

盐碱胁迫对果树的危害及其分子机理研究进展

郝兰兰^{1,2}, 李小兰^{1,2}, 王 鸿^{1,2}

(1. 甘肃省农业科学院林果花卉研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃农业大学园艺学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 盐碱胁迫是影响果树生长发育最严重的限制因子之一。果树受盐碱胁迫后根系生长受阻、叶片变小、发育迟缓, 造成植株矮化、早衰甚至死亡。从细胞膜透性、POD、SOD等生理特性方面分析了果树对盐碱复合胁迫的响应机制, 多角度分析了果树抗盐碱的分子机理。

关键词: 果树; 盐碱胁迫; 生理特性; 分子机理

中图分类号: S156.4

文献标志码: A

文章编号: 1001-1463(2022)03-0001-05

doi: 10.3969/j.issn.1001-1463.2022.03.001

Research Progress on Response Mechanism of Fruit Trees Under Saline Alkali Stress

HAO Lanlan^{1,2}, LI Xiaolan^{1,2}, WANG Hong^{1,2}

(1. Institute of Fruit and Floriculture Research, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China; 2. College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou Gansu 730070, China)

Abstract: Salt-alkali stress is one of the most serious limiting factors affecting the growth and development of fruit trees. The root growth of fruit trees under salt-alkali stress was blocked, leaves became smaller, growth retarded, resulting in plant dwarfing, premature senility and even death. In this paper, the response mechanism of plants to salt-alkali combined stress was analyzed from the aspects of osmotic regulation, cell membrane permeability, POD, SOD, etc. And the molecular mechanism of salt-alkali resistance of fruit trees was summarized from various angles.

Key words: Fruit tree; Salt and alkali stress; Physiological characteristic; Molecular mechanism

果树是重要的经济树种, 中国是世界上水果种植面积和产量均居首位的国家, 果树产业产值居种植业的第3位^[1]。在盐碱地上发展果树生产既能充分利用盐碱地, 又能取得一定经济收益, 但土壤盐碱化制约着果树产业的可持续发展。西北黄土高原地区以盐分较多的黑垆土为主, 生产中长期不合理的灌溉及单施化肥造成土壤中盐分增大, 若遇洼地, 水分蒸发后留下盐分, 长期的积累便形成盐碱区。目前, 西北黄土高原地区70%以上的土壤是含NaCl与NaHCO₃的高pH盐碱土^[2], 且由于生产栽培中化肥过度使用、有机肥匮乏, 土壤次生盐渍化问题日趋蔓延, 导致果树树体养分严重失衡、果实品质逐渐下降, 严重限制着果

树产业的发展。研究果树响应盐碱胁迫的生理特性与分子机理, 对西北地区果树生产具有极其重要的意义。

1 盐碱胁迫对果树的危害

1.1 盐碱胁迫对果树生长发育的影响

近年来, 国内外专家逐渐关注不同植物应对盐碱胁迫的响应情况。盐碱胁迫是复杂的胁迫, 盐胁迫会引起膜脂过氧化, 改变细胞膜通透性, 进而影响植物的生长发育和形态结构^[3]。碱胁迫会诱发高pH胁迫, 打破根系周围离子平衡, 破坏根际结构, 阻塞养分运输。张艳萍等^[4]研究表明, 盐胁迫可以破坏渗透平衡系统, 抑制养分吸收, 严重影响植物生长。除此之外, Yang等^[5]发现, 高

收稿日期: 2021-12-23; 修订日期: 2022-02-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760558); 国家现代农业产业技术体系项目(CARS-30-1-6)。

作者简介: 郝兰兰(1997—), 女, 甘肃庄浪人, 硕士在读, 研究方向为果树栽培生理。联系电话: (0)18298369654。Email: 3312361973@qq.com。

通信作者: 王 鸿(1973—), 男, 甘肃灵台人, 研究员, 研究方向为桃种质资源挖掘利用与遗传改良。Email: wrh991130@126.com。

pH 也会打破离子稳态和渗透系统,对果树生长发育产生影响。盐碱胁迫还会破坏植株的光合系统,减弱 PSII 对光合电子传递速率和光能的吸收利用,导致光合作用减弱、叶片衰老,引起各种代谢途径的失调^[6]。以往国内外的研究主要以 NaCl 处理为热点,但在盐碱地中盐和碱同时对植物造成伤害,某一种盐胁迫或碱胁迫并不能完全解释植株所处的真实生境。为了应对逆境条件,植株体内会启动一系列生化途径及适应性反应来应对胁迫,这些反应有助于渗透物质的生成、离子稳态的调控、活性氧(ROS)清除系统和维护及激素和防御代谢物的合成。

1.2 盐碱胁迫对果树组织的影响

叶片是果树感受外界胁迫最敏感的器官,也是光合作用和能量转换的主要部位,其显微结构特征能在一定程度上反映抗逆性的强弱^[7]。刘佳等^[8]发现,山桃栅栏组织发达、海绵组织紧密,在碱胁迫处理下其叶片上表皮和角质层变厚,能更好地适应碱胁迫。在盐胁迫下葡萄叶片栅栏组织与海绵组织比值变大,且二者的细胞间隙疏散^[9]。张德等^[10]发现,不同苹果砧木在 100 mmol/L NaCl 处理 40 d 后,叶片各组成部分均明显变薄,而抗性较强的苹果砧木垂丝海棠‘9-1-6’海绵组织厚度和叶肉组织结构疏松度(SR)均显著高于抗性弱的山定子。此外,Hargrave 等^[11]研究发现,植株木质部栓塞的形成一般受导管及周围薄壁细胞的影响。孙文泰等^[12]认为,根系是能最先感应到外界胁迫并能及时调整其他各部分做出相应反应的器官。刘正祥等^[13]研究发现,沙枣适应盐胁迫的机制主要为根系拒盐、地上组织耐盐,并且主要通过根系补偿生长效应、根系对 Na⁺ 的限制与聚积、冠层组织对 Na⁺ 的忍耐来协同实现。适量的盐浓度会促进果树正常生长和营养物质运输,而超过一定范围的盐溶液,则严重影响根系生长,抑制养分合成运输,导致果树死亡。

1.3 盐碱胁迫对果树细胞膜透性的影响

在盐胁迫下,果树细胞膜透性会升高,从而破坏植物体的渗透平衡。通常情况下,耐盐碱能力比较强的果树,其细胞膜的稳定性比较好,容易保持细胞膜组织的稳定性,而耐盐性差的果树则相反^[14]。尤超等^[15]研究表明,盐处理能使无花

果叶片质膜透性增加,且增加幅度与品种耐盐性呈负相关。此外,盐胁迫也使沙枣、葡萄愈伤组织和叶片的细胞膜透性增加^[16-17]。膜透性和膜质过氧化 MDA 含量有关。在对沙枣的研究中发现,MDA 增加需要的盐胁迫浓度较高,一般需要达到 0.5% 以上,而膜相对透性显著增加是时 NaCl 的浓度仅在 0.3%,说明膜透性增加与膜脂过氧化有关^[16]。在草莓上的研究结果证实,膜质过氧化作用增强导致叶片细胞膜透性增加^[18]。因此,膜透性变化的主要原因是盐胁迫下导致果树细胞膜过氧化作用增强,加上盐胁迫可以导致果树老化,细胞膜透性增加是盐胁迫直接导致的后果。

1.4 盐碱胁迫对果树各种酶的影响

在长期的盐碱胁迫下,果树所有组织细胞均不同程度产生 ROS、H₂O₂ 和 OH⁻ 等,而过量的 ROS 会破坏细胞结构,抑制植株正常生长。大量的研究表明,渗透调节是果树维持渗透平衡及适应胁迫环境的主要生理机制,其可通过合成大量的渗透调节物质,减少氧化胁迫,维持细胞的渗透平衡。武冲等^[19]通过对石榴的研究发现,盐胁迫下脯氨酸和可溶性糖的积累有利于果树组织的渗透调节,从而减轻胁迫的危害。Guo 等^[20]研究表明,甜菜碱作为主要的渗透调节物质可以稳定蛋白质结构和高度有序的膜态,降低脂质过氧化。除此之外,Rangani 等^[21]也发现,一些次级代谢产物,包括类胡萝卜素、类黄酮和抗氧化酶等也可以抵抗盐碱胁迫带来的伤害。抗氧化酶系统是植物适应逆境的重要反应机制,植物通过抑制过量的 ROS 诱发的次级胁迫,激活抗氧化酶系统中的各种酶活性升高,合成一些抗氧化酶如 SOD 和 POD 等,消除多余的 ROS,提高植物的抗逆性^[22]。研究发现,葡萄应对较高浓度盐碱胁迫时,抗氧化酶系统中的 POD 表现极显著^[23]。Gupta 等^[9]指出,盐碱复合胁迫对一些抗氧化酶如 SOD 和 POD 等活性影响相似,即盐浓度增加后均呈先增后降趋势,植物自身会形成一系列抵抗胁迫的适应性反应,这些反应有助于重建离子、渗透和 ROS 的稳态。

2 果树响应盐碱胁迫的分子机理

2.1 响应盐碱胁迫的信号通路

植物通过调控复杂的信号网络来应对盐碱胁迫。SOS(Salt Overly Sensitive)信号途径是已被发现

的植物耐盐性的重要信号通路,盐过度敏感的SOS信号通路通过将钠离子挤压到质外体中,在维持离子稳态中发挥着关键作用^[24]。Zhu等^[25]通过对拟南芥突变体进行筛选,获得了28个SOS1突变体、9个SOS2突变体和1个SOS3突变体,分析表明,随着Na⁺浓度增大,Ca²⁺浓度也会增加,而Ca²⁺会影响Na⁺的转运,增大或降低Na⁺在不同部位中的浓度,缓解Na⁺胁迫造成的K⁺外流。因此,Ca²⁺主要通过SOS信号传导途径来调控的Na⁺/H⁺^[26]。Na⁺胁迫会诱导植物体细胞中Ca²⁺浓度增加,这个信号主要由SOS3基因编码的钙结合蛋白感应到,同时SOS3可以在激活丝氨酸/氨酸蛋白激酶SOS2后与之结合,能调控SOS1的表达。质膜Na⁺/H⁺逆向转运蛋白的编码与SOS1有关,并当SOS1、SOS2与SOS3共同表达时,对植株影响比SOS1单独表达时的影响大,均可不同程度提高抗性^[27]。有丝分裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联参与植物盐胁迫信号传导反应。基于序列相似性,拟南芥基因组中编码60个MAPKKs、10个MAPKKs和20个MAPKs^[28]。拟南芥AtMKK9通过MKK9-MPK3/MPK6级联反应调控乙烯合成增强了幼苗对盐的敏感性,使幼苗下胚轴的生长受阻,外源添加乙烯合成抑制剂可解除该影响^[29]。此外,陆胜波^[30]发现,在核桃幼苗根系样品转录组发现钙信号通路,类黄酮、脂肪酸以及其他次级代谢物的生物合成等代谢通路均可响应盐胁迫。通过提升转录因子的调节能力是增强果树耐盐性的有效途径之一。

2.2 响应盐碱胁迫的转录因子

基因的转录水平调控是植物响应逆境胁迫中重要过程,植物中许多功能基因的表达受逆境胁迫诱导或抑制,目前发现一些转录因子参与这些调控过程^[31]。已经从不同物种中筛选出与调控盐胁迫一系列相关的表达基因,如转录因子bZIP、MYB、DREB、NAC等。bZIP是最保守的一类转录因子,对植物在逆境下的基因表达调控具有重要作用。Choi等^[32]用酵母One-Hybrid的方法,克隆了拟南芥ABF/AREB bZIP类转录因子,主要参与ABA、干旱、高盐、热和氧化胁迫等的应答反应。MYB转录因子主要参与调控植物细胞周期、器官形态建成、次生代谢以及对逆境胁迫反应的

应答^[33]。甜樱桃PacMYBA基因受高盐、SA、JA诱导表达,在拟南芥中超表达该基因,提高了转基因植株对高盐的抗性,说明PacMYBA通过上调这些盐胁迫基因的表达来提高转基因植株的耐盐性^[34]。此外,Wang等^[35]研究发现,苹果的MdSIMYB1在植物中超表达也能够提高转基因植株的耐盐能力。DREB转录因子它在植物中对于旱、高盐及低温胁迫的分子反应起着重要的调控作用^[36]。付晓燕等^[37]研究发现,八棱海棠植株在高盐溶液胁迫下诱导基因的表达。NAC转录因子是植物中特有的一类转录因子,影响植物的生长发育^[38]。在盐胁迫条件下,苹果MdNAC047直接与乙烯启动子结合并激活其转录,增加了乙烯反应基因的表达,从而增强了苹果对盐胁迫的耐受性^[39]。

3 展望

盐碱胁迫是非常复杂的生理生态学问题。果树抗盐碱性受多因素影响,仅从生理代谢方面研究难以解决果树这一高度杂合资源抗盐差异的机理。为深入了解果树对盐碱胁迫的响应和缓解机制,对于盐渍化果园土壤改良途径和方法研究应用及优质果品的持续稳定生产具有十分重要的意义。因此,结合转录组、代谢组学、表型组学、基因编辑以及全基因组学等技术,分离鉴定影响盐离子吸收、运输、转运、分配等有关基因,并通过调节基因的表达来提高果树的耐盐碱能力,不仅有助于培育耐盐碱果树良种,更为我国盐碱地的果树改良和治理提供理论基础,具有重大的科技与经济效应。

参考文献:

- [1] 宣景宏,齐金海,赵虹桥,等.果树产业壮大集体经济的实践探索与模式探究[J].北方果树,2021(3):52-54.
- [2] NGUYEN T H. 生物质炭对西北地区土壤质量及作物产量的影响[D].杨凌:西北农林科技大学,2016.
- [3] KRONZUCKER H J, BRITTO D T. Sodium transport in plants: A critical review[J]. New Phytologist, 2011, 189(1): 54-81.
- [4] 张艳萍,唐小刚.盐胁迫下白刺试管苗的生长与耐盐响应[J].甘肃农业科技,2020(8):27-31.
- [5] YANG C, XU H H, WANG L, et al. Comparative effects of salt-stress and alkali-stress on the growth, photosynthesis, solute accumulation, and ion balance of barley plants[J]. Photosynthetica, 2009, 47(1): 79-

- 86.
- [6] JIA X M, WANG H, SVETLA S, et al. Comparative physiological responses and adaptive strategies of apple *Malus halliana* to salt, alkali and saline-alkali stress [J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 245: 154-162.
- [7] 钟灶发, 张利娟, 高思思, 等. 干旱胁迫下4种柑橘砧木叶片细胞学特征及抗旱性比较[J]. *园艺学报*, 2021, 48(8): 1579-1588.
- [8] 刘佳, 刘雅琴, 李靖, 等. 碱胁迫对山桃叶片形态结构及光合特性的影响[J]. *西南农业学报*, 2017, 30(2): 327-332.
- [9] GUPTA B, HUANG B. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization[J/O]. *International Journal of Genomics* (2014-04-03)[2021-11-09]. <https://doi.org/10.1155/2014/701596>(2014).
- [10] 张德, 王双成, 张仲兴, 等. 盐胁迫对2种抗性苹果砧木叶片生理及解剖结构的影响[J]. *果树学报*, 2021, 38(8): 1275-1284.
- [11] HARGRAVE K R, KOLB K J, EWERS F W, et al. Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae)[J]. *New Phytologist*, 2010, 126(4): 695-705.
- [12] 孙文泰, 马明, 董铁, 等. 旱地覆膜苹果树根系年生长周期的时空动态研究[J]. *甘肃农业科技*, 2021, 52(10): 55-62.
- [13] 刘正祥, 张华新, 杨秀艳, 等. NaCl胁迫下沙枣幼苗生长和阳离子吸收、运输与分配特性[J]. *生态学报*, 2014, 34(2): 326-336.
- [14] 韩敏, 陈新强, 毛铃哲, 等. 盐胁迫对果树伤害及生理特性的影响[J]. *山西农经*, 2016(2): 77-78.
- [15] 尤超, 沈虹, 张莹莹, 等. 不同无花果品种耐盐性与生理生化特征研究[J]. *中国农学通报*, 2017(1): 64-71.
- [16] 王柏青, 于福平, 王耀辉, 等. 盐碱胁迫对沙枣愈伤组织的影响[J]. *北华大学学报(自然科学版)*, 2008(5): 466-468.
- [17] 赵滢, 杨义明, 张宝香, 等. 山葡萄耐盐愈伤组织筛选及其抗氧化水平分析[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(15): 5077-5082.
- [18] 郑丽锦, 高志华, 贾彦丽, 等. NaCl胁迫对草莓细胞膜稳定性的影响[J]. *河北农业科学*, 2010, 14(6): 7-9; 17.
- [19] 武冲, 尹燕雷, 陶吉寒, 等. 盐胁迫对低温预处理石榴种子萌发及幼苗生理生化的影响[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(1): 161-167.
- [20] GUO R, SHI L X, YANG Y F. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat to salt and alkali stress[J]. *Bmc Plant Biology*, 2015, 15(1): 170.
- [21] RANGANI J, PARIDA A K, KUMARI A. Coordinated changes in antioxidative enzymes protect the photosynthetic machinery from salinity induced oxidative damage and confer salt tolerance in an extreme halophyte *Salvadora persica* L[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7(537): 1-18.
- [22] 李学孚, 倪智敏, 吴月燕, 等. 盐胁迫对‘鄞红’葡萄光合特性及叶片细胞结构的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(13): 4436-4444.
- [23] 付晴晴, 谭雅中, 翟衡, 等. NaCl胁迫对耐盐性不同葡萄株系叶片活性氧代谢及清除系统的影响[J]. *园艺学报*, 2018, 45(1): 30-40.
- [24] YANG Y Q, GUO Y. Unraveling salt stress signaling in plants[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(9): 796-804.
- [25] ZHU J K, LIU J, XIONG L. Genetic analysis of salt tolerance in arabidopsis evidence for a critical role of potassium nutrition[J]. *Plant Cell*, 1998, 10(7): 1181-1191.
- [26] 张小萌, 刘宇麒, 张海龙, 等. 囊泡运输参与植物盐胁迫应答调控[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(5): 905-912.
- [27] QUINTERO F, RIVEIRO A, LUSQUI O F, et al. The role of the assist gas nature in laser cutting of aluminum alloys[J]. *Physics Procedia*, 2011, 12: 548-554.
- [28] HIROFUMI N, ANDREA P, HERIBERT H. Emerging MAP kinase pathways in plant stress signalling [J]. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(7): 339-346.
- [29] XU J, LI Y, WANG Y, et al. Activation of MAPK kinase 9 induces ethylene and camalexin biosynthesis and enhances sensitivity to salt stress in *Arabidopsis*[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2008, 283(40): 26996-27006.
- [30] 陆胜波. 铁核桃果实青皮和内种皮芦丁合成的转录组与代谢组分析[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.
- [31] 王寻, 冯资权, 由春香, 等. 苹果NF-YA转录因子家族的生物信息学和表达分析[J]. *植物生理学报*, 2021, 57(1): 69-84.
- [32] CHOI H I, HONG J H, HA J O, et al. ABFs, a family of ABA-responsive element binding factors[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2000, 275(3): 1723-1730.
- [33] 冉昆, 王少敏, 董放, 等. 杜梨2个MYB转录因子基因的克隆及序列分析[J]. *果树学报*, 2016, 33(S1): 52-58.
- [34] SHEN X J, GUO X W, GUO D X, et al. PacMYBA, a sweet cherry R2R3-MYB transcription factor, is a

红花化学成分及分子育种研究进展

安素妨, 许兰杰, 杨红旗, 余永亮, 杨青, 谭政委, 董薇, 鲁丹丹, 李磊, 梁慧珍
(河南省农业科学院芝麻研究中心, 河南 郑州 450000)

摘要: 红花是我国重要的一种药食同源的经济作物, 花瓣具有活血通经, 散瘀止痛的功效, 而红花油更是优质的保健食用油。通过查阅国内外学术界关于红花的研究文献, 对红花的研究现状进行综述, 并提出了今后的研究方向, 以便于对该药材资源进行更好的研究、开发利用。

关键词: 红花; 化学成分; 分子技术; 综述

中图分类号: S567.219

文献标志码: A

文章编号: 1001-1463(2022)03-0005-08

[doi:10.3969/j.issn.1001-1463.2022.03.002](https://doi.org/10.3969/j.issn.1001-1463.2022.03.002)

Advances in Chemical Constituents and Molecular Breeding of *Carthamus tinctorius* L.

AN Sufang, XU Lanjie, YANG Hongqi, YU Yongliang, YANG Qing, TAN Zhengwei, DONG Wei, LU Dandan, LI Lei, LIANG Huizhen

(Henan Sesame Research Center, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou Henan 450000, China)

Abstract: *Carthamus tinctorius* L. is an important economic crop with homology of food and medicine in China. Its petals have the functions of promoting blood circulation, clearing blood stasis and relieving pain. And safflower oil is a high-quality health edible oil, which has important research significance. This paper reviewed the research status of *Carthamus tinctorius* L. by referring to the domestic and foreign academic literature on *Carthamus tinctorius* L., and has put forward some questions and suggestions in order to better research, development and utilization of the medicinal material resources.

Key words: *Carthamus tinctorius* L.; Chemical composition; Molecular techniques; Review

红花(*Carthamus tinctorius* L.)为菊科植物, 又名红蓝花、草红花、杜红花、刺红花等, 一年生草本, 花冠橘红色或橘黄色。红花喜温暖、干燥

气候, 抗寒性强, 耐贫瘠。抗旱怕涝, 适宜在排水良好、中等肥沃的砂土壤上种植。红花起源于地中海沿岸国家^[1], 引入我国后在我国大部分地

收稿日期: 2021-12-15

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金资助(CARS-21); 河南省农业科学院创新创意项目(2020CX03、2020CX19); 河南省农业科学院优秀青年基金项目(2020YQ05、2020YQ28); 河南省省属重点科研院所发展专项(2020CY014); 河南省农业科学院自主创新专项基金(2020ZC52、2021ZC72); 河南省农业科学院新兴学科发展专项(2020XK07)。

作者简介: 安素妨(1986—), 女, 河南濮阳人, 助理研究员, 主要从事药用植物育种与栽培研究工作。Email: ansf86@163.com。

通信作者: 梁慧珍(1968—), 女, 河南永城人, 研究员, 主要从事花类药材遗传育种与品质改良工作。Email: lhzh66666@163.com。

- positive regulator of salt stress tolerance and pathogen resistance[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 112: 302-311.
- [35] WANG R K, CAO Z H, HAO Y J. Overexpression of a R2R3 MYB gene *MdSIMYB1* increases tolerance to multiple stresses in transgenic tobacco and apples[J]. *Physiologia Plantarum*, 2014, 150(1): 76-87.
- [36] 郭一良, 段留生, 黄荣峰. DREB 转录因子的表达调控[J]. *中国农业科技导报*, 2014, 16(4): 34-40.
- [37] 付晓燕, 彭日荷, 章镇, 等. 八棱海棠中转录因子基因 *MrDREBA6* 的克隆及表达分析[J]. *果树学报*, 2009, 26(6): 761-768.
- [38] MAO C, LU S, BO L, et al. A rice NAC transcription factor promotes leaf senescence via aba biosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(3): 1474-1763.
- [39] AN J P, YAO J F, XU R R, et al. An apple NAC transcription factor enhances salt stress tolerance by modulating the ethylene response[J]. *Physiologia Plantarum*, 2018, 164(3): 279-289.