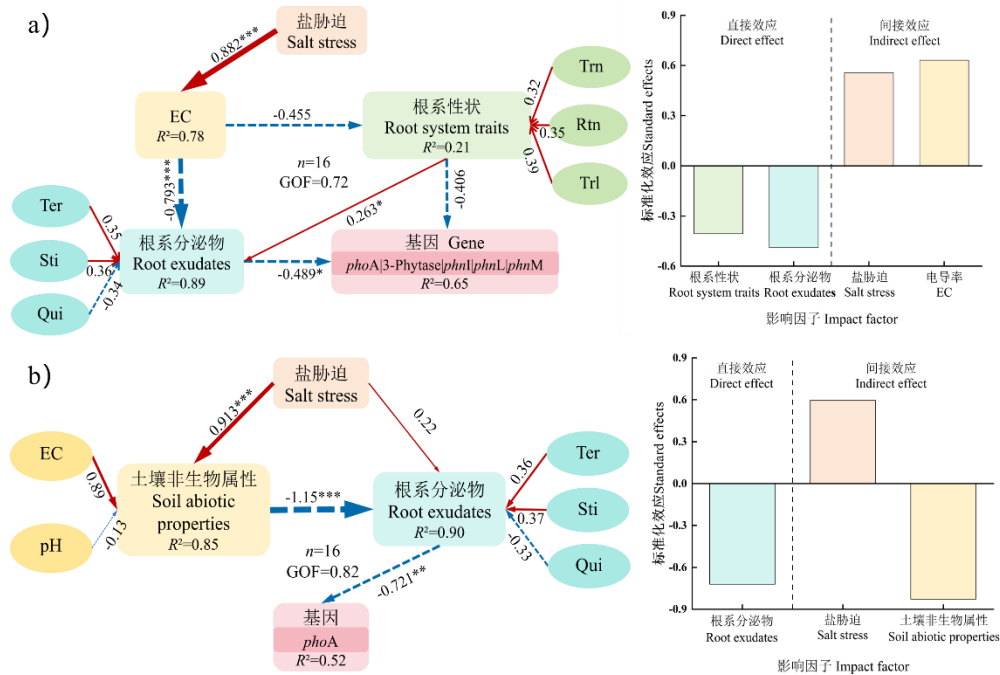
注: *, **, ***分别表示在 $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$ 水平下显著, ns 表示不显著。下同。Note: *, **, and *** respectively indicated significance at the levels of $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$. ns indicates not significant. The same below.

图 3 盐胁迫下碱茅根际 (a) 与非根际 (b) 影响因子贡献率的随机森林模型

Fig. 3 Random forest model of the contributions of influencing factors in the rhizosphere (a) and bulk (b) soil of *Puccinellia distans* under salt stress

2.5 盐胁迫影响有机磷矿化功能基因丰度变化的路径

采用结构方程模型分析盐胁迫影响根际 (图 4a) 和非根际 (图 4b) 显著变化基因相对丰度的路径。结果表明: 在根际土壤中, 盐胁迫通过提高土壤电导率 (路径系数为 0.882, $P < 0.001$) 来抑制根系分泌萜类、芪类和醌类化合物 (路径系数为 -0.79, $P < 0.001$), 进而影响 *phoA*、3-*Phytase*、*phnI*、*phnL* 和 *phnM* 基因相对丰度变化 (路径系数为 -0.49, $P < 0.05$), 尽管电导率未对根系生长造成显著影响, 但根系性状直接影响根系分泌物的产生 (路径系数为 0.26, $P < 0.05$), 该模型解释率达 72% (图 4a); 在非根际土壤中, 盐胁迫通过改变土壤理化性质 (路径系数为 0.91, $P < 0.001$) 来抑制根系分泌物 (路径系数为 -1.15, $P < 0.001$), 进而影响 *phoA* 基因相对丰度变化 (路径系数为 -0.72, $P < 0.01$), 该模型解释率达 82% (图 4b)。



注：箭头表示因果关系的假设方向，实线代表正相关，虚线代表负相关。箭头旁数字代表标准化路径系数， R^2 代表模型的解释度。GOF代表拟合优度。Note: The arrows indicate the hypothetical direction of the causal relationship, solid lines represent a positive correlation, and dashed lines represent a negative correlation. The numbers beside the arrows represent the standardized path coefficients, and R^2 represents the interpretability of the model. GOF stands for goodness of fit.

图4 盐胁迫影响碱茅根际（a）与非根际（b）土壤有机磷矿化功能基因相对丰度的结构方程模型

Fig. 4 Structural equation model of the effect of salt stress on the relative abundance of organic phosphorus mineralization functional genes in the rhizosphere (a) and bulk (b) soil of *Puccinellia distans*

3 讨论

3.1 盐胁迫下根际与非根际微生物基因相对丰度的差异化响应

本研究发现，盐胁迫对根际与非根际土壤中有机磷矿化功能基因相对丰度的影响具有差异性。在根际土壤中，*phoA*、*3-Phytase* 及 *phn* 操纵子中的多个基因（包括 *phnM*、*phnI*、*phnL*）相对丰度在重度胁迫下显著上调，而在非根际土壤中，仅有 *phoA* 基因响应且上调幅度较小（图1）。这反映了根际效应的存在：植物通过根系分泌物等途径，在根际塑造了独特的微生境，使根际微生物对盐胁迫表现出更强的功能可塑性；而非根际土壤缺乏根系分泌物输入，微生物主要受土壤理化性质直接驱动。因此，碱茅根际有机磷矿化微生物对盐胁迫表现出了积极的适应性响应，通过微生物群落重构来增强有机磷矿化潜力，以缓解磷限制^[28]。随机森林模型结果显示，非根际 *phoA* 基因主要受土壤理化性质驱动（图3a），而根际模型中根系性状与分泌物的重要性更高（图3b），表明根际微生物的有机磷矿化功能受植物介导调控。在非根际土壤中，有机磷矿化微生物主要受限于高盐导致的渗透压胁迫等，仅 *phoA* 基因响应，表明微生物群落整体代谢活性受抑^[29]。这与磷酸盐贫瘠土壤和沿海河口湿地的发现一致^[30-31]，盐生植物根际微生物多样性高于非根际，证实了根际效应对土壤有机磷矿化功能微生物的调控^[32]。这是因为根际是植物-微生物互作的“热区”，为微生物提供了特殊的微生境^[33]。碱茅可能通过根系分泌物（如本研究检测到的醌类化合物，图2）“塑造”或“激活”了那些既耐盐又具备高效磷矿化能力的特定微生物种群^[34]。这些微生物携带

并表达多种磷酸酶基因（如 *phoA*）和磷酸酯裂解基因（*phn* 系列），从而在根表面形成一个高效的磷活化场所。这与“根际激发效应”理论相符^[35]，即植物为应对养分限制而响应根际微生物群落功能。相比之下，非根际土壤缺乏根系分泌物的输入，可能抑制了对盐敏感的微生物活性，仅有广谱的 *phoA* 基因有所响应。这表明，在植物干预的情况下，根际土壤微生物群落对盐胁迫的响应策略更偏向于“主动适应”。

3.2 盐胁迫下根系分泌物对有机磷矿化微生物的调节作用

本研究发现，根系性状与多种有机磷矿化功能基因呈显著负相关关系（图 2），这可能是由于盐胁迫抑制了根系生长，使碱茅根系构型简化，吸收表面积下降，不仅削弱了根系直接吸收磷的能力，也减少了根系分泌物的释放，进而改变了微生物类群的能量来源结构^[36]。根系分泌物在盐胁迫-磷循环调控中起桥梁作用。路径分析结果表明，盐胁迫通过提高电导率抑制萜类、芪类和醌类等分泌物释放，进而影响 *phoA*、3-*Phytase*、*phnI*、*phnL* 和 *phnM* 的丰度变化（图 4）。其中，醌类化合物与上述基因丰度呈正相关（图 2），推测其可能作为电子穿梭体参与微生物能量代谢，或可能作为信号分子影响微生物基因表达^[37]。该推论有待通过外源添加标准品的微观实验进行直接验证。相比之下，萜类和芪类化合物在本研究中表现出抑制效应（图 4），这可能是由于盐胁迫诱导植物合成更多防御型次生代谢物，而这些物质对部分微生物具有抑制效应，从而间接改变根际微生物磷矿化功能^[38]。

3.3 研究局限与展望

本研究盐胁迫下测定的有效磷含量与对照相比无显著差异（图 1i）。可能是本研究短期控制条件下的盆栽试验，与自然界盐分渐进累积过程存在差异，主要反映了植物-微生物系统对盐胁迫的短期应激响应，而非长期适应性驯化机制，存在一定的局限性。未来研究可从以下方向深入：（1）开展渐进式盐胁迫实验，验证“单峰型”响应模式在自然条件下的重现性；（2）利用宏转录组、稳定同位素探针等技术，从“基因-代谢-功能”层面深入解析醌类等分泌物调控微生物磷矿化的分子机制。

4 结 论

盐胁迫显著影响碱茅根际微生物 *phoA*、3-*Phytase*、*phnI*、*phnL*、*phnM* 基因及非根际 *phoA* 和 *phnW* 基因相对丰度。盐胁迫通过提高电导率抑制碱茅根系分泌萜类、芪类、醌类化合物，进而引起上述基因丰度的变化。在重度盐胁迫下，碱茅根际 *phoA* 等基因上调，表明其通过增强有机磷矿化以适应磷营养胁迫的能力，为其适应盐碱地环境提供了分子机制支撑。

参考文献（References）

- [1] Wang Q Z, Liu Q, Gao Y N, et al. Review on the mechanisms of the response to salinity-alkalinity stress in plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(16): 5565-5577. [王拴珍, 刘倩, 高娅妮, 等. 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.]
- [2] Shaheen H L, Iqbal M, Azeem M, et al. K-priming positively modulates growth and nutrient status of salt-stressed cotton (*Gossypium hirsutum*) seedlings[J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2016, 62(6): 759-768.
- [3] Xiong X Y, Jing Y Q, Tang Y Z, et al. Physiological and transcriptome analyses reveal key responses of *Festuca rubra* to salt stress[J]. Grass Research, 2025, 5: e027.
- [4] Zeng H Q, Chen F Y, Zhu Q Q, et al. The interplay between phosphorus nutrition and abiotic stresses in plants[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2025, 52(12): 1507-1523.
- [5] Hewedy O A, Ali M G, El-Meihy R M, et al. The dual role of ethylene in plant growth and abiotic stress: Mechanisms, regulation, and mitigation through ACC deaminase[J]. Plant Science, 2026, 362: 112858.

- [6] Fan W J, Zhang Y D, Wu Y L, et al. The H⁺-pyrophosphatase IbVP1 regulates carbon flux to influence the starch metabolism and yield of sweet potato[J]. Horticulture Research, 2021, 8: 20.
- [7] Zhang J F, He L, Ruan Z Y, et al. Collapsed auxin transport by iron inhibits primary root growth under low phosphate stress[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2026, 68(3): 568-586.
- [8] Zhou J C, Zhang L, Feng G, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi have a greater role than root hairs of maize for priming the rhizosphere microbial community and enhancing rhizosphere organic P mineralization[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2022, 171: 108713.
- [9] Afridi M S, Kumar A, Javed M A, et al. Harnessing root exudates for plant microbiome engineering and stress resistance in plants[J]. Microbiological Research, 2024, 279: 127564.
- [10] Ma L, Li J R, Li J F, et al. Plant salt-tolerance mechanisms: Classic signaling pathways, emerging frontiers, and future perspectives[J]. Molecular Plant, 2026, 19(3): 538-570.
- [11] Li K W, Xu R K. Role of carbon cycle in soil acidification and its inhibition[J]. Soils, 2025, 57(3): 485-497. [李科伟, 徐仁扣. 碳循环在土壤酸化与调控中的作用[J]. 土壤, 2025, 57(3): 485-497.]
- [12] Zheng J, Shi G P, Dini-Andreote F, et al. Root-derived low molecular weight organic acids modulate keystone microbial taxa impacting plant phosphorus acquisition[J]. Journal of Advanced Research, 2026, 81: 95-109.
- [13] Zhang Y H, Wang Y B, Han G D. Response of soil organic phosphorus and mineralization to grazing intensity in desert steppe[J]. Chinese Journal of Grassland, 2023, 45(7): 60-70. [张育涵, 王赟博, 韩国栋. 荒漠草原土壤有机磷组分及其矿化对放牧强度的响应[J]. 中国草地学报, 2023, 45(7): 60-70.]
- [14] Yuan S Y, He J, Su D R. Advances in the effects of precipitation pattern change and grazing on soil phosphorus conversion in grassland[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(1): 25-36. [袁淑雅, 贺晶, 苏德荣. 降水格局变化和放牧对草地土壤磷转化影响的研究进展[J]. 草地学报, 2024, 32(1): 25-36.]
- [15] Ceasar S A, Ebeed H T, Ramakrishnan M, et al. Understanding low-phosphate stress responses in plants: Opportunities for genome editing to improve phosphorous use efficiency (PUE)[J]. Biotechnology Advances, 2025, 84: 108686.
- [16] Singh B K, Hu H W, MacDonald C A, et al. Microbiome-facilitated plant nutrient acquisition[J]. Cell Host & Microbe, 2025, 33(6): 869-881.
- [17] Siles J A, Starke R, Martinovic T, et al. Distribution of phosphorus cycling genes across land uses and microbial taxonomic groups based on metagenome and genome mining[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2022, 174: 108826.
- [18] Han Q Q, Wang Y P, Li J, et al. The mechanistic basis of sodium exclusion in *Puccinellia tenuiflora* under conditions of salinity and potassium deprivation[J]. The Plant Journal, 2022, 112(2): 322-338.
- [19] Huang G Z, Huang L H, Liu B S, et al. Evaluation of improvement effect and analysis of influencing factors of different amendments on saline-sodic soils based on a meta-analysis[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62(2): 388-399. [黄广志, 黄立华, 刘伯顺, 等. 基于 Meta 分析的苏打盐碱土改良效果评估[J]. 土壤学报, 2025, 62(2): 388-399.]
- [20] Zhao T T, Tian K, Liu B L, et al. Determination of phosphate adsorption characteristics and loss risk threshold in greenhouse vegetable soil[J]. Soils, 2025, 57(5): 971-978. [赵甜甜, 田康, 刘本乐, 等. 设施菜地土壤磷酸盐吸附特征与磷流失风险阈值确定[J]. 土壤, 2025, 57(5): 971-978.]
- [21] Zhang R, Yang L, Li D, 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. [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.]
- [22] Chen Z J, Zhou T L, Huang G H, et al. Soil microbial community and associated functions response to salt stresses: Resistance and resilience[J]. Science of the Total Environment, 2024, 954: 176475.
- [23] Hao H H, Li D, Guo Z H, et al. Effects of salt stress on secretion of amino acids and their derivatives in root of *Elytrigia elongata* [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2026, 50(1): 202-212. [郝欢欢, 李丹, 郭子华, 等. 盐胁迫对长穗偃麦草根系分泌氨基酸及其衍生物的影响[J]. 植物生态学报, 2026, 50(1): 202-212.]
- [24] Williams A, Langridge H, Straathof A L, et al. Comparing root exudate collection techniques: An improved hybrid method[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2021, 161: 108391.

- [25] Fan S J. Study on the remediation effect of halophyte rhizo- sphere microenvironment on soil under saline-alkali stress[D]. Tianjin: Hebei University of Technology, 2006: 28-31. [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.]
- [26] Dai Z M, Liu G F, Chen H H, et al. Long-term nutrient inputs shift soil microbial functional profiles of phosphorus cycling in diverse agroecosystems[J]. The ISME Journal, 2020, 14(3): 757-770.
- [27] Tang Z X, Gao J S, Song A L, et al. Impact of green manure on microbial phosphorus cycling genes in rice rhizosphere as investigated by metagenomics[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2020, 26(9): 1578-1590. [唐治喜, 高菊生, 宋阿琳, 等. 用宏基因组学方法研究绿肥对水稻根际微生物磷循环功能基因的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2020, 26(9): 1578-1590.]
- [28] Wang Y Y, Peng B, Zhao S, et al. Salinity stress reveals keystone metabolites linking rhizosphere metabolomes and microbiomes in Halophyte *Suaeda salsa*[J]. Plant and Soil, 2025, 514(1): 1219-1239.
- [29] Li M C, Zhou W X, Sun M Y, et al. Decoupling soil community structure, functional composition, and nitrogen metabolic activity driven by salinity in coastal wetlands[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2024, 198: 109547.
- [30] Zhang X Y, Qi L L, Li W M, et al. Bacterial community variations with salinity in the saltwater-intruded estuarine aquifer[J]. Science of the Total Environment, 2021, 755: 142423.
- [31] Hu M J, Le Y X, Sardans J, et al. Moderate salinity improves the availability of soil P by regulating P-cycling microbial communities in coastal wetlands[J]. Global Change Biology, 2023, 29(1): 276-288.
- [32] Wang M R, Yang S, Liu X, et al. Root characteristics of plants under salt stress and their interactions with microorganisms[J]. World Forestry Research, 2023, 36(4): 22-27. [王明睿, 杨升, 刘星, 等. 盐胁迫下植物根系特征及其微生物的互作关系[J]. 世界林业研究, 2023, 36(4): 22-27.]
- [33] Liang M, Wu Y, Zhao Z W, et al. Bacterial taxa regulate the soil functionality of halophyte rhizospheres in saline-alkali grassland ecosystems[J]. Plant and Soil, 2026, 520(1): 403-417.
- [34] Li D P, Qi Z H, Guo J Y, et al. Study on the screening of high-efficiency salt and alkali-tolerant microbial agents and their roles and mechanisms in enhancing saline-alkaline soil remediation[J]. Journal of Cleaner Production, 2025, 519: 145992.
- [35] Wang X Q, Tang W R, Ni Y P, et al. Biological mechanism of effects of root exudates on rhizosphere priming effect: A review[J]. Journal of Southern Agriculture, 2024, 55(10): 3096-3105. [王旭琴, 唐文睿, 倪义平, 等. 根系分泌物对根际激发效应影响的生物机制研究进展[J]. 南方农业学报, 2024, 55(10): 3096-3105.]
- [36] Yang Y J, Mei Y L, Ma W Z, et al. Integrated rhizosphere bacterial community and root exudate analysis clarify the key bacteria in enhancing *Pyrus betulifolia* saline-alkali stress tolerance[J]. Horticultural Plant Journal, 2026, 12(7): 1583-1598.
- [37] Zhao H Q, Yu R H, Liu J Y, et al. Quinone structure regulates sulfide-driven reactive oxygen species generation for aquatic pollutant degradation[J]. Water Research, 2026, 288: 124571.
- [38] Zhang W N, Yang Z, Yan Y P, et al. Research progress on soil organic phosphorus mineralization and its regulation[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62(2): 334-347. [张万年, 杨子, 严玉鹏, 等. 土壤有机磷的矿化及其调控研究进展[J]. 土壤学报, 2025, 62(2): 334-347.]

(责任编辑: 陈荣府)