

郭 远,王文成,徐颖莹,等. 植物耐盐评价方法综述[J]. 江苏农业科学,2017,45(23):18-23.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.23.005

植物耐盐评价方法综述

郭 远,王文成,徐颖莹,孙 宇,郭艳超,胡爱双,李欣明

(河北省农林科学院滨海农业研究所,河北唐山 063299)

摘要:盐碱地的植被修复一直是一个较难攻克科学问题。植物的引种驯化及其改良在盐碱地的开发利用中发挥着重要的作用,而这依赖于适生植物的耐盐性评价和筛选。由于不同的耐盐植物遗传基础差异较大,主要抗盐机制各异,至今未形成一个权威的耐盐性评价体系,从而造成了一些耐盐鉴定结果的不科学性,制约着盐生植物的应用和耐盐新品种的开发。因此,以植物的遗传差异为基础,建立一个系统的植物耐盐性评价方法势在必行。综述以植物耐盐生理指标和表型盐胁迫症状指标为基础的植物耐盐性评价的研究进展,探讨耐盐性鉴定标准建立中的核心问题,并展望一些可能用于植物耐盐性评价的新技术,以期加快相关标准的形成。

关键词:盐胁迫;耐盐机制;耐盐指标;耐盐评价;植物修复;盐碱地

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)23-0018-06

土壤盐渍化是一个全球性的资源与生态问题,据联合国教科文组织(United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization,简称 UNESCO)和联合国粮食及农业组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations,简称 FAO)不完全统计,全世界有 9.543 8 亿 hm^2 盐碱地,在灌溉区还有 33% 的次生盐渍化土地,严重制约着现代农业的发展^[1]。我国约有 0.37 亿 hm^2 的盐碱地,约占全国耕地面积(1.33 亿 hm^2)的 1/4。另外由于不当的灌溉方式,目前还有大面积潜在的次生盐渍化土壤^[2]。盐碱地的合理开发利用关系到国家粮食的安全和生态环境的健康。通过工程改良技术可以降低盐碱地土壤含盐量,改善土壤物理化学性质,但工程改良成本收益比较差,难以大面积的推广应用。而适宜当地种植植物的引种驯化、筛选和应用能实现盐土资源的低成本应用,因此筛选和培育适宜当地栽培植物的优良品种对于盐碱土资源的合理利用意义重大。

土壤质地、地下水位、盐碱地成因以及气候因素的不同使不同地区的适宜盐生植物不同,这些是盐生植物引种和筛选所面临的关键问题。任何计划引进和筛选的外来品种都要进行耐盐性的综合评价,以确定其适生性。植物耐盐能力是耐盐植物引种、筛选和育种的基础,是植物形态适应和生理适应的综合体现^[3]。国外对耐盐植物的研究较早,20 世纪 60 年代美国联邦农业部成立了国家盐碱地实验室,建立了草本、蔬菜、粮食和果树等的相对耐盐性数据库^[4]。目前的研究主要集中在耐盐指标的评价以及以统计学为基础的新耐盐评价指标的开发等方面。陈托兄等通过对 12 个紫花苜蓿(*Medicago*

sativa)品种进行盐胁迫试验指出,相对电导率和植物存活率可以作为筛选耐盐植物的指标^[5]。宋丹等认为,生理生化指标(渗透调节、离子运输、 K^+/Na^+ 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比、光合作用、水势等)较基因指标对林木的耐盐性评价更有意义^[3]。除此之外, Van der Moezel 等还开发了一系列综合评价指标,如忍耐指数、加权存活指数等,从表型盐害症状来评价植物的耐盐性^[6-7]。此外,国外对于耐盐指标敏感性的研究工作多以以服务种质资源的筛选工作为目的^[8],而不对种质资源的耐盐性进行综合评价,因此其研究也多未涉及耐盐评价指标的通用性。

近年来国内对耐盐植物的筛选也做了比较多的工作,主要集中在耐盐指标的筛选和部分栽培种的耐盐性评价等方面。景璐通过田间直栽的方式对金娃娃萱草(*Heimerocallis fulva* cv. 'Golden Doll')、金边麦冬(*Liriope spicata* var. *variegata*)、水生鸢尾(*Iris tectorum* Maxim.)、德国鸢尾(*Iris germanica*)、粉团蔷薇(*Rosa multiflora* Thunb. var. *cathayensis* Rehd.)、玉带草(*Phalaris arundinacea*)等 8 种园林花卉植物进行耐盐性研究,结果表明,金娃娃萱草、金边麦冬和粉团蔷薇的耐盐性表现相对突出,而水生鸢尾、玉带草的分蘖数或叶片数较株高对土壤盐分更为敏感^[9]。裴丽珍等以新梢、新根生长量等形态指标和 Na^+ 、 K^+ 、 Na^+/K^+ 及游离脯氨酸含量、叶绿素含量、光合速率、气孔导度、蒸腾速率等生理指标进行对比研究并指出,厚叶石斑木(*Raphiolepis umbellata*)、桑(*Morus alba*)和月季(*Rosa chinensis*)的耐盐能力依次减弱^[10]。张凤娟等对生长在黄金海岸自然保护区盐碱生境的 6 种单子叶植物的叶片进行了解剖研究,结果表明,6 种单子叶植物综合耐盐碱能力的大小依次表现为矮生苔草(*Carex pumila*) > 芦苇(*Phragmites australis*) > 牛筋草[*Eleusine indica* (L.) Gaertn.] > 野牛草(*Buchloe dactyloides*) > 茵草(*Beckmannia syzigachne*) > 看麦娘(*Alopecurus aequalis* Sobol.)^[11]。谢小丁等通过盐池浇灌盐水的方式模拟大田试验和田间试验,界定了 9 种有代表性的耐盐性植物在黄河三角洲滨海盐土上的耐盐能力^[12]。张玲菊等根据新梢生长量、

收稿日期:2016-06-23

基金项目:河北省科技计划(编号:17273301D);河北省唐山市科技计划(编号:16130203A)。

作者简介:郭 远(1989—),男,河南南阳人,硕士,主要从事植物逆境生理生态和林木种质资源耐盐性评价研究。E-mail:guoyuan12@mails.ucas.ac.cn。

通信作者:王文成,研究员,主要从事盐土资源开发利用及耐盐苗木绿化研究。E-mail:bhswwe@163.com。

新根数以及叶色等综合生长指标对 27 种常用绿化造林树种的耐盐碱能力进行评价,最终筛选出 8 种强耐盐性植物和 7 种中度耐盐植物^[13]。与国外研究不同的是国内研究更强调对种质资源耐盐性的综合评价、精准鉴定以及针对某种特定物种或者某一类物种耐盐评价体系的寻求,因此耐盐性评价指标的系统性尤为重要。同时在分析指标的基础上,须建立相应的植物类别,以便对引进的或者新开发的种质资源进行耐盐性评价。

植物的耐盐机制极其复杂,不同植物抵抗盐胁迫的主要机制不同。从生理层次上说,主要有 3 个途径:(1)渗透调节途径,主要依赖于小分子可溶性物质的积累^[14-15];(2)离子平衡途径,主要依赖于根部离子的选择性吸收、茎部离子的韧皮部回流、叶片离子向液泡的区隔化^[16]以及盐腺对多余盐离子向体外的分泌;(3)抗氧化系统的调节途径主要依赖于酶系统和非酶系统对有害自由基的清除^[17-19]。不同类型的植物之间抵抗盐胁迫所依赖的主要途径不同,因此需要针对不同类型的植物筛选出不同的盐胁迫敏感评价指标,并在此基

表 1 不同条件下枸杞耐盐鉴定结果

品种	鉴定条件	评价指标	耐盐能力	参考文献
宁夏枸杞	大田原土	成活率、生长量、生长势	0.4%~0.6%土壤含盐量	[21]
宁夏枸杞	盆栽土壤土	主枝生长量、死亡率	0.8%盐溶液含盐量	[22]
新疆枸杞和宁夏枸杞	组织培养	发芽率、增殖率	强	[23]
枸杞	大田原土	叶绿素荧光	强	[24]

1 基于植物耐盐生理机制的指标体系

1.1 渗透胁迫及渗透调节指标

在高盐环境中,植物根系首先受到渗透胁迫。高渗环境使得根系细胞吸水困难,并且抑制根系细胞的分裂和伸长,减缓根系生长^[28-29]。因此,植物需要通过渗透调节来降低胞内渗透势以利于细胞吸水,缓解渗透胁迫造成的生长抑制。细胞的渗透调节主要依赖于无机离子^[30]、有机酸、可溶性糖类^[31-32]、循环多元醇类^[32-33]、脯氨酸^[34-35]、甜菜碱^[36]等。

渗透调节与植物耐盐性强弱的相关性决定渗透调节指标能否作为耐盐评价的指标。大量研究表明,一些植物物种的渗透调节能力与其耐盐能力呈正相关关系。杨升通过采用灰色关联分析法对卫矛、沙枣、美国白蜡等 16 个耐盐品种的 14 个耐盐评价指标进行筛选指出,可溶性糖、脯氨酸是与耐盐性关联度最强的指标^[20]。Ochiai 等也发现,植物的耐盐性与渗透调节能力紧密相关(表 1)^[37]。但有一些研究表明,渗透调节与植物耐盐能力无显著关联^[8]。如张国伟等通过隶属函数法分析棉花耐盐性相关指标发现,脯氨酸含量的隶属函数值与总隶属函数值相关性最低,其聚类结果与总隶属函数值聚类结果差异也较大,因此脯氨酸含量不宜作为苗期棉花耐盐性鉴定的指标^[38],这与 Munis 等的研究结果^[39-40]一致。Katerji 等在分析渗透调节能力与植物耐盐性的关系时也发现,两者之间并无关联^[41](表 2)。甜菜碱是另外一个重要的渗透调节物质,然而许多重要的农作物(烟草、番茄、马铃薯和水稻等)自身并不能合成内源甜菜碱^[42]。因此可以依据植物渗透调节与耐盐能力的相关性,建立渗透调节敏感型的植物类别,指导种质资源耐盐性的鉴定与筛选,只有两者相关性较高的植物类别可用渗透调节指标来评价其耐盐性。

础上进一步建立不同的耐盐性评价体系。但当前研究耐盐评价指标的选择较为随机,并未对所选指标在评价物种内的敏感性进行探究,同种植物之间的鉴定方法各不相同^[20]。例如,王玉祥等通过大田原土栽培的鉴定试验指出,宁夏枸杞(*Lycium barbarum*)可以忍受 0.4%~0.6%的土壤含盐量^[21];而徐化凌通过盐池客土的方式鉴定认为,枸杞的耐盐能力为 0.8%^[22]。同时,还有若干利用枸杞愈伤组织^[23-25]、种子以及幼苗^[26]进行的枸杞耐盐性鉴定试验(表 1)。Niknam 等发现,桉树的耐盐性评价结果也因鉴定方式的不同而导致鉴定结果有所差异^[27]。因此,针对不同类型的植物进行相应耐盐指标的敏感性分析是耐盐评价工作的基础。在耐盐性指标筛选完成的基础上才能进一步形成合理的耐盐性评价体系,进而使耐盐性鉴定结果趋于合理、可靠并具有参考性。耐盐评价的指标体系大致可以分为 2 类:一是基于植物耐盐生理机制的生理生化指标;二是基于表型表现的生长和综合评价指标。

表 2 植物渗透调节与耐盐性关系

物种	渗透调节与耐盐性关系	参考文献
卫矛、沙枣、美国白蜡	正相关	[20]
羊草	正相关	[37]
棉花	无	[38]
蚕豆	无	[41]
大豆	负相关	[43]

1.2 离子胁迫及离子平衡相关指标

高浓度的 Na^+ 对细胞质有严重的毒害作用,并且与细胞膜上的 K^+ 结合位点形成竞争,进而引起 K^+ 亏缺^[44-45]。相应的,植物通过进化出一套维持自身离子平衡的机制来抵御离子胁迫。植物抵抗 Na^+ 胁迫的途径主要有 3 种:(1)根系阻止 Na^+ 向植物体的进入,该途径主要依赖于根部凯氏带对离子运输途径的调节和根系对 Na^+ 的选择性吸收;(2)离子区隔化,该途径主要依赖液泡上的 Na^+/H^+ 质子泵将细胞质中的 Na^+ 引入液泡,从而减少 Na^+ 对胞质的毒害;(3) Na^+ 向胞外排出,该途径主要依赖于细胞膜上的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白,将胞内 Na^+ 排出细胞^[42]。

NaCl 是造成盐胁迫的主要盐分类型,其中 Na^+ 对植物的毒害作用已经得到广泛研究,然而有研究发现, Cl^- 对植物的毒害作用甚至高过 Na^+ ^[46-47]。植物维持离子平衡的方式更多体现在物种遗传的差异上,盐生植物可以在细胞内积累大量的盐分并且可充当离子型的渗透调节物质^[30];而非盐生植物,如大部分的作物,其耐盐性与限制 Na^+ 和 Cl^- 进入细胞的能力以及细胞排出 Na^+ 和 Cl^- 的能力呈正相关关系^[48]。尽管如此,Chaubey 等认为,植物对离子的吸收和积累可以作为评价耐盐性强弱的指标^[49]。如对于聚盐性的植物来说,植物体内离子的积累量就是合理的评价指标^[19,50];而对于泌盐

型、拒盐型以及相似耐盐机制的非盐生植物而言,离子积累量不宜作为耐盐性强弱的评价指标,可用 Na^+/K^+ 、 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ 以及限 Na^+ 能力等离子调节指标来评价^[51]。因此,依据不同植物响应离子胁迫机制的不同进行分类评价是必要的。

1.3 氧化胁迫及自由基清除系统相关指标

盐胁迫可以产生一些次级胁迫,如氧化胁迫。氧化胁迫主要由胁迫产生的活性氧(reactive oxygen species,简称 ROS)自由基诱导,包括单线态氧、超氧阴离子自由基、羟基自由基和过氧化氢等^[52-53],这些自由基可以诱导植物细胞膜脂的过氧化,破坏膜系统。植物可以通过自身的自由基清除系统来清除毒性自由基,以维持膜系统的完整性。自由基清除系统包括酶清除系统,如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase,简称 SOD)、过氧化氢酶(catalase,简称 CAT)、过氧化物酶(peroxidase,简称 POD)、抗坏血酸氧化酶(ascorbate peroxidase,简称 APX)、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase,简称 GR)和谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidases,简称 GPX)等;非酶清除系统包括抗坏血酸、谷胱甘肽、类黄酮、生物碱类和类胡萝卜素等,这些物质共同构成了植物的抗氧化系统,平衡 ROS 的产生和清除^[42,54]。

在正常的生理代谢过程中,ROS 作为调节植物生长发育的信号物质始终维持在较低的水平,以调节植物的生长发育^[55-56]。当植物遭受胁迫时,产生大量 ROS,体内 ROS 的产生与清除平衡失调。同时,由于内源 ROS 水平极低,物种间遗传差异较小,因此 ROS 的暴发临界值和暴发速率是比较理想的耐盐评价指标。ROS 的暴发可诱导膜脂过氧化产生丙二醛。丙二醛含量可直接反映膜脂受伤害的程度,进而指示植物受胁迫的程度,因此其作为耐盐鉴定指标而被普遍采用^[20,57-58]。植物的耐盐能力与其抗氧化系统中酶的活性显著相关^[18,54,59],植物遭受盐胁迫时,酶活性显著升高^[60-61],其活性强弱可以反映植物耐盐能力的强弱,因此酶活性可作为植物耐盐评价指标^[62]。一些小的非酶分子,如抗坏血酸盐、谷胱甘肽等可有效清除 ROS,然而这些物质能否作为耐盐评价指标来评估植物耐盐性尚未见报道。由于 ROS 自由基、丙二醛等的内源干扰较小,且其合成量随着胁迫程度的增加而增加,因此这类指标能够更精准地指示植物的耐盐能力。

1.4 耐盐光合生理及光合响应相关指标

植物根系遭受盐胁迫时会导致根系吸水困难。为保持体内的水分平衡,植物通过一系列的信号调控途径来缩小气孔开度,减少蒸腾失水^[63],气孔开度的减小可造成大气 CO_2 进入叶片受阻和光能的过剩。过剩的光能通过“米勒反应”产生活性氧,进一步引起电子传递链的过氧化和叶绿素的降解,最终破坏光合组织^[64],在光合生理指标上表现是气孔导度减小、蒸腾速率降低、净光合速率下降。然而,不同品种间光合强度和叶绿素含量的遗传性差异较大,因此不能作为评价品种间或者物种间耐盐性强弱的依据^[40,65]。叶绿素荧光响应则从更深层次反映光合电子传递过程和光能分配对环境因素的响应。植物遭受到盐胁迫时,其光系统 II (photosystem II complex,简称 PS II) 反应中心的活性和开放程度降低,叶片的电子传递受阻^[66],表现在荧光参数上,盐胁迫显著降低了植物的光化学效率(F_v/F_m)、电子传递效率(electron transport

rate,简称 ETR)和光化学淬灭(photochemical quenching,简称 qP),提高了非光化学淬灭(non-photochemical quenching,简称 NPQ)。Krishnaraj 等对小麦耐盐品种 Kharchia-65 和盐敏感品种 Fielder 盐胁迫后的荧光响应进行研究,结果表明 Fielder 的最大荧光诱导率和淬灭率的降低幅度显著大于 Kharchi-65,据此他认为,最大荧光诱导率和淬灭率可以作为筛选耐盐小麦基因型指标^[67]。Belkhodja 等研究认为,盐胁迫下大麦叶片的叶绿素荧光参数表现因品种耐盐性的不同而异,盐敏感品种的叶绿素荧光诱导曲线变化大于耐盐品种,并指出叶绿素荧光尤其是 Kautsky 荧光诱导动力曲线 I 点的相对荧光如 $(F_1 - F_0)/F_v$ 可作为筛选耐盐大麦基因型的指标,同时他们还利用 EC50Y、EC50G 和叶绿素荧光技术对 15 个大麦品种的耐盐性进行了鉴定,3 种鉴定方法的结果基本一致^[68]。因此,与表观气体交换的光合作用指标相比,能够深层次反映光合作用机构内在变化的叶绿素荧光参数更能够体现植物耐盐性的差异,也更适合作为耐盐评价的指标。

2 基于表型盐害表现的生长和表型评价指标

植物遭受到盐胁迫时,经过一系列的生理响应,最终会表现出相应的表型性状。因此,相对于生理层次的指标,表型指标更具综合性。另外表型指标易于调查,对操作和仪器的要求较低,更增加了其适用性。

2.1 胁迫条件下种子萌发与植株生长相关指标

种子的发芽率与品种本身的生物学特性关系密切,但对外界环境的刺激也较为敏感,因此选用种子发芽率作为评价指标时必须评估指标自身遗传差异性与环境因素影响差异性的主导性。比如拟南芥在高盐胁迫下种子萌发率很高,但幼苗死亡率也很高;而一些盐生植物如碱蓬,在高盐环境下种子萌发率显著降低,但种子仍然保持活力,当环境含盐量下降到可以忍受的水平时,种子会继续萌发。植株在盐胁迫条件下的存活率可以直观反映植物的耐盐性^[69-70]。在控制变量的前提下,通过对不同植物施加单一的盐胁迫,进而调查和对比其存活率差异就可以确定植物耐盐性的强弱,类似的指标还有植物的生长量、生长势等。王玉祥等根据树种的成活率、生长量和生长势将黄河三角洲盐碱地带引种的 41 个树种划分为耐盐树种、较耐盐树种和不耐盐树种^[21]。李杰则应用同样的指标鉴定了 10 种紫花苜蓿的耐盐性^[71]。

除上述绝对数值指标外,还有一些相对指标也可用来评价植物的耐盐性,比如叶片的相对含水量、植株的相对生长率等。当植物遭受盐胁迫时,根系吸水困难,叶片相对含水量降低,甚至水分平衡失调。同时,由于根系受到渗透胁迫以及叶片光合生理活性的下调,致使整株植物生长受阻、相对生长率降低^[72]。刘一明等用盐胁迫条件下相对含水率降低的速率作为评价标准鉴定了 4 种暖季型草坪植物,并指明了其耐盐性的强弱和阈值^[73]。相对生长率作为耐盐评价指标的应用更为广泛^[74-76]。

2.2 表型评价指标

生理和形态基础上的单一指标根本上是对植物耐盐机制的表征,能够准确地评价某一方面的耐盐特性。而一些基于表型盐害症状的表型指标可以从整株水平上评价植物在胁迫条件下的生长发育状况。Pepper 等通过比较大田条件下对照

和胁迫植物的表现,推算得出以健康和膨压指数以及存活指数作为指标来评价植物耐盐性的结论^[77]。Van der Moezel 等提出应用存活指数和平均相对生长指标构成忍耐指数体系来评价植物耐盐性^[6]。Morris 等则发展了传统的存活指数指标,提出了更准确的加权存活指数^[7]。Maas 建议将胁迫条件下产量受到抑制的耐盐阈值和相对生长率回归方程的斜率作为植物耐盐性评价的标准^[78]。这些表型评价指标相对于生理层次上的指标忽略了深层次的分子和生理胁迫响应,直接从整株盐害表型评价耐盐性,具有直观性。然而这种表型的观察和统计分析受主观因素的影响较大,造成个体观察误差较大。因此表型评价指标与生理生化指标相结合的评价方法更合理^[79]。

3 讨论

近年来,表型水平和生理水平的植物耐盐机制的研究愈发深入和全面。盐胁迫是一个复杂的过程,不仅有渗透胁迫的影响还有离子胁迫以及其诱导的氧化胁迫和营养失衡的影响,这就决定了植物的耐盐性必将是一个多基因控制的数量性状,同时相关基因之间还存在互作。因此植物的耐盐性状可能存在内在的联系,性状之间的隔离分析将导致耐盐性分析的混乱^[7]。目前的植物耐盐性鉴定工作多局限于单方面指标的分离评价,所选指标之间并没有内在耐盐机制上的联系,间接造成了植物耐盐性改良的局限性,很难从细胞水平和整株水平改良植物的耐盐性。

基因在调节植物胁迫应答时受到 DNA 甲基化、RNA 干扰和组蛋白质修饰等表观调控的作用,因此盐胁迫相关基因并不直接参与植物生理和表型的胁迫响应,而植物在响应盐胁迫过程中所产生的代谢物质可以真实地反映植物所遭受胁迫程度的强弱。渗透调节能力、离子平衡维持能力以及抗氧化能力的强弱已经被证明与植物耐盐性紧密相关^[80],相关指标还包括的植物光合生理指标和叶绿素荧光反应指标都已经被广泛应用于植物的耐盐性评价。但研究证明,对于不同物种有不同的盐胁迫敏感指标,并没有发现任何普遍适用于所有植物的指标^[7]。因此,针对不同类型的植物建立相应的敏感指标库很有必要。对于一些具有重大生态价值或经济价值的植物,如水稻^[81-82]和小麦^[83-84]等可以建立针对性的、更精准的鉴定体系。植物耐盐评价的相关指标应当反映其与物种遗传差异之间的关联度,并能够体现指标间内在的基因互作关系,这样的指标体系作为植物耐盐性评价的标准是准确和全面的。

除了这些生理和细胞层次的盐胁迫指标以外,还有一些基于盐胁迫表型症状的评价指标,如盐害指数、存活指数等,这些指标根本上是对植物盐害症状的数理统计和分析,虽然弱化了植物内部的生理变化,但是外界环境以及主观观察和统计的误差较大,因此也不能单独作为耐盐评价的标准。这些表型症状指标与生理和细胞水平指标相结合能更全面和精确的定义植物的耐盐程度。

随着生物技术的发展,一些快速检测技术逐渐发展起来,这些技术为植物耐盐性的评价提供了更为快速和准确的方法,如细胞压力探针、根压力探针、木质部压力探针等技术的发展为原位测定植物组织的渗透压提供便利,有利于快速鉴

定植物的渗透调节能力^[85-86],减小传统离体渗透调节物质测定所带来的误差。ROS 荧光检测技术可以在不破坏细胞的情况下快速检测离体组织的 ROS 荧光强度,直接反映不同植物遭受盐胁迫的程度,进而显示其耐盐性的强弱^[87]。快速检测技术的发展将为植物耐盐性鉴定提供新的方法和思路;此外,表型组学的兴起为研究基因组与耐盐环境互作提供了新的技术和思路,可以全方位地分析植物整个生育期在胁迫条件下所有表型性状的发展^[88],这些新技术在耐盐评价上的发展丰富了植物耐盐评价体系。

耐盐性评价的本质是在特定盐渍化水平下评价植物的存活能力及生长发育状况。然而由于受植物个体差异、微环境差异和研究者主观因素的影响,不仅误差较大,且需要较大的群体和较长的观察周期才能得到具有统计学意义的结果。同时,由于植物耐盐机制的复杂性以及遗传差异的多样性,单一指标或者单一方面的指标难以准确评价植物耐盐性的强弱,也难以建立一个适用于所有植物的通用指标或评价标准。因此,当前的首要工作是依据盐生植物耐盐生理机制的差异对植物进行分类。针对同一类型的植物,首先分析与抗盐相关的快速诊断指标以及与植物存活和生长发育相关的生理和表型指标,并且评价这些指标与耐盐强弱的相关性,进而提出针对特定抗盐类型植物的综合诊断指标体系。基于植物不同耐盐机制所建立的差异化耐盐评价体系能够准确地鉴定植物耐盐性的强弱,对生产实践具有指导意义。

参考文献:

- [1] Zhu J K. Plant salt tolerance[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6 (2): 66-71.
- [2] 赵可夫, 范海. 盐生植物及其对盐渍生境的适应生理[M]. 北京: 科学出版社, 2005: 1-5.
- [3] 宋丹, 张华新, 白淑兰, 等. 植物耐盐种质资源评价及滨海盐碱地引种研究与展望[J]. 内蒙古林业科技, 2006(1): 37-38.
- [4] Wallender W W, Tanji K K. Agricultural salinity assessment and management[M]. 2nd ed. New York: American Society of Civil Engineers, 1990: 405-409.
- [5] 陈托兄, 王铁梅, 卢欣石. 紫花苜蓿非秋眠型标准品种种子萌发期耐盐性评价[J]. 草业科学, 2011, 28(1): 121-126.
- [6] Van der Moezel P G, Pearce - Pinto G V, Bell D T. Screening for salt and waterlogging tolerance in eucalyptus and *Melaleuca* species[J]. Forest Ecology and Management, 1991, 40(1/2): 27-37.
- [7] Morris J D, Bickford R G, Collopy J J. Tree and shrub performance and soil conditions in a plantation irrigated with saline groundwater [M]. Victoria: Forest Research and Development Branch, Department of Conservation and Natural Resources, 1994.
- [8] Ashraf M. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants[J]. Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2004, 199(5): 361-376.
- [9] 景璐. 8 种园林花卉植物耐盐性基础研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.
- [10] 裴丽珍, 黄有军, 黄坚钦, 等. 不同耐盐性植物在盐胁迫下的生长与生理特性比较研究[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2006, 32(4): 420-427.
- [11] 张凤娟, 陈凤新, 徐兴友, 等. 河北省昌黎县黄金海岸几种单子叶植物叶耐盐碱结构的研究[J]. 草业科学, 2006, 23(9): 19-

- 23.
- [12] 谢小丁, 邵秋玲, 李 扬. 九种耐盐植物在滨海盐碱地的耐盐能力试验[J]. 湖北农业科学, 2007, 46(4): 559–561.
- [13] 张玲菊, 黄胜利, 周纪明, 等. 常见绿化造林树种盐胁迫下形态变化及耐盐树种筛选[J]. 江西农业大学学报, 2008, 30(5): 833–838.
- [14] Kishor P B K, Sangam S, Amrutha R N, et al. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants; its implications in plant growth and abiotic stress tolerance[J]. Current Science, 2005, 88(3): 424–438.
- [15] Silveira J A G, de Almeida Viégas R, da Rocha I M A, et al. Proline accumulation and glutamine synthetase activity are increased by salt-induced proteolysis in cashew leaves[J]. Journal of Plant Physiology, 2003, 160(2): 115–123.
- [16] Zhu J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6(5): 441–445.
- [17] Hossain Z, Mandal A K A, Datta S K, et al. Development of NaCl-tolerant line in *Chrysanthemum morifolium* Ramat. through shoot organogenesis of selected callus line[J]. Journal of Biotechnology, 2007, 129(4): 658–667.
- [18] Noctor G, Foyer C H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control[J]. Annual Review of Plant Biology, 1998, 49(1): 249–279.
- [19] Türkan I, Demiral T. Recent developments in understanding salinity tolerance[J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 67(1): 2–9.
- [20] 杨 升. 滨海耐盐树种筛选及评价标准研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2010.
- [21] 王玉祥, 刘 静, 乔来秋, 等. 41 个引种植种的耐盐性评定与选择[J]. 西北林学院学报, 2004, 19(4): 55–58.
- [22] 徐化凌. 黄河三角洲地区耐盐木本植物引进试验研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2006.
- [23] 程广有, 侯 杰, 唐晓杰, 等. 3 种枸杞耐盐碱性的比较[J]. 东北林业大学学报, 2007, 35(11): 47–49.
- [24] 张士权, 米文精, 赵勇刚. 新疆杨、枸杞等耐盐碱树种叶绿素荧光特性分析[J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(2): 31–32, 37.
- [25] 胡博然, 徐文彪, 张双灵, 等. 枸杞抗羟脯氨酸细胞变异系筛选及其耐盐特性的研究[J]. 西北植物学报, 2003, 23(3): 422–427.
- [26] 惠红霞, 许 兴, 李守明. 宁夏干旱地区盐胁迫下枸杞光合生理特性及耐盐性研究[J]. 中国农学通报, 2002, 18(5): 29–34.
- [27] Niknam S R, McComb J. Salt tolerance screening of selected Australian woody species: a review[J]. Forest Ecology and Management, 2000, 139(1/2/3): 1–19.
- [28] Cockcroft C E, den Boer B G W, Healy J M S, et al. Cyclin D control of growth rate in plants[J]. Nature, 2000, 405(6786): 575.
- [29] West G, Inzé D, Beechster G T S. Cell cycle modulation in the response of the primary root of *Arabidopsis* to salt stress[J]. Plant Physiology, 2004, 135(2): 1050–1058.
- [30] Ueda A, Kanechi M, Uno Y, et al. Photosynthetic limitations of a halophyte sea aster (*Aster tripolium* L.) under water stress and NaCl stress[J]. Journal of Plant Research, 2003, 116(1): 63–68.
- [31] Taji T, Ohsumi C, Iuchi S, et al. Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. The Plant Journal, 2002, 29(4): 417–426.
- [32] Vernon D M, Bohnert H J. A novel methyl transferase induced by osmotic stress in the facultative halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*[J]. The EMBO Journal, 1992, 11(6): 2077–2085.
- [33] Ahmed I M, Nadira U A, Bibi N, et al. Secondary metabolism and antioxidants are involved in the tolerance to drought and salinity, separately and combined, in Tibetan wild barley[J]. Environmental and Experimental Botany, 2015, 111: 1–12.
- [34] Reddy P S, Jogeswar G, Rasineni G K, et al. Proline over-accumulation alleviates salt stress and protects photosynthetic and antioxidant enzyme activities in transgenic sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench][J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 94: 104–113.
- [35] 靖皎皎, 张 颖, 白志英, 等. 盐胁迫对小麦代换系渗透调节物质的影响及染色体效应[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(4): 743–750.
- [36] Qureshi T M, Bano A, Ashraf M Y. Glycine betaine and proline production in eucalyptus plant under NaCl harassing environment[J]. Nucleus, 2015, 52(2): 88–97.
- [37] Ochiai K, Matoh T. Mechanism of salt tolerance in the grass species, *Anneurolepidium chinense*; I. growth response to salinity and osmotic adjustment[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2001, 47(3): 579–585.
- [38] 张国伟, 路海玲, 张 雷, 等. 棉花萌发期和苗期耐盐性评价及耐盐指标筛选[J]. 应用生态学报, 2011, 22(8): 2045–2053.
- [39] Munis M F H, Tu L, Ziaf K, et al. Critical osmotic, ionic and physiological indicators of salinity tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) for cultivar selection[J]. Pakistan Journal of Botany, 2010, 42(3): 1685–1694.
- [40] 张俊莲, 张国斌, 王 蒂. 向日葵耐盐性比较及耐盐生理指标选择[J]. 中国油料作物学报, 2006, 28(2): 176–179.
- [41] Katerji N, Van Hoorn J W, Hamdy A, et al. Salinity effect on crop development and yield, analysis of salt tolerance according to several classification methods[J]. Agricultural Water Management, 2003, 62(1): 37–66.
- [42] Bartels D, Sunkar R. Drought and salt tolerance in plants[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2005, 24(1): 23–58.
- [43] An P, Inanaga S, Cohen Y, et al. Salt tolerance in two soybean cultivars[J]. Journal of Plant Nutrition, 2002, 25(3): 407–423.
- [44] Hasegawa P M, Bressan R A, Zhu J K, et al. Plant cellular and molecular responses to high salinity[J]. Annual Review of Plant Biology, 2000, 51(1): 463–499.
- [45] Maathuis F J M, Amtmann A. K⁺ nutrition and Na⁺ toxicity: the basis of cellular K⁺/Na⁺ ratios[J]. Annals of Botany, 1999, 84(2): 123–133.
- [46] Tavakkoli E, Fatehi F, Coventry S, et al. Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(6): 2189–2203.
- [47] Abel G H, MacKenzie A J. Salt tolerance of soybean varieties (*Glycine max* L. Merrill) during germination and later growth[J]. Crop Science, 1964, 4(2): 157–161.
- [48] Haq T U, Akhtar J, Haq A U, et al. Effect of soil salinity on the concentration of Na⁺, K⁺ and Cl⁻ in the leaf sap of the four *Brassica* species[J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2002, 4(3): 385–388.

- [49] Chaubey C N, Senadhira D. Conventional plant breeding for tolerance to problem soils[M]//Yeo A R, Flowers T J. Soil mineral stress. Heidelberg:Springer,1994:11–36.
- [50] 刘 寅. 天津滨海耐盐植物筛选及植物耐盐性评价指标研究[D]. 北京:北京林业大学,2011:22–59.
- [51] 王晓冬,王 成,马智宏,等. 短期 NaCl 胁迫对不同小麦品种幼苗 K⁺ 吸收和 Na⁺、K⁺ 积累的影响[J]. 生态学报,2011,31(10):2822–2830.
- [52] Baxter A, Mittler R, Suzuki N. ROS as key players in plant stress signaling[J]. Journal of Experimental Botany,2014,65(5):1229–1240.
- [53] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species; metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. Annual Review of Plant Biology, 2004,55:373–399.
- [54] Türkanİ, Bor M, Özdemir F, et al. Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought – tolerant *P. acutifolius* Gray and drought – sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress[J]. Plant Science,2005, 168(1):223–231.
- [55] Manzano C, Pallero M, Casimiro I, et al. The emerging role of ROS signalling during lateral root development[J]. Plant Physiology, 2014,175(2):1105–1119.
- [56] Swanson S, Gilroy S. ROS in plant development[J]. Physiologia Plantarum,2010,138(4):384–392.
- [57] 郭艳茹,詹亚光. 植物耐盐性生理生化指标的综合评价[J]. 黑龙江农业科学,2006(1):66–70.
- [58] 李 源,刘贵波,高洪文,等. 紫花苜蓿种质耐盐性综合评价及盐胁迫下的生理反应[J]. 草业学报,2010,19(4):79–86.
- [59] Mckersie B D, Bowley S R, Harjanto E, et al. Water – deficit tolerance and field performance of transgenic alfalfa overexpressing superoxide dismutase[J]. Plant Physiology,1996,111(4):1177–1181.
- [60] Medeiros C D, Neto J R C F, Oliveira M T, et al. Photosynthesis, antioxidant activities and transcriptional responses in two sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) cultivars under salt stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum,2014,36(2):447–459.
- [61] Vialaret J, di Pietro M, Hem S, et al. Phosphorylation dynamics of membrane proteins from *Arabidopsis* roots submitted to salt stress[J]. Proteomics,2014,14(9):1058–1070.
- [62] 刘凤歧,刘杰淋,朱瑞芬,等. 4 种燕麦对 NaCl 胁迫的生理响应及耐盐性评价[J]. 草业学报,2015,24(1):183–189.
- [63] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. Annual Review of Plant Biology,2002,53(1):247–273.
- [64] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress; regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. Annals of Botany,2009,103(4):551–560.
- [65] 肖 雯,贾恢先. 几种盐生植物抗盐生理指标的研究[J]. 西北植物学报,2000,20(5):818–825.
- [66] Santos C V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves[J]. Scientia Horticulturae,2004, 103(1):93–99.
- [67] Krishnaraj S, Mawson B T, Yeung E C, et al. Utilization of induction and quenching kinetics of chlorophyll a fluorescence for *in vivo* salinity screening studies in wheat (*Triticum aestivum* vars. Kharchia – 65 and Fielder)[J]. Canadian Journal of Botany,1993,71(1): 87–92.
- [68] Belkhdja R, Morales F, Abadia A, et al. Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. Plant Physiology,1994,104(2):667–673.
- [69] 黄海燕,刘帅帅,王生荣,等. 中间冰草种质材料苗期耐盐性研究[J]. 作物杂志,2015(1):36–42.
- [70] 赵锁劳,窦延玲. 小麦耐盐性鉴定指标及其分析评价[J]. 西北农业大学学报,1998,26(6):80–85.
- [71] 李 杰. 10 种紫花苜蓿营养生长期耐盐性鉴定[D]. 哈尔滨:哈尔滨师范大学,2014.
- [72] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants; a review[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety,2005,60(3): 324–349.
- [73] 刘一明,程凤枝,王 齐,等. 四种暖季型草坪植物的盐胁迫反应及其耐盐阈值[J]. 草业学报,2009,18(3):192–199.
- [74] 陈 宣,郭海林,陈静波,等. 结缕草属植物两种耐盐评价方法的比较[J]. 草业科学,2014,31(6):1052–1057.
- [75] 雷金银,班乃荣,杨建国,等. 不同类型植物耐盐特性对脱硫酸弃物的响应及其耐盐指数综合评价[J]. 中国生态农业学报, 2014,22(3):314–324.
- [76] 周璐璐,伏兵哲,许冬梅,等. 盐胁迫对沙芦草萌发特性影响及耐盐性评价[J]. 草业科学,2015,32(8):1252–1259.
- [77] Pepper R G, Craig G F. Resistance of selected *Eucalyptus* species to soil salinity in Western Australia[J]. Journal of Applied Ecology, 1986,23:977–987.
- [78] Maas E V. Salinity and citriculture[J]. Tree Physiology,1993,12(2):195–216.
- [79] 杨 升,刘正祥,张华新,等. 3 个树种苗期耐盐性综合评价及指标筛选[J]. 林业科学,2013(1):91–98.
- [80] Flowers T J, Munns R, Colmer T D. Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes[J]. Annals of Botany, 2015,115(3):419–431.
- [81] 祁栋灵,韩龙植,张三元. 水稻耐盐/碱性鉴定评价方法[J]. 植物遗传资源学报,2005,6(2):226–230.
- [82] 杨 福,梁正伟,王志春. 水稻耐盐碱鉴定标准评价及建议与展望[J]. 植物遗传资源学报,2011,12(4):625–628,633.
- [83] 王萌萌,姜奇彦,胡 正,等. 小麦品种资源耐盐性鉴定[J]. 植物遗传资源学报,2012,13(2):189–194.
- [84] 张巧凤,陈宗金,吴纪中,等. 小麦种质芽期和苗期的耐盐性鉴定评价[J]. 植物遗传资源学报,2013,14(4):620–626.
- [85] An F, Cahill D, Rookes J, et al. Real – time measurement of phloem turgor pressure in *Hevea brasiliensis* with a modified cell pressure probe[J]. Botanical Studies,2014,55(1):1–11.
- [86] Ehrenberger W, Rüger S, Rodríguez – Domínguez C M, et al. Leaf patch clamp pressure probe measurements on olive leaves in a nearly turgorless state[J]. Plant Biology,2012,14(4):666–674.
- [87] Ma L Y, Zhang H, Sun L R, et al. NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF function in ROS – dependent regulation of Na⁺/K⁺ homeostasis in *Arabidopsis* under salt stress [J]. Journal of Experimental Botany,2011,63(1):305–317.
- [88] Berger B, de Regt B, Tester M. Trait dissection of salinity tolerance with plant phenomics[J]. Methods and Protocols,2012,913:399–413.