

刘云芬,王薇薇,郑佳秋,等. 植物耐盐性生理与分子机制研究进展[J]. 江苏农业科学,2019,47(12):30-36.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.12.006

植物耐盐性生理与分子机制研究进展

刘云芬,彭 华,王薇薇,郑佳秋,祖艳侠,吴永成,梅 焱,郭 军

(江苏沿海地区农业科学研究所,江苏盐城 224002)

摘要:随着经济的发展,严重的工业污染以及不良的农业生产活动方式使得土壤盐渍化程度加重,土壤盐渍化以及盐碱地资源如何利用成为一个世界性问题。我国拥有大面积无法正常利用的沿海滩涂盐碱地。研究植物耐盐机制对提高植物耐盐性和作物产量,培育耐盐新品种以及对盐碱地的充分利用有重要的理论意义与实践意义。结合前人研究成果,综述盐胁迫对植物的危害、植物耐盐生理及分子机制、提高植物耐盐性的主要方法。同时笔者还针对现阶段存在的问题进行分析,对今后植物耐盐性方面的研究方向进行展望。

关键词:盐胁迫;植物;耐盐机制;研究进展;生理机制;分子机制

中图分类号: Q945.78;S184 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)12-0030-06

据调查统计,全世界范围内约 10 亿 hm^2 的土地受到盐碱化的危害^[1],预计到 2050 年全球耕地面积的 50% 以上将会被盐渍化^[2]。而我国的盐渍土面积达 3 600 万 hm^2 ,占全国可利用土地面积的 4.88%,主要分布在我国北方及沿海地区^[3-4]。在江苏沿海地区,滩涂总面积达 29.5 万 hm^2 ,居各省市之首。随着我国经济的持续发展,工业污染加重,农业生产中不合理的灌溉和施肥方式等使得土壤次生盐渍化逐渐加重,这严重制约了我国农业的可持续发展,土壤盐渍化以及盐碱地资源如何有效利用成为一个世界性问题^[5-6]。

1 盐分对植物生长发育与生理的影响

研究表明,大部分植物在含盐量达 0.3% 的土壤中会受到伤害^[7]。盐胁迫对植物的伤害主要是抑制生长,随着盐胁迫加剧,植物叶面积停止增加,根茎叶的鲜质量和干质量显著降低^[8]。研究表明,盐胁迫下黄瓜幼苗根系生长受到抑制^[9],随着盐浓度的增加,番茄幼苗的根干质量逐渐降低^[10]。研究表明,低浓度的盐溶液促进种子萌发,但随着盐浓度的增加,发芽率和活力指数均降低,过高的盐浓度抑制种子的萌发。赵满兴等研究发现,草木樨和碱茅种子的发芽率随着盐浓度的升高呈先上升后下降的趋势^[11]。有研究表明,盐胁迫既可以直接抑制植物生长,也可以通过抑制光合作用减少生长物质的合成从而间接影响植物生长,且盐浓度越高,作用时间越长,抑制效果越明显^[12]。盐胁迫抑制植物的生长推测可能是盐分影响了细胞分裂和延伸,并且缩短了延伸时间^[13],同样盐胁迫可以缩短小麦主茎的发育及生殖结构的提早发生,缩短开花时间,加速植物的成熟^[14]。

盐胁迫使得细胞质膜最先受到伤害,可能是植物在盐胁迫

迫下产生并积累过量的活性氧自由基,破坏了与活性氧清除系统之间的动态平衡,从而导致膜脂过氧化,积累大量的丙二醛,使得细胞质膜透性增大,使植物遭受伤害^[15]。李晓雅等研究发现,高盐浓度加快膜脂过氧化程度,增大细胞膜透性,最终导致膜系统受损^[16]。冯利波等研究表明,盐浓度越高,质膜透性越大,胞内的电解质及其他小分子物质大量外渗,导致相对电导率增大^[17]。盐胁迫产生的大量活性氧加快了膜脂的过氧化进程,促进了细胞膜的损伤,周艳等用 100 mmol/L NaCl 溶液处理番茄幼苗,发现超氧化物歧化酶(SOD)活性下降,丙二醛(MDA)含量增加,细胞质膜遭受严重破坏^[18]。Hsu 等的研究表明,种子发芽率的提高与膜完整性的提高、核酸和蛋白质的合成加快以及抗氧化酶活性的提高密切相关^[19]。直接证据表明,细胞质膜的破坏是由于盐胁迫破坏了细胞膜内外钠离子与钙离子的平衡^[20-21]。盐胁迫造成大量活性氧积累,导致 DNA 降解,同时造成膜脂过氧化,破坏膜结构,最终导致细胞死亡^[22-23]。

盐胁迫影响光合作用主要是由于叶面积减小,叶绿素含量降低,气孔开度减小,并且在一定程度上导致光系统 II 效率降低^[24]。盐胁迫对呼吸作用的影响结论不一。有学者认为,盐胁迫抑制棉花、小麦等的呼吸作用,但也能轻度促进植物的呼吸^[25],这种促进或者抑制作用存在浓度效应,低盐浓度促进菜豆的呼吸,高浓度下则抑制^[26]。无论促进还是抑制作用,都是盐胁迫影响呼吸过程中酶活性的结果。

盐胁迫下,由于植物体内氨基酸、蛋白质及其他激素类物质等发生不同程度的变化,造成植物的生理代谢发生紊乱,主要涉及的代谢过程包括氮代谢、碳水化合物代谢、蛋白质代谢,其中氮代谢紊乱则被认为是造成植物发生盐害的主要原因^[27]。

2 植物耐盐的生理及分子机制

2.1 渗透平衡调节机制

渗透调节是植物耐盐必须拥有的特性之一^[28]。植物中存在 2 种渗透调节方式,一种在细胞中吸收并积累 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 等无机离子,另一种是积累一定量的可溶性有机物质参

收稿日期:2018-02-02

基金项目:江苏省苏北科技专项(编号:SZ-YC2017057)。

作者简介:刘云芬(1989—),女,江西吉安人,博士,助理研究员,研究方向为植物抗逆性研究。E-mail:15105102053@163.com。

通信作者:郭 军,研究员,主要从事蔬菜遗传育种及栽培技术研究。E-mail:guojunc@163.com。

与渗透调节。

在盐胁迫下,植物通过选择性吸收或隔离胞外离子维持一个相对稳定的内环境^[29-30]。同时在盐生植物和非盐生植物中均存在离子区域化作用,它能将大部分离子隔离在液泡中,使细胞免遭离子的毒害。而非盐生植物则通过减少有害离子的吸收或将吸收的有害离子运输到较老的组织器官来减轻对幼嫩组织的损伤。

植物吸收的无机离子主要有 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Cl^- 等,细胞内 Na^+/K^+ 浓度的平衡是保证植物在盐胁迫下进行正常生理代谢的关键^[31-32]。研究表明, K^+ 在调节植物体内渗透压和酸碱平衡上起重要作用,因此拟南芥在液泡中积累较多的 K^+ 以维持较高的酶活性来抵御盐胁迫^[33]。有学者认为 Cl^- 在调节渗透方面作用不大,但有研究发现玉米在盐胁迫初期可以通过快速吸收 Cl^- 来增强耐盐性^[34]。 Ca^{2+} 在细胞中起重要的调节作用,尤其在胁迫条件下,它可作为信号物质参与盐胁迫信号的响应转导^[35],调节相关基因的表达,从而提高耐盐性。

除离子区域化外,在长期的进化过程中,植物自身形成了各种防御机制来减轻盐胁迫造成的伤害,包括积累一些渗透调节物质,例如可溶性糖类、脯氨酸、甜菜碱等^[36],它们在胁迫中的作用主要为调节渗透势、活性氧的解毒作用以及维持蛋白结构^[37]。范惠玲等的研究表明,耐盐生态型芸芥在高盐胁迫下检测到了高浓度的可溶性糖和游离氨基酸^[38]。尚娜等研究表明,番茄叶片中的可溶性糖含量随着盐浓度的增加而增加^[39]。

2.2 抗氧化防御系统调节机制

在长期的进化过程中,植物自身能够产生活性氧清除系统,包括一些抗氧化酶及抗氧化物质,它们是反映植物抗性的重要指标。有研究表明, NaCl 胁迫条件下,马铃薯试管苗的过氧化氢酶(CAT)和SOD活性显著上调,在一定程度上缓解了盐伤害^[40]。盐胁迫下外源施加谷胱甘肽(GSH),诱导番茄幼苗叶片SOD、CAT、过氧化物酶(POD)活性上调,MDA含量

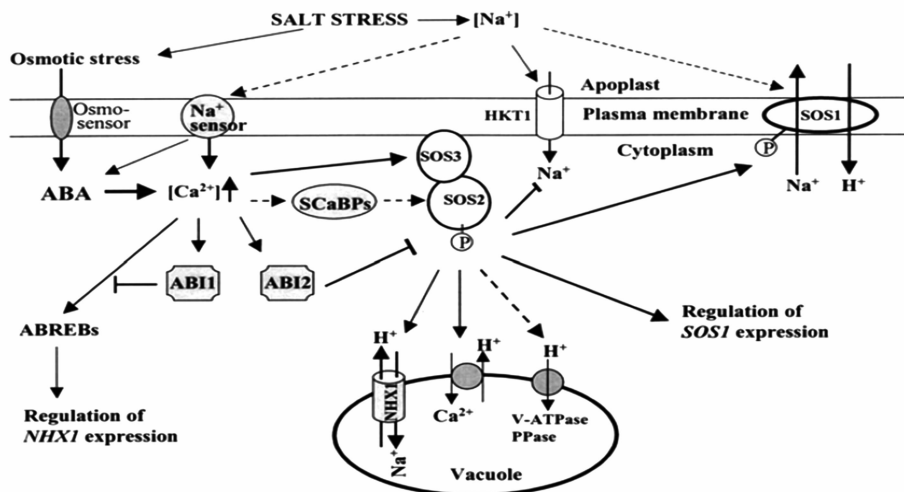
下降,脯氨酸和可溶性糖含量恢复到对照水平^[18]。虽然植物在受到胁迫时能够启动自身的酶系统来抵御不良环境,但也仅限于一定的胁迫范围内,当盐胁迫浓度过大时,酶活性下降,从而对植物造成伤害^[41]。

2.3 胁迫信号转导系统

在盐胁迫下,胞内 Ca^{2+} 浓度急剧上升,其中 Ca^{2+} 通道蛋白作为重要的盐信号受体^[42],有研究表明, Ca^{2+} 除了能在盐胁迫下维持植物的生长,诱导 Ca^{2+} 通道阻碍 Na^+ 的吸收外,还作为一种信号分子参与盐胁迫信号转导^[43-44]。植物在受到胁迫后,胞质内的 Ca^{2+} 浓度升高,将胁迫信号传到细胞内,通过调控基因的表达产生相应的生理生化变化以应对盐胁迫^[45]。根据 Ca^{2+} 直接或间接作为第二信使参与信号级联作用,将信号转导通路分为 I 型或 II 型, I 型主要包括超盐敏感(SOS)途径、钙依赖型蛋白激酶(CDPK)级联反应等; II 型主要为脱落酸(ABA)信号通路、磷脂信号通路等^[46]。

2.3.1 SOS 途径 在高盐环境下,植物细胞主要通过 SOS 途径将 Na^+ 排出或区域化至液泡中,以此来减轻盐害。通过对 SOS 基因的一系列研究鉴定,生理生化、电生理以及分子遗传等证据表明,SOS 途径在调控细胞乃至整个植物离子稳态上起重要作用。拟南芥中调控盐胁迫下离子稳态的 SOS 信号通路如图 1 所示。由图 1 可知,细胞质膜上的 Na^+ 感受器将感受到的盐胁迫信号传到胞内,引起胞内 Ca^{2+} 浓度升高, SOS3 感知 Ca^{2+} 信号,进而激活 SOS2 激酶,活化后的 SOS2 激酶使得质膜上 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 SOS1 磷酸化,将 Na^+ 外排。因此 SOS1 的表达水平以及由 Na^+ 转运蛋白高亲和力和钾离子转运蛋白(HKT1)转运的 Na^+ 水平受到 SOS2 激酶的调控; SOS 激酶同样通过调控离子转运蛋白(NHX1)来调控 Na^+ 进出液泡,ABI1 通过 ABA 响应元件结合因子调控 NHX1 的表达。

2.3.2 ABA 信号途径 ABA 调控盐胁迫主要有 2 条路径,一条依赖 ABA,另一条则不依赖 ABA^[49]。在依赖 ABA 的路径中,ABA 将识别到的盐胁迫信号传递给下游转录因子,包

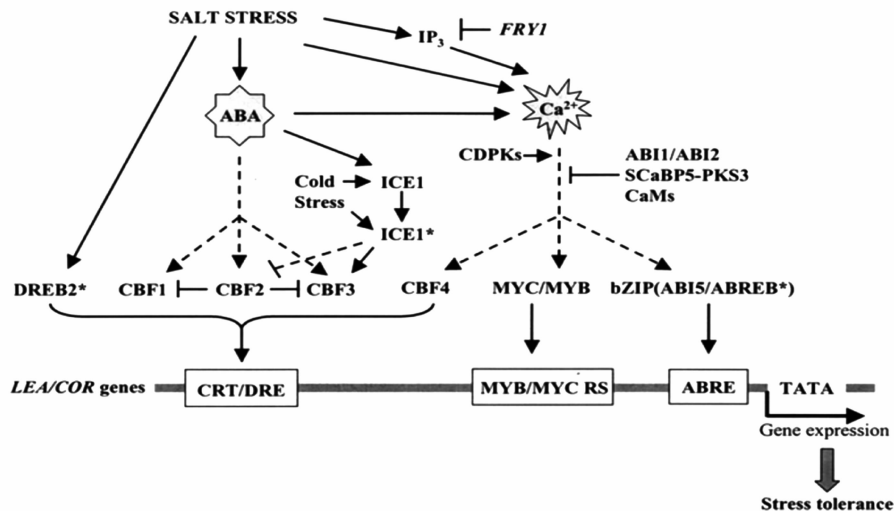


Apoplast:质外体; plasma membrane: 等离子体膜; Cytoplasm: 细胞质; Na^+ sensor: 钠离子感受器; Osmo-sensor: 渗透感受器; SOS1、SOS2、SOS3: 盐过度敏感 SOS1、SOS2、SOS3 激酶; SCaBP: 钙离子感受器; ABI1/ABI2: 脱落酸不敏感蛋白 1 和脱落酸不敏感蛋白 2; V-ATPase: 质子泵

图1 盐胁迫下调控拟南芥离子稳态 SOS 信号通路^[48]

括 MYB、MYC、NAC 等,这些转录因子与下游相关基因启动子上的顺式作用元件 (MYBRS、MYCRS、NACRS) 相互识别,从而调控相关基因的表达以应答盐胁迫^[50]。对于不依赖 ABA 的转导途径,植物将识别到的盐胁迫信号进行以 Ca^{2+} 和干旱应答元件为中心的信号转导,从而诱导植物发生相应的生理生化变化以缓解盐伤害^[50]。

通过 ABA 和 Ca^{2+} 介导的盐胁迫信号途径推测如图 2 所



IP3:三磷酸肌醇; FRY1: 三磷酸肌醇-1-磷酸酶; ICE:CBF 表达诱导物; ABRE: ABA响应元件;
CaMs: 钙调蛋白; DREB:脱水响应元件; bZIP: 亮氨酸拉链蛋白

图2 盐胁迫下的 ABA 介导转录调控途径^[48]

2.3.3 CDPK 级联反应 通常认为,盐胁迫下 CDPK 主要通过参与调节气孔开闭、离子通道相关基因的表达来调节植物对盐胁迫的耐受性。目前已经从很多种植物中鉴定出了 CDPK 基因,它能解码和翻译钙浓度升高信号,从而提高蛋白激酶活性并调控下游信号元件^[51]。研究表明,拟南芥质膜上的 CDPK6 过量表达,能够激活胁迫响应相关基因的表达从而增强植株的耐盐性^[52]。CDPK 还能通过诱导活性氧 (ROS) 清除基因的表达、抑制还原性辅酶 (NADPH) 氧化酶的表达来调节活性氧的平衡,从而在抗氧化胁迫响应中起作用,提高植物的耐盐性^[53]。

2.3.4 磷脂信号通路 盐胁迫下,细胞膜不仅能将胁迫信号由胞外传递至胞内,其本身也能作为前体参与第二信使的合成而参与磷脂信号通路,这些第二信使主要由磷脂酶 C (PLC) 和磷脂酶 D (PLD) 催化产生。PLC 能催化形成第二信使 IP₃,触发 Ca^{2+} 的释放,这些 Ca^{2+} 信号被感受器感知后参与 ABA 调节气孔运动、盐胁迫相关基因的表达^[54]。而 PLD 则参与响应盐胁迫的蛋白激酶信号转导。研究表明,盐胁迫下,PLD α 1 被激活产生的 PA 与盐信号靶蛋白 MAPK6 结合,使其活性增加,促使 SOS1 磷酸化,增加 Na^+ 外排,提高植物耐盐性^[55]。

3 主要耐盐相关基因研究

3.1 渗透调节相关基因

在高渗透胁迫环境下,起重要作用的渗透感知通路是高渗透性甘油促分裂原活化蛋白激酶通路,它可以激活一系列应答反应,其中起重要作用的是跨膜组氨酸激酶 SLN1^[56]。

盐胁迫诱导 ABA 积累,激活 C-重复结合因子 (CBFs) 的表达,又通过 C-重复/脱水响应 (DRE/CRT) 顺式元件反馈调节晚期胚胎丰富蛋白/冷响应 (LEA/COR) 基因表达;盐胁迫激活钙离子通道,此信号通道受 CDPK 正调控,ABI1/ABI2、CaMs、钙调素蛋白激酶 (SCaBP5-PKS3) 负调控,调控位于下游的 MYC/MYB、bZIP 等转录因子,继而调控下游目标基因的表达,诱导植物产生抗性。

此后在拟南芥上克隆出了一个组氨酸激酶基因 *HK1*,比对发现,其编码的蛋白在结构上与酵母的 SLN1 具有较高的同源性^[57],推测 HK1 具有感知渗透胁迫功能。丝裂原活化蛋白激酶 (MAPK) 是最重要的也是分离最多的蛋白激酶,参与了盐胁迫信号转导途径,接收外界胁迫信号并传入胞内,影响胞内盐响应蛋白的表达,从而提高耐盐性^[58]。在拟南芥中过量表达 CaMAPK9,能显著提高盐胁迫下的发芽率,根系长度也明显长于对照^[59]。

脯氨酸、甜菜碱、多元醇等在盐胁迫下会大量积累,因此,编码这几种物质的基因成为重要的耐盐相关基因,如脯氨酸合成中的关键限速酶 P5CS,以及甜菜碱合成过程中的关键基因 *BADH*、*CMO*、*mlD* 和 *gutD*。将菜豆 *P5CS1* 和 *P5CS2* 转入拟南芥中,盐胁迫下,这 2 个基因的表达都强于野生型拟南芥,脯氨酸含量显著高于对照,增强了耐盐性^[60]。将 *BADH* 基因转入紫花苜蓿中,发现盐胁迫下野生型植株不能正常生长,而转基因植株的相对电导率和 MDA 含量较低,POD 和 SOD 活性则高于野生型,表明转外源 *BADH* 基因能增强苜蓿的耐盐性^[61]。

3.2 通道蛋白相关基因

高盐浓度可以促使植物产生 2 类大分子蛋白,第 1 类为亲水性蛋白,如水通道蛋白 (AQP) 和胚胎后期发生富集蛋白 (LEA)。水通道蛋白在植物水分转移过程中起重要作用,在逆境胁迫中参与液泡融合以及活性氧的信号传导等^[62]。将番茄中克隆到的水通道蛋白 *SIMIP* 基因转入拟南芥中,盐胁迫下,转基因拟南芥植株生长受抑制程度要低于野生型,同时转基因拟南芥能够通过加大根尖分生区 Na^+ 的外流和 H^+ 、

K⁺的内流,更有效地调节细胞内外离子交换能力,这表明转基因拟南芥具有更强的渗透调节能力^[63]。胚胎后期发生富集蛋白在种子胚胎发育后期表达丰富,且在盐胁迫等逆境下 mRNA 也大量积累。Park 等将甘蓝型油菜中的 *Me-leaN4* 基因导入到生菜中,发现转基因植株有较强的抗盐性,在 100 mmol/L 盐溶液中,转基因植株的平均根长和鲜质量均较野生型有明显提高^[64]。第 2 类为热激蛋白。热激蛋白最早被认为是在热胁迫后受到诱导,通过深入的研究发现它具有分子伴侣功能,受多种生物胁迫诱导^[65-66]。用 300 mmol/L NaCl 溶液处理胡萝卜,叶片中小分子 Hsp17.7 蛋白显著增加,原核表达分析,转入 Hsp17.7 蛋白的大肠杆菌在盐环境中表现更高的存活率,蛋白表达也较强,这些结果表明, Hsp17.7 不仅参与耐热性,也参与耐盐性,且在盐胁迫中表现出分子伴侣的作用^[67]。

3.2.1 盐过度敏感基因 通过筛选 *SOS* 突变体,发现了 *SOS1* ~ *SOS5*^[68]。Liu 等的研究表明,增强 *SOS1* 的表达能在盐胁迫下维持胞内较低浓度的 Na⁺^[69],将互花米草 *SOS1* 转入水稻中,发现增强了日本晴水稻的耐盐性^[70]。*SOS4* 可以催化吡哆醛-5-磷酸的生物合成,而 *SOS4* 对盐的超敏性由控制吡哆醛激酶的基因突变所致^[71];在拟南芥中新克隆出的 *SOS6*,其编码一个纤维素合成类似蛋白^[72],盐胁迫下 *SOS6* 引起活性氧的迅速积累,造成氧化胁迫^[73]。

3.2.2 离子转运蛋白 在盐环境中,植物能将 Na⁺ 从胞质内排到液泡中,减少 Na⁺ 的毒害,这一过程依赖 NHX 完成。到目前为止,已在许多植物中克隆出了 *NHX* 基因,如大豆 *GmNHX1*^[74]、小麦 *TaNHX1* - 2^[75-76]。有报道称,超表达 *AtNHX* 的拟南芥具有耐盐性^[77],此后将绿豆 *VrNHX1* 异源导入拟南芥,显著提高了转基因拟南芥的耐盐性^[78]。此外,研究发现,超表达 *AtNHX1* 促进盐胁迫下番茄细胞中 K⁺ 从地下部向地上部运输,使得液泡中 K⁺ 含量升高,提高了 K⁺/Na⁺,减轻了 Na⁺ 毒害^[79]。

3.2.3 高亲和 K⁺ 转运蛋白 HKT 被证实与植物耐盐性密切相关,主要分为 2 种类型:一种特异运输 Na⁺ 和介导 Na⁺ 吸收^[80],另一种是作为 Na⁺/K⁺ 协同转运蛋白^[81]。研究表明,水稻 HKT1、HKT2 受盐胁迫诱导表达,通过调节 K⁺ 和 Na⁺ 比例来降低 Na⁺ 的浓度^[82];最近的研究表明,沿海生态型拟南芥 *Tsu-1* HKT1 在茎中表达水平较高,从而减少了 Na⁺ 向生殖器官的运输,降低了 Na⁺ 对生殖器官的毒害,使植株具有更强的适应盐环境能力^[83]。

3.3 抗氧化相关基因

盐胁迫的主要危害之一就是由于膜脂过氧化导致的细胞膜透性增大,而 SOD、POD、CAT、GSH 等是植物体内重要的抗氧化保护物质,能抑制清除活性氧。将 *NiGST/GPX* 于烟草中过量表达,其耐盐性得到增强^[84]。

4 提高植物耐盐性的途径

迄今为止,国内外研究报道了许多提高植物耐盐性的途径,主要有耐盐锻炼、生物化学物质诱导耐盐性以及培育耐盐品种等。

4.1 耐盐锻炼

植物在不同的生长发育时期对盐的抵抗力不同。在对植

物进行耐盐锻炼时,以低浓度盐(0.1% NaCl)处理水稻幼苗,可提高水稻的耐盐性,降低 0.3% NaCl 对其生长的抑制^[85]。

4.2 生物化学物质诱导耐盐性

用化学试剂处理种子或者植株,是常用的提高植物耐盐性的途径。研究表明, γ -氨基丁酸^[86]、亚精胺^[87] 浸种后均能提高番茄种子盐胁迫下的萌发,提高番茄幼苗的生长,从而缓解盐胁迫伤害。海藻糖是一种新型的糖类,研究表明,在盐碱条件下,海藻糖能有效提高植物的抗性,缓解番茄幼苗的盐伤害,提高番茄的产量和品质^[88]。外源 NO 能够明显促进盐胁迫下大豆幼苗生长,缓解盐胁迫对大豆幼苗生长的抑制^[89]。

4.3 培育耐盐品种

随着生物技术的不断进步,生物学研究的不断深入,植物组学研究的不断发展,耐盐品种的培育已经从普通的生理生化深入到分子水平。研究者已经可以通过构建耐盐基因载体、修饰植物内部基因等方法进一步改良植株。在蔬菜上,将耐盐植物红树的 DNA 导入辣椒、豇豆、茄子等都获得了耐盐性较强的转化后代^[90]。

4.4 其他途径

嫁接是提高果菜类蔬菜对非生物胁迫抗性的重要手段。最近的研究报道阐述了嫁接黄瓜耐盐性提高的机制,主要是南瓜砧木通过根源过氧化氢信号增强了根系 Na⁺ 的外排能力,并促进盐胁迫早期叶片气孔关闭来适应盐胁迫^[91]。

5 展望

近年来关于植物的耐盐性研究发展迅速,对模式植物的盐胁迫信号转导途径的研究不断加深,对耐盐分子机制的研究也在不断深入,基因敲除和转基因技术的应用推动了人们对耐盐性的深入研究,也为人们培育耐盐作物新品种提供了可能的路径。但是也存在许多问题:(1)盐胁迫信号途径中涉及到的一系列基因、激素的影响,但是在这些信号途径中作用的靶位点还不是很清楚;(2)植物耐盐性是由多基因控制的,因此单个耐盐基因的转基因应用还不能达到满意的效果,多基因的整合效应虽然会大大提高植物的耐盐性,但也为副作用的产生带来可能;(3)耐盐机制的研究主要集中在实验室以及模式植物上,对于特定的作物在自然环境下耐盐性研究相对较少。

随着各种组学研究技术的不断发展,加速了人们对胁迫信号途径的认识,为准确寻找靶基因、靶蛋白提供帮助。今后应该重点关注自然环境条件下作物的耐盐机制,同时关注植物的生长环境,探讨植物与土壤、植物与根际微生物的相互作用,对研究植物耐盐机制也是一个突破,这将为植物抵御逆境胁迫的研究起到推动作用。

参考文献:

- [1] 李建国,濮励杰,朱明,等. 土壤盐渍化研究现状及未来研究热点[J]. 地理学报,2012,67(9):1233-1245.
- [2] Vincent D, Ergul A, Bohlman M C, et al. Proteomic analysis reveals differences between *Vitis vinifera* L. cv. Chardonnay and cv. Cabernet Sauvignon and their responses to water deficit and salinity [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(7):1873-1892.

- [3] 张 昆,李明娜,曹世豪,等. 植物盐胁迫下应激调控分子机制研究进展[J]. 草地学报,2017,25(2):226–235.
- [4] 王佳丽,黄贤金,钟太洋,等. 盐碱地可持续利用研究综述[J]. 地理学报,2011,66(5):673–684.
- [5] 王 娟,黄荣峰. 乙烯调控植物耐盐性的研究进展[J]. 植物生理学报,2015,51(10):1567–1572.
- [6] Deinlein U, Stephan A B, Horie T, et al. Plant salt – tolerance mechanisms[J]. Trends in Plant Science,2014,19(6):371–379.
- [7] 陈 敏,李海云,吕福堂. 植物耐盐性研究进展[J]. 聊城大学学报(自然科学版),2011,24(3):47–50.
- [8] 杨少辉,季 静,王 罡,等. 盐胁迫对植物影响的研究进展[J]. 分子植物育种,2006,4(增刊1):139–142.
- [9] 石 玉,潘媛媛,张 毅,等. 光碳核肥对盐胁迫下黄瓜幼苗生长抑制的缓解效应[J]. 西北农业学报,2017,26(5):752–758.
- [10] 戴伟民,蔡 润,潘俊松,等. 盐胁迫对番茄幼苗生长发育的影响[J]. 上海农业学报,2002,18(1):58–62.
- [11] 赵满兴,贺菲菲,王文强. 不同钠盐胁迫对草木樨和碱茅种子萌发的影响[J]. 黑龙江农业科学,2015(6):109–112.
- [12] Munns R. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses [J]. Plant Cell and Environment,2010,16(1):15–24.
- [13] Royce T E, Rozowsky J S, Gerstein M B. Toward a Universal microarray:prediction of gene expression through nearest – neighbor probe sequence identification[J]. Nucleic Acids Research,2007,35(15):e99.
- [14] Maas E V, Grieve C M. Sodium – induced calcium deficiency in salt – stressed corn[J]. Plant Cell and Environment,2010,10(7):559–564.
- [15] 陈 沁,刘友良. 谷胱甘肽对盐胁迫大麦叶片活性氧清除系统的保护作用[J]. 作物学报,2000,26(3):365–371.
- [16] 李晓雅,赵翠珠,程小军,等. 盐胁迫对亚麻荠幼苗生理生化指标的影响[J]. 西北农业学报,2015,24(4):76–83.
- [17] 冯利波,蒋卫杰,亢秀萍,等. 植物耐盐性机理及基因控制技术研究进展[J]. 农业工程学报,2005,21(增刊):5–9.
- [18] 周 艳,刘慧英,王 松,等. 外源 GSH 对盐胁迫下番茄幼苗生长及抗逆生理指标的影响[J]. 西北植物学报,2016,36(3):515–520.
- [19] Hsu J L, Sung J M. Antioxidant role of glutathione associated with accelerated aging and hydration of triploid watermelon seeds[J]. Physiologia Plantarum,1997,100(4):967–974.
- [20] Läuchli A, Polito V S. Displacement of Ca^{2+} by Na^{+} from the plasmalemma of root cells: A primary response to salt stress? [J]. Plant Physiology,1985,79(1):207–211.
- [21] 戴高兴,彭克勤,皮灿辉. 钙对植物耐盐性的影响[J]. 中国农学通报,2003,19(3):97–101.
- [22] Boughanmi N, Michonneau P, Daghighi D, et al. Adaptation of *Medicago sativa* cv. Gabès to long – term NaCl stress[J]. Journal of Plant Nutrition and soil Science,2005,168(2):262–268.
- [23] Evans M J, Choi W G, Gilroy S, et al. A ROS – assisted calcium wave dependent on the *AtRBOHD* NADPH oxidase and TPC1 cation channel propagates the systemic response to salt stress[J]. Plant Physiology,2016,171(3):1771–1784.
- [24] 束 胜,郭世荣,孙 锦,等. 盐胁迫下植物光合作用的研究进展[J]. 中国蔬菜,2012(18):53–61.
- [25] 刘家栋,翟兴礼,王东平. 植物抗盐机理的研究[J]. 农业与生物技术,2001(1):26–29.
- [26] 利容千,王建波. 植物逆境细胞及生理学[M]. 武汉:武汉大学出版社,2002:1–467.
- [27] Askari H, Edqvist J, Hajheidari M, et al. Effects of salinity levels on proteome of *Suaeda aegyptiaca* leaves[J]. Proteomics,2006,6(8):2542–2554.
- [28] Zhao K, Li J. Effects of salinity on the contents of osmotica of monocotyledonous halophytes and their contribution to osmotic adjustment[J]. Acta Botanica Sinica,1999,41(12):1287–1292.
- [29] 孟繁昊,王 聪,徐寿军. 盐胁迫对植物的影响及植物耐盐机理研究进展[J]. 内蒙古民族大学学报(自然科学版),2014,29(3):315–318.
- [30] Shen Y E, Shen L K, Shen Z X, et al. The potassium transporter *OsHAK2I* functions in the maintenance of ion homeostasis and tolerance to salt stress in rice[J]. Plant Cell and Environment,2015,38(12):2766–2779.
- [31] James R A, Blake C, Byrt C S, et al. Major genes for Na^{+} exclusion, *Nax1* and *Nax2* (wheat *HKT1;4* and *HKT1;5*), decrease Na^{+} accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions[J]. Journal of Experimental Botany,2011,62(8):2939–2947.
- [32] Maathuis F J, Amtmann A N. K^{+} nutrition and Na^{+} toxicity: the basis of cellular $\text{K}^{+}/\text{Na}^{+}$ ratios[J]. Annals of Botany,1999,84(2):123–133.
- [33] Zhang J L, Shi H Z. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance[J]. Photosynthesis Research,2013,115(1):1–22.
- [34] Rodríguez H G, Drew M C. Growth, water relations, and accumulation of organic and inorganic solutes in roots of maize seedlings during salt stress[J]. Plant Physiology,1997,113(3):881–893.
- [35] Zheng Y, Liao C C, Zhao S S, et al. The glycosyltransferase *QUA1* regulates chloroplast – associated calcium signaling during salt and drought stress in arabidopsis[J]. Plant and Cell Physiology,2017,58(2):329–341.
- [36] Qi W C, Zhang L, Xu H B, et al. Physiological and molecular characterization of the enhanced salt tolerance induced by low – dose gamma irradiation in *Arabidopsis* seedlings[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications,2014,450(2):1010–1015.
- [37] Bohnert H J, Jensen R G. Strategies for engineering water – stress tolerance in plants[J]. Trends in Biotechnology,1996,14(3):89–97.
- [38] 范惠玲,刘 秦,白生文,等. 不同生态型芸芥中有机物质对盐胁迫的响应[J]. 中国农学通报,2017,33(3):52–56.
- [39] 尚 娜,李景富,吴明臣. 盐胁迫下番茄幼苗对赤霉素处理的响应[J]. 基因组学与应用生物学,2017(7):2965–2972.
- [40] 白江平,王晓斌,高慧娟,等. 干旱和盐胁迫对马铃薯试管苗亚细胞结构及生理生化指标的影响[J]. 西北植物学报,2016,36(11):2233–2240.
- [41] 江 超. 紫花苜蓿耐盐生理特性及转录组分析[D]. 泰安:山东农业大学,2014:1–60.
- [42] Knight H, Trewavas A J, Knight M R. Calcium signalling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity[J]. The Plant Journal:for Cell and Molecular Biology,1997,12(5):1067–1078.

- [43]王 芳,万书波,孟庆伟,等. Ca^{2+} 在植物盐胁迫响应机制中的调控作用[J]. 生命科学研究,2012,16(4):362–367.
- [44]Shi H Z. Integration of Ca^{2+} in plant drought and salt stress signal transduction pathways[M]//Jenks M A,Hasegawa P M,Jain S M. Advances in molecular breeding toward drought and salt tolerant crops. Berlin:Springer,2007:141–182.
- [45]吴雪霞,陈建林,查丁石,等. 植物耐盐性研究进展[J]. 江西农业学报,2008,20(2):11–13,40.
- [46]陈莎莎,兰海燕. 植物对盐胁迫响应的信号转导途径[J]. 植物生理学报,2011,47(2):119–128.
- [47]Zhu J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress[J]. Current Opinion in Plant Biology,2003,6(5):441–445.
- [48]Chinnusamy V, Zhu J K, Zhu J. Salt stress signaling and mechanisms of plant[J]. Genetic Engineering,2006(27):141–177.
- [49]Leung J,Giraudat J. Absciscic acid signal transduction[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology,1998,49(1):199–222.
- [50]毕影东,刘清醒,郭长虹,等. ABA 与植物耐盐信号转导途径的研究进展[J]. 中国农学通报,2013,29(9):167–171.
- [51]Harmon A C,Gribskov M,Harper J F. CDPKs – a kinase for every Ca^{2+} signal? [J]. Trends in Plant Science,2000,5(4):154–159.
- [52]Xu J,Tian Y S,Peng R H,et al. AtCPK6,a functionally redundant and positive regulator involved in salt/drought stress tolerance in *Arabidopsis*[J]. Planta,2010,231(6):1251–1260.
- [53]Asano T, Hayashi N, Kikuchi S, et al. CDPK – mediated abiotic stress signaling[J]. Plant Signaling and Behavior,2012,7(7):817–821.
- [54]黄 冬,吴 燕. 植物磷脂酶 C 的功能研究进展[J]. 生命科学,2017,29(6):575–581.
- [55]王培培,宋 萍,张 群. 磷脂酶 D 信号转导与植物耐盐研究进展[J]. 生物技术通报,2016,32(10):58–65.
- [56]Krantz M,Ahmadpour D,Ottosson L,et al. Robustness and fragility in the yeast high osmolarity glycerol (HOG) signal – transduction pathway[J]. Molecular Systems Biology,2009,5(1):281–287.
- [57]Urao T,Yakubov B,Satoh R,et al. A transmembrane hybrid – type histidine kinase in *Arabidopsis* functions as an osmosensor[J]. Plant Cell,1999,11(9):1743–1754.
- [58]Miransari M,Rangbar B,Khajeh K,et al. Salt stress and MAPK signaling in plants[M]. New York:Springer,2013:157–173.
- [59]林金辉,党峰峰,陈建鸿,等. *CaMAPK9* 过表达可显著提高拟南芥耐盐水平[J]. 农业生物技术学报,2017,25(10):1612–1621.
- [60]Chen J B, Yang J W, Zhang Z Y, et al. Two P5CS genes from common bean exhibiting different tolerance to salt stress in transgenic *Arabidopsis*[J]. Journal of Genetics,2013,92(3):461–469.
- [61]Liu Z H,Zhang H M,Li G L,et al. Enhancement of salt tolerance in alfalfa transformed with the gene encoding for betaine aldehyde dehydrogenase[J]. Euphytica,2011,178(3):363–372.
- [62]师恭曜,王玉美,华金平. 水通道蛋白与高等植物的耐盐性[J]. 中国农业科技导报,2012,14(4):31–38.
- [63]徐 娜. 番茄 *SLMIP* 基因的克隆与耐盐性分析[D]. 北京:中国农业科学院,2013:1–60.
- [64]Park B J,Liu Z,Kanno A,et al. Increased tolerance to salt – and water – deficit stress in transgenic lettuce (*Lactuca sativa* L.) by constitutive expression of LEA[J]. Plant Growth Regulation,2005,45(2):165–171.
- [65]Can V T. 柞果小分子热激蛋白基因的克隆及其逆境胁迫下的功能分析[D]. 南宁:广西大学,2015:1–97.
- [66]Sun X,Sun C,Li Z,et al. AsHSP17,a creeping bentgrass small heat shock protein modulates plant photosynthesis and ABA – dependent and independent signalling to attenuate plant response to abiotic stress[J]. Plant Cell and Environment,2016,39(6):1320–1337.
- [67]Song N H,Ahn Y J. DcHsp17.7,a small heat shock protein in carrot,is tissue – specifically expressed under salt stress and confers tolerance to salinity[J]. New Biotechnology,2011,28(6):698–704.
- [68]Shi H Z,Kim Y,Guo Y,et al. The arabidopsis SOS5 locus encodes a putative cell surface adhesion protein and is required for normal cell expansion[J]. Plant Cell,2003,15(1):19–32.
- [69]Liu M,Wang T Z,Zhang W H. Sodium extrusion associated with enhanced expression of *SOS1* underlies different salt tolerance between *Medicago falcata* and *Medicago truncatula* seedlings[J]. Environmental and Experimental Botany,2015,110:46–55.
- [70]张 莹. 互花米草 *SOS1* 基因和 *HKT1* 基因的克隆及耐盐转基因水稻研究[D]. 烟台:烟台大学,2012.
- [71]吴 剑,宋宝安,胡德禹,等. 植物耐盐性的信号转导途径及相关基因研究进展[J]. 山地农业生物学报,2011,30(5):443–447.
- [72]Zhu J H,Byeongha L,Dellinger M,et al. A cellulose synthase – like protein is required for osmotic stress tolerance in *Arabidopsis*[J]. Plant Journal for Cell and Molecular Biology,2010,63(1):128–140.
- [73]马风勇,石晓霞,许 兴,等. 拟南芥 *SOS* 基因家族与植物耐盐性研究进展[J]. 中国农学通报,2013,29(21):121–125.
- [74]Li W Y F,Wong F L,Tsai S N,et al. Tonoplast – located *GmCLCI* and *GmNHX1* from soybean enhance NaCl tolerance in transgenic bright yellow (BY) – 2 cells[J]. Plant Cell and Environment,2006,29(6):1122–1137.
- [75]Brini F,Gaxiola R A,Berkowitz G A,et al. Cloning and characterization of a wheat vacuolar cation/proton antiporter and pyrophosphatase proton pump [J]. Plant Physiology and Biochemistry,2005,43(4):347–354.
- [76]Yu J N,Huang J,Wang Z N,et al. An Na^+/H^+ antiporter gene from wheat plays an important role in stress tolerance[J]. Journal of Biosciences,2007,32(6):1153–1161.
- [77]Gaxiola R A,Rao R,Sherman A,et al. The *Arabidopsis thaliana* proton transporters, AtNhx1 and Avp1, can function in cation detoxification in yeast[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,1999,96(4):1480–1485.
- [78]Mishra S,Alavilli H, Lee B, et al. Cloning and functional characterization of a vacuolar Na^+/H^+ antiporter gene from mungbean (*VrNHX1*) and its ectopic expression enhanced salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. PLoS One,2014,9(10):1–14.
- [79]Rodríguez – Rosales M P,Venema K. Overexpression of the tomato K^+/H^+ antiporter *LeNHX2* confers salt tolerance by improving potassium compartmentalization [J]. New Phytologist,2008,179(2):366–377.

李菁乔, 张文静, 秦运琦, 等. 铬在土壤中环境行为及修复研究进展[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(12): 36–42.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.12.007

铬在土壤中环境行为及修复研究进展

李菁乔¹, 张文静¹, 秦运琦¹, 王珩安², 范 宁³

(1. 吉林大学地下水资源与环境教育部重点实验室/吉林大学环境与资源学院, 吉林长春 130021;

2. 东北师范大学附属中学, 吉林长春 130022; 3. 山东省淄博市水文局, 山东淄博 255000)

摘要:重金属铬(Cr)对人体健康造成极大危害,Cr 污染土壤修复技术研究对于改善土壤及地下水土环境有重大意义。本文介绍重金属 Cr 在土壤中的环境行为及其影响因素,揭示 Cr 在土壤中的环境行为主要包括吸附、迁移、氧化还原和沉淀溶解等。影响重金属 Cr 在土壤中环境行为的因素主要为土壤 pH 值、土壤氧化还原电位(Eh 值)、土壤类型及土壤有机质。结合近期研究热点,探究胶体与 Cr 在协同作用下的迁移机制。在此分析基础上,总结了国内外已有 Cr 污染土壤的最新修复研究进展并分析其适用性。目前 Cr 污染土壤修复技术日益丰富,修复材料趋于对环境友好且多样化,但由于大多数修复技术研究停留于试验阶段,对于实际场地中土壤环境的复杂性和多变性,Cr 污染土壤修复技术遴选及其应用还需进一步探讨。

关键词:铬污染土壤;胶体;环境行为;修复方法

中图分类号: X53 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)12-0036-07

土壤中铬(Cr)污染修复技术已有很多报道,其主要修复思路分为 2 种:(1)改变 Cr 在土壤中的形态,降低其在土壤中的迁移性。(2)通过相关技术将土壤中的 Cr 彻底清除。这 2 种修复思路所发展成的主要修复技术包括固化/稳定化修复技术^[1]、电动修复技术^[2]、化学还原修复技术^[3]、化学淋洗修复技术^[4]、植物修复技术^[5]、微生物修复技术^[6]等。由于土壤 Cr 污染不仅对农作物及人体产生危害,还易引发地下

水污染,因此近年来国内外众多学者对于研究土壤中 Cr 修复技术愈加重视。

本文在国内外大量相关研究的基础上,总结了土壤 Cr 污染修复进展以及现阶段研究热点,通过对土壤中 Cr 环境行为研究,分析了各种修复方法机制及适用性,并结合笔者所在课题组的研究方向,简析了胶体与土壤污染物 Cr 在协同作用下的迁移机制,为土壤 Cr 污染修复技术提供新的参考思路 and 依据。

1 Cr 在土壤中的环境行为

1.1 Cr 污染现状

土壤中 Cr 污染的主要来源包括 Cr 盐工厂排放 Cr 渣以及堆积场地中 Cr 渣积累,此外制革业、印染业、大气沉降等重金属污染物质排放等也可以导致土壤中的 Cr 污染^[7]。2014

收稿日期:2019-03-08

基金项目:国家自然科学基金(编号:41472215)。

作者简介:李菁乔(1994—),女,辽宁鞍山人,硕士研究生,研究方向为污染水文地质。E-mail:779382693@qq.com。

通信作者:张文静,博士,教授,博士生导师,研究方向为污染水文地质。E-mail:zhangwenjing80@hotmail.com。

[80] Wang Q, Guan C, Wang P, et al. *AtHKT1;1* and *AtHAK5* mediate low-affinity Na⁺ uptake in *Arabidopsis thaliana* under mild salt stress[J]. *Plant Growth Regulation*, 2015, 75(3): 615–623.

[81] Zhang J L, Flowers T J, Wang S M. Mechanisms of sodium uptake by roots of higher plants[J]. *Plant and Soil*, 2009, 326(1/2): 45–60.

[82] Kader M A, Seidel T, Gollack D, et al. Expressions of *OsHKT1*, *OsHKT2*, and *OsVHA* are differentially regulated under NaCl stress in salt-sensitive and salt-tolerant rice (*Oryza sativa* L.) cultivars[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(15): 4257–4268.

[83] An D, Chen J G, Gao Y Q, et al. *AtHKT1* drives adaptation of *Arabidopsis thaliana* to salinity by reducing floral sodium content[J]. *PLoS Genetics*, 2017, 13(10): e1007086.

[84] Roxas V P, Lodhi S A, Garrett D K, et al. Stress tolerance in transgenic tobacco seedlings that overexpress glutathione S-transferase/glutathione peroxidase[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2000, 41(11): 1229–1234.

[85] 刘晓忠, 王志霞, 李建坤. 低盐锻炼提高水稻幼苗耐盐性及其与

活性氧毒害的关系[J]. *中国水稻科学*, 1997, 11(1): 33–38.

[86] 罗黄颖, 杨丽文, 高洪波, 等. γ -氨基酸浸种对番茄种子及幼苗耐盐性调节的生理机制[J]. *西北植物学报*, 2011, 31(11): 2235–2242.

[87] 胡晓辉, 邹志荣, 杨振超, 等. Spd 诱导 NaCl 胁迫下番茄种子萌发和幼苗耐盐性效应研究[J]. *北方园艺*, 2009(10): 5–8.

[88] 杨 瑾, 廉 华, 王彦宏, 等. 外源海藻糖对 NaCl 胁迫下番茄幼苗生理指标的影响[J]. *河南农业科学*, 2009, 38(12): 97–100.

[89] 马 光. 外源一氧化氮对盐胁迫下大豆幼苗生理指标的影响[J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(7): 96–97.

[90] 林栖凤, 邓用川, 李冠一. 外源 DNA 导入辣椒、番茄、茄子培育耐盐植株的研究[C]//中国生物化学与分子生物学会农业生物化学与分子生物学会第八次学术研讨会论文集, 2008: 32–35.

[91] Niu M L, Huang Y, Sun S T, et al. Root respiratory burst oxidase homologue-dependent H₂O₂ production confers salt tolerance on a grafted cucumber by controlling Na⁺ exclusion and stomatal closure[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(14): 3465–3476.