

翟彩娇, 程玉静, 仇 亮, 等. 瓜类作物对盐胁迫的响应及其耐盐性增强措施研究进展[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(5): 952-960.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.05.020

瓜类作物对盐胁迫的响应及其耐盐性增强措施研究进展

翟彩娇¹, 程玉静¹, 仇 亮¹, 王小秋¹, 葛礼姣¹, 宁 宇²

(1. 江苏沿江地区农业科学研究所, 江苏 南通 226012; 2. 江苏省农业科学院蔬菜研究所, 江苏 南京 210014)

摘要: 盐胁迫是影响瓜类作物生长发育和产量的主要非生物因素之一。本研究综述了盐胁迫对瓜类作物生长发育及生理的影响, 总结了外源物质、耐盐品种选育、生物诱导、嫁接等耐盐性增强措施对瓜类作物盐胁迫的缓解效应及机制, 同时对瓜类作物耐盐性增强措施的发展方向进行了展望, 以期对盐渍土环境下瓜类作物的产量增加和品质提升提供依据。

关键词: 盐胁迫; 瓜类作物; 耐盐性增强措施

中图分类号: S642.3

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2024)05-0952-09

Research progress on the response of cucurbit crops to salt stress and the enhancement measures of salt tolerance

ZHAI Caijiao¹, CHENG Yujing¹, QIU Liang¹, WANG Xiaochu¹, GE Lijiao¹, NING Yu²

(1. Jiangsu Yanjiang Institute of Agricultural Sciences, Nantong 226012, China; 2. Institute of Vegetable Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract: Salt stress is one of the main abiotic factors affecting the growth and yield of cucurbit crops. This paper reviewed the effects of salt stress on the growth and physiology of cucurbit crops, and summarized the mitigation effects and mechanisms of exogenous substances, salt-tolerant variety breeding, biological induction, grafting and other salt-tolerant enhancement measures on the salt stress of cucurbit crops. At the same time, the development direction of salt-tolerant enhancement measures was prospected, in order to provide a basis for the increase of yield and quality improvement of cucurbit crops in saline soil environment.

Key words: salt stress; cucurbit crops; salt-tolerance enhancement measures

随着农业生产技术和科技水平的提升, 中国的设施蔬菜栽培面积逐年扩大^[1-2]。过度施肥、不合理

灌溉、连续重茬及设施相对封闭的栽培环境导致的土壤次生盐渍化问题日趋严重, 直接影响蔬菜作物的产量和经济效益^[3-4]。土壤盐渍化已成为中国, 乃至全球备受关注的土壤环境灾害之一^[5-6]。

瓜类蔬果对于充实和保障居民的“菜篮子”和“果盘子”具有重要意义。随着消费者对瓜类蔬果需求量的不断增加, 中国瓜类作物的种植面积也在逐年增加^[7-8]。大多数瓜类作物对盐胁迫十分敏感, 高浓度的盐胁迫会对瓜类作物的生长发育和生理生化过程造成严重影响, 导致产量减少和品质下降, 极大地影响种植效益^[9-11]。

收稿日期: 2023-07-17

基金项目: 江苏省现代农业重点及面上项目(BE2022339); 2022年省级农业科技创新与推广补助专项——南通特色蔬菜志; 南通市科技创新智库项目(CXZK202304); 江苏沿江地区农业科学研究所学科建设项目[YJXK(2021)101]

作者简介: 翟彩娇(1990-), 女, 河南周口人, 硕士, 助理研究员, 主要从事特色蔬菜高效栽培与种质创制研究。(Tel) 15162769249; (E-mail) szgszsj18@163.com

通讯作者: 程玉静, (Tel) 0513-89111846; (E-mail) yjcheng_1699@163.com

植物耐盐基因的遗传转化^[12]、嫁接耐盐砧木^[13]、培育耐盐品种^[4]、施用外源物质^[14-16]和生物诱导^[5]等方法是目前生产中常用的增强作物耐盐性措施。本研究从盐胁迫对瓜类作物生长及生理生化过程的影响,外源物质施用、耐盐品种选育、耐盐基因的遗传转化、生物诱导、嫁接等增强耐盐性的措施对盐胁迫下瓜类作物生长发育的调控机理及其缓解效应等方面进行综述,并对瓜类作物耐盐性增强措施的发展方向进行展望和讨论,旨在促进和提高盐胁迫下的瓜类作物生产水平。

1 盐胁迫对瓜类作物生长发育和生理特征的影响

1.1 盐胁迫对瓜类作物生长发育的影响

盐胁迫对瓜类作物的种子萌发、生长及发育全过程均会产生不利影响^[17-19]。低浓度的盐(NaCl)胁迫会通过细胞膜的渗透调节作用在一定程度上促进甜瓜种子萌发和植株生长^[4],但高浓度的 NaCl 胁迫会显著降低甜瓜种子的发芽势、发芽指数、活力指数^[17],严重抑制瓜类作物种子萌发^[17-19];显著降低瓜类作物根长、株高、茎粗、叶片数、地上部与根系的干重和鲜重^[18,20-21],进而抑制植株的生长。不同瓜类作物品种所能耐受的盐成分及浓度不同,且随着苗龄增大,植株对盐胁迫的适应能力增强^[18,22-23]。于爽等^[23]研究发现不同浓度的 NaCl 溶液对苦瓜幼苗生长发育的影响不同,100 mmol/L的 NaCl 浓度对苦瓜幼苗影响较大。冬瓜幼芽期和幼苗期耐盐性鉴定分别选用质量分数为0.19%和0.47%的海水^[24]。周梦迪等^[17]以薄皮甜瓜(IVF05、IVF89)和厚皮甜瓜(IVF117、IVF303)为试材,发现在盐胁迫下,薄皮甜瓜和厚皮甜瓜的发芽率、发芽指数、胚根长度和胚轴长度等生长指标均受到不利影响,其中薄皮甜瓜IVF89受到的抑制作用最大,厚皮甜瓜IVF303受到的抑制作用最小;与单独的 KNO_3 和 K_2SO_4 盐胁迫相比,相同浓度的 KNO_3 和 K_2SO_4 混合盐胁迫对甜瓜幼苗根系、地上部生长发育的抑制作用更强,且抑制作用随盐浓度的增加而逐渐增强^[25]。

1.2 盐胁迫对瓜类作物生理生化特征的影响

高盐胁迫下,瓜类作物植株的矿质营养元素失调,叶片的 Na^+ 和 Cl^- 过量累积, Na^+ 与 K^+ 浓度比值升高^[26];净光合速率、气孔导度及叶绿素含量等显著降低^[27-28];活性氧过量累积,质膜透性和相对电

导率增加,进而抑制植株的生长^[29-30]。张月美^[31]、李荣等^[32]的研究结果表明,盐胁迫下,黄瓜幼苗的光合速率、叶绿素荧光参数显著降低,叶片相对电导率、 Na^+ 含量、 Na^+ 与 K^+ 浓度比值和丙二醛(MDA)含量均显著升高;刘斌等^[33]研究发现随着 NaCl 浓度的增加,苦瓜幼苗的叶绿素含量减少,电导率增加,过氧化物酶活性先下降后上升^[33]。王春林等^[34]和周梦迪等^[17]研究发现盐胁迫能分别导致西葫芦和甜瓜幼苗体内的MDA含量和游离脯氨酸含量增加,抗氧化酶活性升高。盐胁迫对瓜类作物生长发育和生理特征的影响如图1所示。

2 瓜类作物耐盐性增强措施

2.1 外源物质对瓜类作物盐胁迫的缓解效应

生长调节类物质、气体分子、植物激素、无机离子等外源物质在植物盐胁迫调控中扮演重要角色。在一定时期施用外源物质可以有效提高植物的抗逆性,缓解盐胁迫对植物造成的危害作用。

2.1.1 植物生长调节类物质对瓜类作物盐胁迫的缓解效应 (1) γ -氨基丁酸 γ -氨基丁酸(GABA)是植物体中存在的一种天然非蛋白氨基酸,是重要的信号分子,参与植物多种代谢过程^[16,35]。通过诱导不同器官中GABA的积累,可以在一定程度上缓解盐胁迫对植物生长发育的抑制程度^[16,36]。外源喷施GABA能增加盐胁迫条件下甜瓜植株的抗氧化物质含量^[15],提高质膜 H^+ -ATP酶活性^[37],降低MDA含量、植物叶片相对电导率(REC)^[15]和叶绿素及其中间物质的累积量^[30],清除盐胁迫导致的甜瓜幼苗中过量的活性氧^[30],保持膜的稳定性和光合电子的正常传递^[30],降低 Na^+/K^+ ^[16]、调节甜瓜果实可溶性总糖和硝态氮含量^[16],改善甜瓜果实品质,缓解盐胁迫的危害作用。

(2)褪黑素 褪黑素(MT)是生物体内普遍存在的一种吲哚杂环类化合物,在植物逆境胁迫调节中起到举足轻重的作用^[38-39]。褪黑素可以增强植物细胞的抗氧化活性,从而保护细胞膜的完整性^[40]。外源褪黑素对瓜类作物盐胁迫的缓解作用具有浓度依赖性,且多以100 $\mu\text{mol/L}$ 的外源褪黑素处理缓解作用最显著。100 $\mu\text{mol/L}$ 的外源褪黑素处理能够缓解盐胁迫对黄瓜细胞活力的损伤,显著降低MDA含量,提高光合色素含量、叶绿素荧光参数、抗氧化酶活性及抗氧化酶基因表达量,进而增强黄瓜的耐

盐性^[41]。在盐胁迫下,与不用 MT(对照)相比,100 $\mu\text{mol/L}$ 褪黑素处理的黄瓜幼苗株高、叶面积、茎粗、叶绿素含量、根系活力分别增加 41.49%、44.70%、21.24%、43.85%、61.03%^[32];喷施 100 $\mu\text{mol/L}$ 褪黑素处理能提高西瓜幼苗的生长指标,降低幼苗的盐害指数、非光化学淬灭和 MDA 含量,提高西瓜幼苗

抗盐性,且喷施褪黑素处理对西瓜幼苗的缓解作用优于根施处理^[42]。盐胁迫下外源褪黑素通过 *L*-半胱氨酸脱巯基酶(LCD)/*D*-半胱氨酸脱巯基酶(DCD)途径产生的 H_2S 与 NO 相互作用,调控下游的 MAPK 级联途径,提高黄瓜的光合效率和抗氧化能力^[43]。

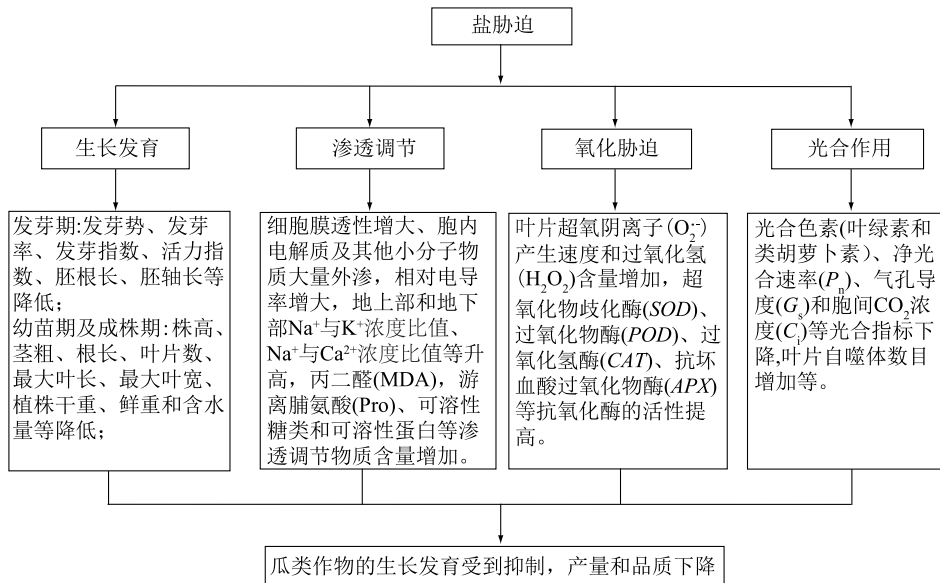


图 1 盐胁迫对瓜类作物生长发育和生理生化特征的影响

Fig.1 Effects of salt stress on growth and physiological and biochemical characteristics of cucurbit crops

(3)多胺类物质 多胺(PAs)是一类存在于活细胞中的脂肪族胺类化合物,主要包括腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm)。PAs 主要参与调节植物体内光合作用、抗氧化作用、激素平衡等多种重要的生理生化过程,外源施用多胺类物质是提高植物抗逆性的有效途径^[44]。桑婷^[45]的研究结果表明,腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm)等多胺均能在一定程度上缓解盐逆境危害。外源喷施 Spd 能显著提高黄瓜幼苗的壮苗指数和蓝色光反应效应值^[45],降低叶片中 Na^+ 含量和 Na^+ 与 K^+ 浓度比值^[31],增加渗透调节能力^[45],提高黄瓜幼苗的耐盐能力,促进黄瓜幼苗生长^[31,46]。此外,外源 Spd 能降低盐胁迫下黄瓜植株中不可溶蛋白积累及其泛素化程度^[31],提高赤霉素(GA)合成关键酶活性及其基因表达水平,促进黄瓜叶片中赤霉素 3(GA_3)积累^[46],从而缓解盐胁迫对蛋白质损伤,产生胁迫防御反应,提高植株耐盐性^[46]。

(4)油菜素类固醇 油菜素类固醇(BRs)是一类

重要的植物甾醇类激素,参与调控植物的根、茎、叶的伸长生长及种子发育等过程,能在一定范围内提高植物对逆境胁迫的应答能力^[47-49]。外源油菜素内酯(BR)、外源水杨酸(SA)与外源油菜素内酯(BR)复配浸种均能增加黄瓜幼苗光合色素含量,提高光合速率,促进气孔开放,提升栅栏组织厚度与海绵组织厚度比值,诱导黄瓜幼苗产生耐盐性,缓解 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫对黄瓜幼苗生长的抑制作用^[49]。与 NaCl 胁迫处理相比,外源 BR 预处理再进行 NaCl 胁迫处理后,黄瓜叶片中活性氧和 MDA 含量、电导率下降,细胞活性、脯氨酸含量、相对含水量、叶绿素含量、气孔导度、叶绿素荧光参数、抗氧化酶活性均有不同程度升高^[48]。外源油菜素内酯可通过调节碱基代谢、光合过程、植物昼夜节律、响应刺激等生物过程和上调部分氧化还原相关基因、细胞色素 *p450* 相关基因表达量来增强黄瓜幼苗的耐盐性^[48]。

2.1.2 外源气体信号分子对瓜类作物盐胁迫损伤的缓解效应 (1)一氧化氮 一氧化氮(NO)是植物

体内分布广泛的活性信号分子之一^[4],参与调节植物的萌发、代谢等生长发育过程^[4,50],施用 NO 供体的硝普钠(SNP)溶液能增强植株的抗逆性^[51-52]。李世玉^[4]研究发现外源 NO 能显著降低盐胁迫下甜瓜体内超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)、MDA 含量和相对电导率,提高甜瓜的抗氧化酶活性、果实纵横直径比及果肉厚度、可溶性固形物含量、可溶性蛋白含量、可溶性总糖含量与 V_c 含量等生长与品质指标。瓜类作物缓解盐胁迫危害所需要的适宜 SNP 溶液浓度随作物类型和盐胁迫水平而有所不同。90 mmol/L SNP 溶液浸种能显著提高 150~250 mmol/L NaCl 溶液胁迫下南瓜种子的发芽率和发芽势,增加光合色素的含量,促进光合作用和可溶性糖的积累^[53];而 100 μ mol/L SNP 处理可有效缓解 300 mmol/L NaCl 溶液灌根盐胁迫处理对甜瓜的抑制作用^[4]。

(2) 硫化氢 硫化氢(H_2S)是一种常见的气体信号分子,在植物的盐胁迫调控中具有重要作用^[41]。施用外源 H_2S 可以调节渗透物质,减少膜脂过氧化产物的生成,提高抗氧化酶活性,进而提高植物的耐盐能力^[34]。王春林等^[34]研究发现外源施用 H_2S 供体硫氢化钠(NaHS)可显著提高盐胁迫下西葫芦植株的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性,且 NaHS 施用浓度为 0.8 mmol/L 时效果最佳。该浓度处理可显著提高西葫芦幼苗抗氧化酶活性,降低膜脂过氧化程度,进而提高西葫芦幼苗的耐盐能力。

(3) 二氧化碳 二氧化碳(CO_2)作为光合作用的主要原料之一,与光合作用、呼吸作用及抗氧化系统等密切相关^[54]。束秀玉^[55]研究发现 CO_2 加富可提高西瓜幼苗的吸水保水能力、净光合速率和活性氧清除能力,缓解盐胁迫伤害。800 μ mol/mol CO_2 浓度处理可显著增加 80 mmol/L NaCl 胁迫下西瓜幼苗的株高、茎粗、干重和总根长,提升西瓜幼苗的相对含水量、渗透势、根系水力学导度、净光合速率及抗氧化酶活性,有效缓解盐胁迫对西瓜幼苗生长的影响。

2.1.3 外源无机离子对瓜类作物盐胁迫损伤的缓解效应 (1) 钙 钙(Ca)是植物正常生长的一种必需营养元素^[56-57],参与植物体对外界各种刺激的响应^[58-59]。盐胁迫下, Ca^{2+} 通过参与 Na^+ 的运输来调控植物的耐盐性^[60]。采用钙通道抑制剂氯化镧($LaCl_3$)对嫁接黄瓜苗进行处理后,叶片气孔导度和

蒸腾速率显著下降, Na^+ 积累量和叶片中 MDA 含量显著增加^[60]。适宜浓度的外源硝酸钙可调节黄瓜幼苗对离子选择性吸收^[61],保护细胞膜的完整性^[57],增强植株抗氧化能力和离子区域化能力^[61],提高光合作用效率,促进果实的生长发育和品质形成^[62]。

(2) 硅 硅(Si)是植物健康生长发育所必须的元素之一。盐碱环境中,硅可以提高作物根系水分吸收、降低离子毒性、调节植物的抗氧化防御系统,提高植物抗氧化能力^[22,63]。朱永兴^[64]研究发现硅可通过缓解氧化损伤、促进根系水分吸收、调节光合同化物的源库分配和多胺代谢等多个生理过程来提高黄瓜幼苗的耐盐性。许世奇等^[65]研究发现胡敏酸钙、水溶性硅肥、鼠李糖脂 3 种改良剂单独或混合施用能在一定程度上缓解土壤盐分胁迫对西瓜植株的伤害,其中水溶性硅肥在促进西瓜光合作用、增强过氧化物酶(POD)活性、提高脯氨酸含量和根表面积等方面效果较好。在 NaCl 胁迫下,叶面喷施 0.3 mmol/L 硅肥可提高黄瓜种子发芽率、发芽指数和活力指数,降低芽苗胚根中抗氧化酶活性、可溶性蛋白含量和脯氨酸含量,缓解胚根的脂质过氧化,提高根和叶中 GA、吲哚乙酸(IAA)和细胞分裂素(CTK)的水平^[66]。在 200 mmol/L NO_3^- 胁迫下,根部施用 1.0 mmol/L 硅溶液可增强氮同化水平、促进叶绿素合成,进而提高黄瓜幼苗的光合作用,改善黄瓜植株的生长,减轻胁迫伤害^[66]。

2.1.4 其他外源物质对瓜类作物盐胁迫损伤的缓解效应 (1) 5-氨基乙酰丙酸 5-氨基乙酰丙酸(5-ALA)是植物体内存在的天然活性物质,适宜浓度的 ALA 能高效清除植物体内累积的活性氧,降低膜脂过氧化程度,增强植株的耐盐性^[67-69]。陈昱等^[67]研究发现外源 ALA 处理能显著提高 NaCl 胁迫下西瓜幼苗叶片和根系抗氧化酶活性,显著降低超氧阴离子产生速率、MDA 含量和相对电导率。10~25 mmol/L ALA 浸种能促进盐胁迫下南瓜种子的萌发,显著提高南瓜种子的发芽率和发芽势,但高浓度(50 mmol/L)ALA 处理下,ALA 对活性氧生成的抑制作用和抗氧化能力减弱,会导致盐胁迫的缓解作用下降,不利于种子萌发^[69]。

(2) 生物炭 生物炭是一种土壤改良剂,具有良好的离子交换能力和较强的吸收吸附特性,对改善设施土壤次生盐渍化具有很好的效果^[70]。添加生

物炭能提高作物产量,有效缓解盐胁迫对作物生长的抑制^[71-72]。盐胁迫下,生物炭和沼液配施能增加甜瓜植株的光合效率,促进甜瓜生长,提高产量和水分利用率^[71]。添加 5% 生物炭的基质处理能增强黄爪植株抗氧化酶活性,促进顶部叶片氮和 K^+ 的积累,降低 Na^+ 与 K^+ 浓度比值,缓解盐胁迫对黄爪生长的影响^[73]。

(3) 脯氨酸^[74]、壳寡糖^[75]、山梨醇和甘露醇^[76]等化学物质也能缓解盐胁迫对植物的伤害。适宜浓度的脯氨酸处理能显著提高盐胁迫下甜瓜幼苗的鲜重和干重,降低根系超氧阴离子产生速率、 H_2O_2 与 MDA 含量和质膜透性,增强光合电子传递效率和离子区域化能力,提高光化学效率,维持植物体内矿质营养元素平衡,促进氮素吸收^[74]。添加 1 g/L 的壳寡糖处理能提高盐胁迫下西瓜幼苗的根系和地上部干重和鲜重,增加叶绿素含量,显著缓解不耐盐材料的盐胁迫损伤^[75]。添加 0.4 mmol/L 的甘露醇和 0.4 mmol/L 的山梨醇均能显著降低盐胁迫下甜瓜幼苗的 Na^+ 含量,提高 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量和地上部鲜重、幼苗根长、根表面积和根体积等^[76]。添加 0.3 g/L 腐植酸能显著提高盐胁迫下西瓜幼苗的叶绿素含量和光合作用,改善植株体内 Na^+ 和 K^+ 的分布,提高抗氧化酶活性^[77]。不同浓度的有机钛和海藻提取液浸种处理能促进盐胁迫下西瓜种子的萌发^[78]。

2.2 耐盐品种选育和耐盐相关基因的遗传转化对瓜类作物盐胁迫损伤的缓解效应

(1) 耐盐品种选育。培育耐盐品种是提高瓜类作物耐盐性的最根本方法。建立瓜类作物耐盐性评价体系,筛选耐盐性强的种质,选育耐盐品种是缓解盐害作用的有效途径^[4]。耐盐品种的推广应用不仅可以提高盐渍化土壤中瓜类作物的产量和经济效益,还有助于盐渍化土壤的改良^[79]。耐盐瓜类作物品种选育主要通过常规育种和分子育种。常规育种耗时长且效率低,分子育种不受外界环境因子影响,可以更直观和高效地进行设计育种^[80-82]。基因组多倍化可增强植物对逆境的适应能力,扩大植物适宜种植区域。与二倍体相比,多倍体植株一般在产量和环境适应性方面具有显著优势^[83-84],因此多倍体植株耐盐性的表观遗传机制研究,可促进和推动瓜类作物的抗逆育种。

(2) 耐盐基因的遗传转化。通过调控耐盐基因在瓜类作物体内的表达来提高其耐盐性是一种行之

有效的途径。张锦程^[85]通过构建甜瓜 *CmCBL1* 过表达载体,发现过量表达 *CmCBL1* 基因可提高盐胁迫拟南芥植株的发芽率、干重、鲜重、根长、 F_v/F_m 值 (PS II 最大光化学效率)、离子含量。钱玉磊等^[86]研究发现冬瓜 *BhiOXR* 家族基因中, *BhiOXR2a*、*BhiOXR2b*、*BhiOXR4*、*BhiOXR3* 和 *BhiOXR5* 响应盐胁迫。欧阳梦真^[12]从西瓜中克隆到 *CIWRKY20* 转录因子基因,通过构建 *PMDC32-CIWRKY20* 过表达载体,并遗传转化拟南芥,发现过表达 *CIWRKY20* 的拟南芥植株耐盐性得到了显著增强。薛琴^[11]发现 *CmWRKY27* 基因的 2 个转录本均能降低转基因拟南芥和甜瓜转基因毛状根的耐盐性,对盐胁迫响应起负向调控作用。王利^[60]结合生物信息学方法发现钙信号通路下游基因 *CmNHX4* 是提高植物耐盐性的功能基因之一,它可将累积的 Na^+ 区域化到液泡内。

2.3 生物诱导对瓜类作物盐胁迫损伤的缓解效应

(1) 丛枝菌根。丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhizal, AM) 是丛枝菌根真菌 (Arbuscular mycorrhizal fungus, AMF) 侵染植物根系后与宿主植物建立的互惠共生体^[5]。丛枝菌根可营造良好的根区土壤微生态环境^[5,87],促进根系分枝、植株水分代谢,改善植物磷、氮和微量元素吸收,增强根系生理代谢并介导耐盐性基因表达,进而促进宿主植物的生长发育^[88-89]。王策等^[89]研究发现,在盐胁迫下,AMF 通过调节优化根系构型,抑制根系对 Na^+ 的吸收,促进 K^+ 与 Na^+ 浓度比值平衡。复合盐碱胁迫下,接种 AMF 能调控西瓜根系构型,促进根系对矿质营养元素和水分的吸收,改善西瓜植株激素水平,增加西瓜植株的干物质量,提高抗氧化酶活性,降低西瓜叶片的电解质透出率、MDA 含量和超氧阴离子含量;提高光合效率,促进西瓜的产量和品质形成^[5]。

(2) 植物根际促生菌。植物根际促生菌 (Plant growth-promoting rhizobacteria bacteria, PGPR) 是一类通过直接和间接作用促进植物生长,提高作物品质和抗逆性的有益微生物^[90-96]。耐盐促生菌株,如巨大芽孢杆菌 (*Bacillus megaterium*) B7 菌株^[97]、多黏类芽孢杆菌 NSY50 菌株^[95]及 G15-7 菌株^[98]、BBS 家族各菌株或者混合物^[91]等,具有较高的吲哚乙酸 (IAA) 合成能力及其 ACC (1-氨基环丙烷-1-羧酸) 脱氨酶活性较高。接种耐盐促生菌株可提高盐胁迫下黄爪幼苗的株高、茎粗、叶片数、地上部及根

系鲜重,增强光合作用,降低细胞膜的膜脂过氧化程度,保持根系活力^[97]。

2.4 嫁接对瓜类作物盐胁迫损伤的缓解效应

嫁接是一种古老而新兴的农艺措施^[99],不仅能克服设施作物的连作障碍,还能有效提高作物耐盐性^[100]。南瓜是葫芦科设施蔬菜嫁接生产中的重要砧木^[101]。南瓜砧木根系具有较强的 Na^+ 蓄积能力和外排能力,能够减少 Na^+ 向地上部运输,减少接穗植株中的 Na^+ 含量,增强 K^+ 的吸收量,诱导地上部抗氧化系统,增强接穗植株的光合速率和气孔调控能力,进而促进嫁接植株的生长^[13,102-107]。嫁接在提高西瓜^[108]、甜瓜、黄瓜^[109]等瓜类作物的耐盐性方面已有较多应用。孙小妹等^[108]的研究结果表明,耐盐性强的砧木嫁接能显著提高西瓜幼苗的各项生长指标,提高 F_v/F_m 、 $Y(\text{II})$ (任一光照状态下 PS II 的实际量子产量)、 ETR (电子传输速率)、 qP (光化学淬灭系数)等光合指标和叶绿素含量,增强叶片抗氧化酶活性,降低叶片超氧阴离子产生速率、 H_2O_2 含量和质膜相对透性,提高抗盐能力。

3 讨论与展望

瓜类是重要的经济作物。近年来设施农业发展中的土壤次生盐渍化问题^[110-111]严重抑制了瓜类作物的生长发育、产量及品质形成。通过施用外源物质、选育耐盐品种、生物诱导和嫁接等途径能有效缓解盐胁迫对瓜类作物的影响,改善瓜类作物的生长发育。目前瓜类作物耐盐性的研究大多侧重生理生化层面,未来的研究中可进一步采用生物信息学和多组学技术相结合等手段揭示外源化学物质等措施缓解作物盐胁迫的机制,结合盐渍土改良技术、瓜类作物的优质高产栽培技术,形成系统的盐渍土瓜类作物高产栽培技术体系,提高土壤盐渍化地区瓜类作物的产量和经济效益。

参考文献:

- [1] 蒋卫杰,邓杰,余宏军. 设施园艺发展概况、存在问题与产业发展建议[J]. 中国农业科学,2015,48(17):3515-3523.
- [2] 喻景权,周杰. “十二五”我国设施蔬菜生产和科技进展及其展望[J]. 中国蔬菜,2016(9):18-30.
- [3] 李涛,于蕾,吴越,等. 山东省设施菜地土壤次生盐渍化特征及影响因素[J]. 土壤学报,2018,55(1):100-110.
- [4] 李世玉. 26份甜瓜材料耐盐性评价及外源 NO 对甜瓜盐胁迫的缓解效应[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2022.
- [5] 叶林. 丛枝菌根真菌对西瓜盐碱胁迫的缓解效应及其调控机理[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2019.
- [6] HRIVASTAVA P, KUMAR R. Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation[J]. Saudi Journal of Biological Science,2015,22:123-131.
- [7] 王娟娟. 我国瓜菜产业现状与发展方向[J]. 中国蔬菜,2017(6):1-6.
- [8] 高天一,郝芳敏,臧全宇,等. 瓜类蔓枯病研究进展[J]. 中国蔬菜,2020,33(6):1-5.
- [9] BAYSAL G, TIPIRDAMAZ R. The effect of salinity on lipid peroxidation and some antioxidant enzyme activities in two cucumber cultivars[J]. Acta Horticulturae,2007,729:199-203.
- [10] 刘东让,董邵云,苗晗,等. 黄瓜耐盐胁迫遗传育种研究进展[J]. 中国蔬菜,2021(7):14-23.
- [11] 薛琴. 甜瓜 *CmWRKY27* 调控盐胁迫响应的机理研究[D]. 杭州:浙江大学,2020.
- [12] 欧阳梦真. 西瓜 *CiWRKY20* 基因的耐低温和高盐功能鉴定及其调控机制研究[D]. 郑州:河南农业大学,2020.
- [13] ROUPHAEL Y, CARDARELLI M, REA E, et al. Improving melon and cucumber photosynthetic activity, mineral composition, and growth performance under salinity stress by grafting onto Cucurbita hybrid rootstocks[J]. Photosynthetica,2012,50(2):180-188.
- [14] LI L, SHU S, XU Q, et al. NO accumulation alleviates H_2O_2 -dependent oxidative damage induced by $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress in the leaves of pumpkin-grafted cucumber seedlings[J]. Physiologia Plantarum,2017,160(1):33-45.
- [15] JIN X Q, LIU T, XU J J, et al. Exogenous GABA enhances muskmelon tolerance to salinity-alkalinity stress by regulating redox balance and chlorophyll biosynthesis[J]. BMC Plant Biology,2019,19(1):48.
- [16] 许姣姣. 多胺和一氧化氮在 γ -氨基丁酸调节甜瓜盐碱性中的作用[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2020.
- [17] 周梦迪,胡志程,付秋实,等. NaCl 胁迫对甜瓜生理指标及相关基因表达的影响[J]. 中国蔬菜,2020(2):30-39.
- [18] 高婷,张杰,马瑞红,等. NaCl 胁迫对黑籽南瓜生长和生理特性的影响[J]. 江苏农业科学,2020,48(6):122-124.
- [19] 霍艳林,鲁顺保,关正君. 盐胁迫对晋南部分主栽黄瓜品种种子萌发特性的影响[J]. 江苏农业科学,2016,44(3):165-168.
- [20] 陈昆,张正亮,高磊. 碱蓬内生菌对盐胁迫西瓜幼苗形态建成及生理特性的影响[J]. 江苏农业科学,2022,50(9):116-122.
- [21] 张晓艳. 盐碱胁迫下甜瓜的生理响应及间作甜瓜生长动态研究[D]. 阿拉尔:塔里木大学,2021.
- [22] KHOSHGOFTARMANESH A H, KHODARAHMI S, HAGHIGHI M. Effect of silicon nutrition on lipid peroxidation and antioxidant response of cucumber plants exposed to salinity stress[J]. Archives of Agronomy and Soil Science,2014,60(5):639-653.
- [23] 于爽,任玉兰,王晶晶,等. NaCl 对苦瓜幼苗生理特性的影响[J]. 东北农业大学学报,2010,41(3):43-47.

- [24] 姚金晓,朱家骝,杨 飞,等. 海水胁迫下冬瓜幼芽期和幼苗期耐盐性评价及耐盐指标筛选[J]. 西北农业学报,2016,25(4): 612-618.
- [25] 高玉红,闫生辉,邓黎黎. 不同盐胁迫对甜瓜幼苗根系和地上部生长发育的影响[J]. 江苏农业科学,2019,47(3):120-123.
- [26] 颜志明. 外源脯氨酸提高甜瓜幼苗耐盐性的生理调节功能[D]. 南京:南京农业大学,2011.
- [27] 张晓艳,李燕芳,黄 鑫,等. 盐碱胁迫对不同甜瓜品种种子萌发及植株生长发育的影响[J]. 北方园艺,2021(10):47-52.
- [28] 李城城. 南瓜砧木嫁接缓解黄瓜果盐胁迫伤害的光合作用与水解酸调控机理[D]. 南京:南京农业大学,2019.
- [29] 张云起,刘世琦,杨凤娟,等. 耐盐西瓜砧木筛选及其耐盐机理的研究[J]. 西北农业学报,2003,12(4):105-108.
- [30] 靳晓青. 外源 γ -氨基丁酸调控活性氧和叶绿素代谢增强甜瓜幼苗盐碱胁迫耐性[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2019.
- [31] 张月美. H_2O_2 在亚精胺诱导自噬提高黄瓜果耐盐性中的作用[D]. 南京:南京农业大学,2020.
- [32] 李 荣,焦志阳,银珊珊,等. 喷施褪黑素对黄瓜果耐盐效应研究[J]. 中国瓜菜,2023,36(1):53-58.
- [33] 刘 斌,周 延,王景燕,等. 不同品种苦瓜水培幼苗耐盐碱性研究初探[J]. 河南农业科学,2010,39(8):96-100.
- [34] 王春林,武 芸,刘秀丽,等. 外源硫化氢对西葫芦幼苗耐盐性及生理特性的影响[J]. 中国瓜菜,2021,34(9):45-49.
- [35] RAMESH S A, TYERMAN S D, GILLIHAM M, et al. γ -Aminobutyric acid (GABA) signalling in plants[J]. Cellular and Molecular Life Sciences,2017,74(9):1577-1603.
- [36] KINNERSLEY A M, TURANO F J. Gamma aminobutyric acid (GABA) and plant responses to stress[J]. Critical Reviews in Plant Sciences,2000,19:479-509.
- [37] XIANG L X, HU L P, XU W N, et al. Exogenous γ -aminobutyric acid improves the structure and function of photosystem II in muskmelon seedlings exposed to salinity-alkalinity stress[J]. PLoS One,2016,11(10):e0164847.
- [38] TAN D X, HARDELAND R, MANCHESTER L C, et al. Functional roles of melatonin in plants, and perspectives in nutritional and agricultural science[J]. Journal of Experimental Botany, 2012,63(2):577-597.
- [39] NAWAZ M A, HUANG Y, BIE Z L, et al. Melatonin: current status and future perspectives in plant science[J]. Frontiers in Plant Science,2016,6:1230.
- [40] 王丽英. 褪黑素预处理对黄瓜果耐盐性的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2014.
- [41] 史中飞. 外源褪黑素诱导黄瓜果耐盐性的生理及分子机制研究[D]. 兰州:西北师范大学,2019.
- [42] 陈治舟. 外源褪黑素与嫁接及其互作对 NaCl 胁迫西瓜幼苗生长生理的影响[D]. 成都:四川农业大学,2020.
- [43] 孙源培. H_2S 在褪黑素诱导的黄瓜果耐盐性中的作用[D]. 兰州:西北师范大学,2022.
- [44] PÁL M, SZALAI G, JANDA T. Speculation: polyamines are important in abiotic stress signaling[J]. Plant Science,2015,237: 16-23.
- [45] 桑 婷. 外源亚精胺缓解黄瓜果 NaCl 胁迫伤害的差异蛋白及生理机制研究[D]. 南京:南京农业大学,2016.
- [46] 宫筱雯. 施用外源亚精胺提高黄瓜果耐盐性的关键技术与机理探讨[D]. 南京:南京农业大学,2019.
- [47] 刘淑丽,张 瑞, HUSSAIN S, 等. 外源物质对水稻盐胁迫缓解效应研究进展[J]. 中国水稻科学,2023,37(1):1-15.
- [48] 李巧丽. 外源油菜素内酯对黄瓜果耐盐性的调控[J]. 兰州:西北师范大学,2020.
- [49] 孙彤彤,武春成,宋士清. 外源水杨酸(SA)、油菜素内酯(BR)浸种对 $Ca(NO_3)_2$ 胁迫下黄瓜果幼苗光合特性及叶片解剖结构的影响[J]. 江苏农业学报,2019,35(5):1184-1190.
- [50] BESSON-BARD A, PUGIN A, WENDEHENNE D. New insights into nitric oxide signaling in plants[J]. Annual Review of Plant Biology,2008,59:21-39.
- [51] LIU T, XU J J, LI J M, et al. NO is involved in JA- and H_2O_2 -mediated ALA-induced oxidative stress tolerance at low temperatures in tomato[J]. Environmental and Experimental Botany, 2019,161:334-343.
- [52] NABI R B S, TAYADE R, HUSSAIN A, et al. Nitric oxide regulates plant responses to drought, salinity, and heavy metal stress[J]. Environmental and Experimental Botany,2019,161:120-133.
- [53] 吴旭红,冯晶旻. SNP 对盐胁迫下南瓜种子萌发和幼苗光合碳代谢的影响[J]. 种子,2018,37(11):100-103.
- [54] 张振花,袁宏霞,刘 洋,等. 温室番茄对增施不同浓度 CO_2 的光合响应[J]. 植物营养与肥料学报,2018,24(4):1010-1018.
- [55] 束秀玉. CO_2 加富对盐胁迫下西瓜幼苗生长及生理生化特性的影响[J]. 河南农业科学,2020,49(12):107-114.
- [56] WHITE P J, BROADLEY M R. Calcium in plants[J]. Annals of Botany,2003,92(4):487-511.
- [57] 程玉静,郭世荣,张润花,等. 外源硝酸钙对黄瓜果耐盐胁迫伤害的缓解作用[J]. 西北植物学报,2009,29(9):1853-1859.
- [58] WILKINS K A, MATTHUS E, SWARBRECK S M, et al. Calcium-mediated abiotic stress signaling in roots[J]. Frontiers in Plant Science,2016,7:1296.
- [59] SNEDDEN W A, FROMM H. Calmodulin as a versatile calcium signal transducer in plants[J]. The New Phytologist,2001,151(1):35-66.
- [60] 王 利. $LaCl_3$ 对嫁接黄瓜果耐盐性的影响及 *CmNHX4* 基因功能研究[J]. 武汉:华中农业大学,2018.
- [61] 程玉静,郭世荣,刘书仁,等. 外源硝酸钙对盐胁迫下黄瓜果叶片抗氧化系统及膜质子泵活性的影响[J]. 生态学杂志, 2010,29(5):892-898.
- [62] 张振兴,孙 锦,郭世荣,等. 钙对盐胁迫下西瓜光合特性和果实品质的影响[J]. 园艺学报,2011,38(10):1929-1938.
- [63] WANG S W, LIU P, CHEN D Q, et al. Silicon enhanced salt tolerance by improving the root water uptake and decreasing the ion toxicity in cucumber[J]. Frontiers in Plant Science,2015,6:759.
- [64] 朱永兴. 硅对黄瓜果耐盐胁迫损伤的缓解效应及机理研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2016.

- [65] 许世奇,何彦臻,李 瑞,等. 不同改良剂对盐渍土西瓜耐盐性和生长的影响[J]. 农业环境科学学报,2023,42(10):2301-2312.
- [66] 缙天韵. 外源硅提高黄瓜耐盐性的生理机理探讨[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2020.
- [67] 陈 罡,管安琴,万云龙,等. 外源 5-氨基乙酰丙酸(ALA)对盐胁迫下小型西瓜幼苗抗氧化酶活性的影响[J]. 江苏农业科学,2016,44(6):252-255.
- [68] AKRAM N A, ASHRAF M. Regulation in plant stress tolerance by a potential plant growth regulator, 5-aminolevulinic acid[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2013, 32: 663-679.
- [69] 吴旭红,冯晶旻. 外源 5-氨基乙酰丙酸对盐胁迫下南瓜种子萌发及耐盐性的影响[J]. 种子,2016,35(12):90-93.
- [70] HE K, HE G, WANG C P, et al. Biochar amendment ameliorates soil properties and promotes *Miscanthus* growth in a coastal saline-alkali soil[J]. Applied Soil Ecology, 2020, 155: 103674.
- [71] ELBASHIER M M A, SHAO X H, ALI A A S, et al. Effect of digestate and biochar amendments on photosynthesis rate, growth parameters, water use efficiency and yield of Chinese melon (*Cucumis melo* L.) under saline irrigation[J]. Agronomy, 2018, 8(2): 22.
- [72] SHE D L, SUN X Q, GAMARELDAWLA A H D, et al. Benefits of soil biochar amendments to tomato growth under saline water irrigation[J]. Scientific Reports, 2018, 8: 14743.
- [73] 张功臣,秦玉红,王 波,等. 生物炭对盐胁迫下黄瓜叶片抗氧化酶活性和矿质元素累积的影响[J]. 土壤通报,2022,53(4):931-938.
- [74] 颜志明,孙 锦,郭世荣. 外源脯氨酸对盐胁迫下甜瓜幼苗硝酸还原的影响[J]. 植物科学学报,2011,29(1):118-123.
- [75] 朱迎春,孙德玺,刘君璞,等. 壳寡糖对 NaCl 胁迫下耐盐性不同西瓜幼苗生理特性的影响[J]. 果树学报,2020,37(6):866-874.
- [76] 李 琴,苏利荣,曾成城,等. 外源多元醇对盐胁迫下甜瓜幼苗生长和离子平衡的影响[J]. 中国土壤与肥料,2022(7):114-120.
- [77] 郭云平. NaCl 胁迫对西瓜幼苗的影响及腐植酸的缓解效应[D]. 泰安:山东农业大学,2016.
- [78] 朱迎春,刘君璞,邓 云,等. 不同浸种液对盐胁迫下西瓜种子发芽的影响[J]. 中国瓜菜,2019,32(9):14-17.
- [79] 王伟奇,张 蒙,秦肇辰,等. 南瓜耐盐性研究进展[J]. 中国蔬菜,2020(10):18-26.
- [80] 赵丽娜,张芙蓉,莫 霏,等. 甜瓜盐碱逆境生理响应及相关基因研究进展[J]. 上海农业学报,2016,32(6):176-180.
- [81] 王迎儿,高 旭,王毓洪,等. 南瓜耐盐种质的筛选鉴定及耐盐基因的标记[J]. 浙江农业学报,2015,27(3):372-379.
- [82] 高宁宁,常高正,康利允,等. 基于 SRAP 标记的甜瓜耐盐种质资源遗传多样性分析[J]. 西北植物学报,2019,39(1):68-75.
- [83] 朱红菊,刘文革,赵胜杰,等. NaCl 胁迫下二倍体和同源四倍体西瓜幼苗 DNA 甲基化差异分析[J]. 中国农业科学,2014,47(20):4045-4055.
- [84] ZHU H J, ZHAO S J, LU X Q, et al. Genome duplication improves the resistance of watermelon root to salt stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 133: 11-21.
- [85] 张锦程. 甜瓜类钙调磷酸酶 B 亚基蛋白 CmCBL1 与 CmCBL3 在植物盐胁迫中功能分析[D]. 上海:上海交通大学,2019.
- [86] 钱玉磊,闫晋强,杨松光,等. 冬瓜抗氧化基因的克隆及其在非生物胁迫下的表达分析[J]. 广东农业科学,2022,49(7):33-41.
- [87] 储 薇,郭信来,张 晨,等. 丛枝菌根真菌-植物-根际微生物相互作用研究进展与展望[J]. 中国生态农业学报,2022,30(11):1709-1721.
- [88] HASHEM A, ALQARAWI A A, RADHAKRISHNAN R, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L.[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2018, 25(6):1102-1114.
- [89] 王 策,谢宏鑫,刘润进,等. 丛枝菌根真菌调控根系构型与矿质元素平衡提高西瓜植株耐盐性的研究[J]. 菌物学报,2021,40(10):2800-2810.
- [90] XIONG Y W, LI X W, WANG T T, 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]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 194: 110374.
- [91] 李咏梅. 提高黄瓜耐盐性细菌的筛选及其应用研究[D]. 南京:南京农业大学,2015.
- [92] 贾 颜,李 茜,李新艺,等. 含 ACC 脱氨酶的植物根际促生菌对月季切花品质与生理的影响[J]. 江苏农业科学,2022,50(16):147-153.
- [93] YANG J W, KLOEPPER J W, RYU C M. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress[J]. Trends in Plant Science, 2009, 14(1):1-4.
- [94] 张天谣,徐 俊,李文祥,等. 含 ACC 脱氨酶的植物根际促生菌对重瓣百合生长及采后品质的影响[J]. 江苏农业科学,2022,50(11):142-149.
- [95] 薛 璐,杨 倩,郭 慧,等. 黄瓜耐盐根际促生菌的筛选及评价[J]. 中国瓜菜,2021,34(9):26-32.
- [96] 纪 超,王晓辉,刘训理. 盐胁迫环境下植物根际促生菌的作用机制研究进展[J]. 生物技术通报,2020,36(4):131-143.
- [97] 钱兰华,钱 玮,沈雪林,等. 耐盐促生菌的筛选、鉴定及其对黄瓜的促生作用[J]. 江苏农业科学,2019,47(18):160-163.
- [98] 李英楠. 设施黄瓜促生耐盐菌的筛选及其应用效果[D]. 郑州:河南农业大学,2020.
- [99] 王孟珂,国 颖,汪贵斌,等. 不同生境对银杏雌、雄株嫁接苗叶中聚戊烯醇等成分积累的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2023,47(1):121-128.
- [100] 徐慧春,王 迪,杜志强,等. 嫁接对薄皮甜瓜耐盐性及果实品质的影响[J]. 黑龙江农业科学,2017(2):72-75.
- [101] 张 蒙,周经明,马 玮,等. 砧用中国南瓜种子萌发期耐盐性鉴定评价[J]. 中国瓜菜,2023,36(1):26-34.

- [102] NIU M L, XIE J J, SUN J Y, et al. A shoot based Na^+ tolerance mechanism observed in pumpkin-An important consideration for screening salt tolerant rootstocks[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 218:38-47.
- [103] 朱士农, 郭世荣. 嫁接对盐胁迫下西瓜植株体内 Na^+ 和 K^+ 含量及其分布的影响[J]. *园艺学报*, 2009, 36(6):814-820.
- [104] 张新英. 嫁接对甜瓜苗期耐盐性和果实发育期品质的影响[D]. 北京:中国农业科学院, 2014.
- [105] HUANG Y, BIE Z L, LIU P Y, et al. Reciprocal grafting between cucumber and pumpkin demonstrates the roles of the rootstock in the determination of cucumber salt tolerance and sodium accumulation[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 149:47-54.
- [106] ZHEN A, BIE Z L, HUANG Y, et al. Effects of salt-tolerant rootstock grafting on ultrastructure, photosynthetic capacity, and H_2O_2 -scavenging system in chloroplasts of cucumber seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33:2311-2319.
- [107] 孙静宇. 南瓜 *CmHKT1;1* 提高黄瓜嫁接苗耐盐性的机理及相关 microRNAs 鉴定[D]. 武汉:华中农业大学, 2019.
- [108] 孙小妹, 陈思瑾, 杨柳燕, 等. 盐胁迫对嫁接西瓜幼苗生长及碳、氮、磷、钾化学计量特征的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2020, 38(2):170-176.
- [109] 郭佩金, 陈小玲, 王智钰, 等. 基于 TOPSIS 法对嫁接提高黄瓜耐 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫的综合评价[J]. *东北农业大学学报*, 2023, 54(1):33-44.
- [110] 董立霞, 谭军利, 李 森, 等. 覆砂下微咸水盐度和钠吸附比对水盐入渗及分布的影响[J]. *排灌机械工程学报*, 2022, 40(12):1284-1289.
- [111] 翟中民, 史文娟, 张艳超, 等. 水氮盐调控对膜下滴灌棉花产量的影响及耦合模型[J]. *排灌机械工程学报*, 2022, 40(7):721-728.

(责任编辑:石春林)