

宋 丽,刘喜平,仲 杰,等. 棉花耐盐机理与盐害防御研究进展[J]. 江苏农业科学,2020,48(16):48-51.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.16.008

棉花耐盐机理与盐害防御研究进展

宋 丽¹,刘喜平¹,仲 杰¹,李成奇²

(1. 黄淮学院生物与食品工程学院,河南驻马店 463000; 2. 运城学院生命科学系,山西运城 044000)

摘要:简要介绍了盐胁迫对棉花生长发育的影响,综述了离子渗透调节、离子区域化分布、分子机制和抗氧化系统调节等方面棉花的耐盐机理,总结了耐盐品种培育、种子处理和利用施肥提高棉花耐盐性等方面棉花盐害防御的有效途径。在棉花耐盐种质资源的研究和创新、采取综合措施提高棉花耐盐性、深入开展棉花耐盐机理研究方面进行了展望。

关键词:棉花;耐盐机理;防御途径;展望

中图分类号: S562.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2020)16-0048-04

棉花是重要的经济和纤维作物,也是盐渍地的先锋作物。随着我国人口数量不断增加,耕地面积逐年减少,粮棉争地矛盾日益凸显,棉花生产受到严重影响,而面积广阔的盐碱地为棉花生产提供了巨大的生产种植空间。培育棉花耐盐品种,将棉花种植引向盐碱荒地,既能保证棉花生产,又能有效解决粮棉争地矛盾,推动我国农业的可持续发展。

收稿日期:2019-07-30

基金项目:河南省科技攻关项目(编号:172102410086);驻马店市科技攻关项目(编号:17134)。

作者简介:宋 丽(1977—),女,河南杞县人,博士,副教授,主要从事棉花分子育种方面的研究。Tel:(0396)2853022;E-mail:songlils@sohu.com。

通信作者:李成奇,博士,教授,主要从事棉花遗传育种方面的研究。E-mail:lichq2010@126.com。

1 盐胁迫对棉花生长发育的影响

棉花是耐盐性较强的作物,对盐胁迫具有一定的适应性和调节能力^[1]。当土壤盐分含量低于0.2%时有利于棉花出苗和生长,提高产量和品质^[2];但当土壤盐分高于0.2%时,棉株体将产生离子毒害和渗透胁迫,并且盐分浓度越高,伤害越大^[3-5]。盐胁迫抑制棉花根和地上部的生长,地上部较地下部对盐更敏感^[6]。盐胁迫导致棉花侧根数及其长度下降,叶面皱褶且面积减小,茎部纤弱,地上部和地下部的鲜物质量下降^[7-8]。刘伟等通过NaCl水培胁迫下棉花苗期研究试验发现,盐胁迫影响棉花幼苗的高度生长、幼苗根系生长、地上地下干物质积累,其影响程度随盐胁迫浓度的增加而逐渐增大^[9]。张景略等研究发现,棉花在苗期受盐分

[72] Hirabayashi H, Sasaki K, Kambe T, et al. *qEMF3*, a novel QTL for the early-morning flowering trait from wild rice, *Oryza officinalis*, to mitigate heat stress damage at flowering in rice, *O. sativa* [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(5):1227-1236.

[73] 栗茂腾,蔡得田,黄利民,等. 闭颖授粉水稻 CL01 的抗逆性及其相适应的生理特点[J]. 作物学报, 2002, 28(4):541-545.

[74] Koike S, Yamaguchi T, Ohmori S, et al. Cleistogamy decreases the effect of high temperature stress at flowering in rice [J]. Plant Production Science, 2015, 18(2):111-117.

[75] 盛 婧,陈留根,朱普平,等. 不同水稻品种抽穗期对高温的响应及避热的调控措施[J]. 江苏农业学报, 2006, 22(4):325-330.

[76] 宋忠华,庞 冰,刘厚敦,等. 灌水深度对杂交稻生产中高温危害的缓解效果初探[J]. 杂交水稻, 2006, 21(2):72-73.

[77] 段 骅,俞正华,徐云姬,等. 灌溉方式对减轻水稻高温危害的

作用[J]. 作物学报, 2012, 38(1):107-120.

[78] 王 玲,黄世文,王全永,等. 植物生长素对水稻叶片衰老及抗氧化酶活性的影响[J]. 浙江农业科学, 2008(3):310-313.

[79] Huang Y M, Zeng X C, Cao H P. Hormonal regulation of floret closure of rice (*Oryza sativa*) [J]. PLoS One, 2018, 13(6):e198828.

[80] Shah F, Huang J, Cui K, et al. Impact of high-temperature stress on rice plant and its traits related to tolerance [J]. Journal of Agricultural Science, 2011, 149(5):545-556.

[81] 吴晨阳,陈 丹,罗海伟,等. 外源硅对花期高温胁迫下杂交水稻授粉结实特性的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(11):3113-3122.

[82] Chhun T, Aya K, Asano K, et al. Gibberellin regulates pollen viability and pollen tube growth in rice [J]. The Plant Cell, 2007, 19(12):3876-3888.

胁迫后其株高比正常植株矮了 $3.0 \sim 3.4 \text{ cm}$ ^[10]。李军湘研究报道,棉花各个生育期的株高都随着盐分浓度增加而降低^[11]。姚杏安等也发现,棉花株高与土壤盐分呈极显著负相关关系^[12]。高盐胁迫严重影响棉花的呼吸、光合作用,阻碍棉花对氮肥、磷肥的吸收,叶片的氮含量减少^[13];叶子早熟或早衰,黄叶数增加以及种子产量下降^[14]。Ashraf 等研究表明,与敏盐品种相比,耐盐品种的轧棉率低,但皮棉产量、纤维长度、纤维成熟度和纤维强度高^[15]。

2 棉花耐盐机理研究进展

土壤中的盐分最先影响植物根系的细胞质膜,造成其组分、稳定性和选择透性等方面的变化,盐胁迫对细胞质膜造成稳定性的直接的原初盐害^[16],原初盐害引起次生盐害。次生盐害是由于过多的盐离子使土壤溶液维持较低的渗透势,植株因此得不到足够的水分而产生渗透胁迫,土壤中的盐离子产生竞争效应,抑制植物对其他离子的吸收而造成盐分失衡。棉花耐盐机理迄今为止研究较多,可归结为离子渗透调节、离子区域化分布、分子机制与抗氧化系统调节。

2.1 离子渗透调节

当植物体受到盐胁迫时,其外界渗透势较低,为使水分正常供应,细胞通常会积累某些可溶性物质来避免伤害。棉株为适应外界盐胁迫引起棉花体内细胞的水分亏缺,吸收大量无机盐,并把大部分的盐离子积累到液泡中,以此来降低细胞水势^[17];或合成和积累一些脯氨酸、葡萄糖和氨基酸等小分子有机物提高植物细胞的渗透压,降低细胞水势^[18-19]。

2.2 离子区域化分布

盐胁迫条件下植物体内的无机离子含量发生变化。棉花植株体内的 Ca^{2+} 、 Na^{+} 、 Cl^{-} 含量随土壤盐分浓度的增大而递增,根茎木质部及叶片的 Na^{+} 含量随土壤盐度的增大而迅速上升,尤以叶片中含量最高^[20]。王汐妍等利用水培法研究 NaCl 胁迫对耐盐性不同的 2 个耐盐性陆地棉的影响发现,棉花根系能截留部分 Na^{+} ,且在盐胁迫下,耐盐品系幼苗比盐敏感品系能保持相对较高的 K^{+} 含量,在高盐条件下,耐盐植株能使体内的 K^{+} 含量维持在较高水平,减缓由细胞内 Na^{+} 迅速增加导致的细胞渗透压失衡^[21]。同时许多研究也表明耐盐品种根系具有一定的储蓄 Na^{+} 的作用,体内的 $\text{K}^{+}/\text{Na}^{+}$ 显著高于耐盐性较弱的品种^[22-23]。另外,棉花根部的 K^{+} 向地上

部选择性运输可以维持叶片中较高的 $\text{K}^{+}/\text{Na}^{+}$,选择性运输是棉花耐盐性的一个重要特性^[22]。

2.3 分子机制

盐胁迫下,质膜和液泡膜的 ATP 酶/ H^{+} 泵将会逆向转运质子驱动,通过 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 逆向转运蛋白将细胞质中的 Na^{+} 泵入液泡,缓解盐胁迫造成的危害^[24]。棉花中编码 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 逆向转运蛋白的 *SOS1* 基因能有效调节 Na^{+} 外排,保持 Na^{+} 和 K^{+} 稳定,有助于提高棉花耐盐性^[25]。棉花的耐盐性强弱因基因型而异,基因型间的耐盐性差异与丙二醛、脯氨酸、可溶性糖、类胡萝卜素含量和保护酶活性以及盐离子在叶片中累积量的差异有关^[26]。逆境胁迫会激活植物的转录因子,转录因子结合到应答基因的顺式作用元件后可以启动应答基因的表达,调控并减轻逆境胁迫对植物的伤害^[27]。李春贺等进行了 miRNA 基因芯片杂交试验,发现 miRNAs 参与植物逆境条件下的信号传导,可能对棉花耐盐机制有重要作用^[28]。许菲菲等对棉花 miRNAs 的 KEGG 分析发现,抗原加工过程是耐盐品系显著富集的信号通路,而生物碱合成途径是盐敏感品系显著富集的信号通路^[29]。

2.4 抗氧化系统调节

盐胁迫引起植物细胞内 Na^{+} 过量积累,导致活性氧大量产生,破坏了清除系统的动态平衡,与此同时,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CTA)、过氧化物酶(POD)、谷胱甘肽还原酶(GR)、抗坏血酸(AsA)等活性在一定程度上也发生着变化,以维持细胞结构稳定^[24]。植物体内 SOD、POD、AsA 等清除活性氧的酶系和抗氧化物质协同作用共同抵抗盐胁迫诱导产生的氧化伤害,而单一的抗氧化酶不足以防御这种氧化胁迫^[30]。李向前等通过对棉花耐盐性品种在氧化剂甲基紫精(MV)和 NaCl 胁迫下的生理应答研究发现,棉花抗氧化能力的高低能够影响品种的耐盐性^[31]。辛承松等研究发现,当土壤含 NaCl 浓度在 0.4% 以下时,棉叶 SOD 和 POD 活性随含盐量增加而逐渐升高,当含 NaCl 浓度在 0.4% 以上时,SOD 和 POD 活性迅速下降,土壤中 NaCl 含量为 0.4% 是这 2 种酶活性的变化转折点^[32]。李付广等研究发现,盐胁迫下耐盐品种种子叶中的 SOD 和 POD 活性接近对照,不耐盐品种则持续降低^[33];也有研究发现,盐胁迫下耐盐品种叶片的膜脂过氧化清除系统活性大幅度上升,POD 活性增加 38% ~ 72%,SOD 活性变化不大,GR 活性增加

55% ~ 101%, 而不耐盐品种这些指标不变或下降^[34]。

3 棉花盐害防御的有效途径

3.1 培育耐盐品种

收集、鉴定抗盐亲本材料,选用抗盐材料作为母本、丰产优质材料作为父本,采用杂交、复合杂交、回交、远缘杂交等手段,培育和创造抗盐性强的新材料、新物种,能从根本途径上抵御棉花盐害伤害。沈法富等采用 Hayman 的方法进行试验,结果表明耐盐和敏盐品种的一般配合力效应差异达极显著水平,耐盐与敏盐品种杂交为棉花耐盐育种的最佳组合^[35]。辛承松等以双价抗虫棉品种 SGK321 和普通陆地棉品种 SY321 为材料,进行不同盐分含量的沙培和土培试验,结果表明选用耐盐性强的亲本并注重耐盐性选择是培育耐盐棉花品种的有效途径^[36]。应用分子育种及转基因技术,为棉花防御盐害、培育抗盐品种提供更广阔的途径。通过花粉管通道将外源 DNA 导入棉花,改变棉花的遗传基础,结合抗性筛选培育出高耐盐的棉花种质系。于元杰等将罗布麻 DNA 导入鲁棉 6 号后,后代的抗枯萎病、抗盐性都有所提高,D3 代筛选到能够在含盐量 0.6% 的土壤中生长的种质系,进而培育出稳定的抗盐品系^[37]。

3.2 种子处理

播种前,将种子用不同盐浓度溶液处理,可提高棉花耐盐性^[38]。经适宜盐浓度处理的棉株,其叶片中自由水与束缚水比例发生变化,棉株内部束缚水与自由水比例增加,使棉株的抗盐力提高。盐胁迫条件下,利用适宜浓度范围的缩节胺、腐胺 2-氯-6-(三氯甲基)吡啶、CaCl₂ 浸种可以提高棉种发芽率、发芽势,缩短平均发芽时间,提高效率^[39-41]。适当浓度的浸种溶液和一定的浸种时间,可有效缓解盐胁迫对棉花幼苗的伤害,提高棉花保护酶系统活性,改善棉苗体内水分状况,增强棉花幼苗的耐盐性^[32,42]。

3.3 利用施肥提高棉花的耐盐性

在盐渍土壤中适当施肥,可以改善棉花的矿质营养,提高其耐盐力^[43]。盐渍土壤对棉花吸收大量矿质元素有一定的影响,生长在盐渍土壤中的棉花往往缺磷,造成硝酸盐还原和蛋白质合成能力降低,产生盐害。如能及时补施磷肥,则可以提高其抗盐性。磷能够提高细胞结构成分的水合度,提高细胞保

持胶体-束缚水的能力,增加原生质的黏度与弹性,同时还可降低蒸腾作用,增加根系发育速度和强度。因此,磷肥能有效提高棉花等作物的耐盐能力。

4 展望

棉花作为我国主要的经济作物之一,被视为开发利用盐碱地的先锋作物。因此,提高棉花的耐盐性,增加盐胁迫条件下棉花的品质和产量,是长久以来人们一直关注的重点。

4.1 棉花耐盐种质资源的研究和创新

陆地棉是世界上种植面积最大的栽培棉种。陆地棉以外的其他栽培种、棉属的许多野生种以及陆地棉的远缘野生种系等材料具有丰富的遗传多样性和突出的抗逆性,含有许多耐盐基因^[44]。因此,对收集到的各类棉花材料进行鉴定分析尤为重要。此外,还应通过品种间杂交、远缘杂交、体细胞杂交、无性系变异、外源基因导入、基因编辑等手段,创造新的种质资源,从中筛选优良材料,培育具有生产应用价值的棉花耐盐材料。

4.2 采取综合措施提高棉花耐盐性

棉花的耐盐性不仅受到棉花本身遗传因素、生理生化特性的控制,还受外界环境条件、栽培耕作措施的影响,且它们之间又相互影响、相互作用。因此,要提高棉花耐盐性,不但要对各影响因素进行深入探讨,还要对它们进行综合研究,把品种培育、种子处理、水肥运用及其他农艺措施有机组装配套,形成完整的配套技术,才能取得明显效果。

4.3 深入开展棉花耐盐机理研究

阐明棉花耐盐机理是提高与调控棉花耐盐性的基础。虽然多年来国内外对其进行了大量研究,但目前为止,人们对棉花耐盐的机理还存在着不同的看法和争论。各方面研究仍存在很大的不足,多数结论尚未被确证或者不够深入。因此,有必要对棉花耐盐机理在细胞、亚细胞、分子等各个层面开展深入研究,形成完整的研究体系。根据现代科学技术的发展和生产应用的需要,棉花耐盐性的分子机理应是今后的研究重点。

参考文献:

- [1] 陈国安. 钠对棉花生长及钾钠吸收的影响[J]. 土壤, 1992, 24 (4): 201 - 204.
- [2] 蒋玉蓉, 吕有军, 祝水金. 棉花耐盐机理与盐害控制研究进展[J]. 棉花学报, 2006, 18(4): 248 - 254.
- [3] 辛承松, 董合忠, 唐 薇, 等. 棉花盐害与耐盐性的生理和分子机

- 理研究进展[J]. 棉花学报,2005,17(5):309-313.
- [4]贾玉珍,朱禧月,唐予迪,等. 棉花出苗及苗期耐盐性指标的研究[J]. 河南农业大学学报,1987,21(1):30-41.
- [5]刘剑光,肖松华,吴巧娟,等. 盐胁迫对棉花出苗及其成苗的效应[J]. 江西农业学报,2011,23(11):53-55,58.
- [6]Brugnoli E, Bjorkman O. Growth of cotton under continuous salinity stress - influence on allocation pattern, stomatal and nonstomatal components of photo-synthesis and dissipation of excess light energy[J]. Planta,1992,187(3):335-347.
- [7]Zhong H, Läuchli A. Changes in cell wall composition and polymer size in primary roots of cotton seedlings under high salinity[J]. Journal of Experimental Botany,1993,44(261):773-778.
- [8]Qadir M, Shams M. Some agronomic and physiological aspects of salt tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Journal of Agronomy and Crop Science,1997,179(2):101-106.
- [9]刘 伟,张海娜,钱玉源,等. NaCl 水培胁迫下棉花苗期耐盐指标筛选与分析[J]. 河北农业科学,2017,21(3):30-34.
- [10]张景略,贾玉珍,王瑞新,等. 土壤盐分与棉花生长发育关系的研究[J]. 河南农学院学报,1984,3(1):38-43.
- [11]李军湘. 不同土壤盐分对膜下滴灌棉花生长发育影响的研究[J]. 新疆农业科技,2012(6):34-35.
- [12]姚杏安,臧 波,吴大伟. 土壤含盐量对土壤某些物理性质及棉花产量的影响[J]. 科技创新导报,2007,17(36):79-81.
- [13]Ahmad S, Khan N, Iqbal M Z, et al. Salt tolerance of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Asian Journal of Plant Sciences, 2002,1(6):715-719.
- [14]Rasulova V A. Dynamics of mineral element accumulation in developing cotton seeds with salinity and a pre-sowing calcium application[J]. Uzbekskii Biologicheskii Zhurnal,1986(2):19-23.
- [15]Ashraf M, Ahmad S. Influences of sodium chloride on ion accumulation, yield components, and fibre characteristics in salt-tolerant and salt-sensitive lines of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Field Crops Research,2000,66(2):115-127.
- [16]董合忠,李维江,王留明,等. 陆地棉不同品种苗期对 NaCl 胁迫的生理反应[J]. 莱阳农学院学报,1997,14(2):9-13.
- [17]刘 伟,崔淑芳,张海娜,等. 棉花对盐胁迫的响应机制及缓解措施的研究进展[J]. 农学学报,2015,5(11):10-16.
- [18]Zhao K, Munns R, King R W. Absciscic acid levels in NaCl-stressed barley, cotton and saltbush[J]. Australian Journal of Plant Physiology,1991,18(1):17-24.
- [19]董合忠,郭庆正,李维江,等. 棉花抗逆栽培[M]. 济南:山东科学技术出版社,1997:65-90.
- [20]龚 江,吕 宁,茹思博,等. 滴灌条件下盐分对棉花养分及离子吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2009,15(3):670-676.
- [21]王汐妍,裴波音,刘玉姣,等. 盐胁迫对不同耐盐性棉花幼苗生长与生理及无机离子器官分布的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2017,43(3):273-280.
- [22]孙小芳,刘友良. NaCl 胁迫下棉花体内 Na^+ 、 K^+ 分布与耐盐性[J]. 西北植物学报,2000,20(6):1027-1033.
- [23]Nawaz A, Ahmad A, Qureshi R H. Salt tolerance of cotton[C]//Ahmad R, San Pietro A. Prospects of biosaline research. Sind, Pakistan:Karachi University,1986:258-291.
- [24]中国农业科学院棉花研究所. 中国棉花栽培学[M]. 上海:上海科学技术出版社,2013.
- [25]Che B, Cheng C, Fang J, et al. The recetohalophyte tamarix *TrSOS1* gene confers enhanced salt tolerance to transgenic hairy root composite cotton seedlings exhibiting virus-induced gene silencing of *GhSOS1* [J]. International Journal of Molecular Sciences,2019,20(12):2930.
- [26]辛承松,罗 振,吴振美. 抗虫棉不同类型品种苗期耐盐理化特性差异研究[J]. 棉花学报,2012,24(5):406-413.
- [27]朱冬梅,贾 媛,崔继哲,等. 植物对盐胁迫应答的转录因子及其生物学特性[J]. 生物技术通报,2010(4):16-21.
- [28]李春贺,阴祖军,刘玉栋,等. 盐胁迫条件下不同耐盐棉花 miRNA 差异表达研究[J]. 山东农业科学,2009(7):12-17.
- [29]许菲菲,彭 振,龚文芳,等. 棉花盐胁迫下叶片 miRNAs 的鉴定与分析[J]. 棉花学报,2014,26(5):377-386.
- [30]郑国琦,许 兴,徐兆桢. 耐盐分胁迫的生物学机理及其基因工程研究进展[J]. 宁夏大学学报(自然科学版),2002,23(1):79-85.
- [31]李向前,鲍 乾,王 艳,等. 棉花两品种耐盐性与抗氧化能力的相关性[J]. 植物生理学通讯,2010,46(11):1129-1134.
- [32]辛承松,唐 薇,王洪征,等. 鲁棉 14 幼苗生长对氯化钠胁迫的反应及微量元素、激素处理的效应[J]. 棉花学报,2002,14(2):108-112.
- [33]李付广,李凤莲,李秀兰. 盐胁迫对棉花幼苗保护酶系统活性的影响[J]. 河北农业大学学报,1994,17(3):52-56.
- [34]Gossett D R, Millhollon E P, Lucas M C. Antioxidant response to NaCl stress in salt-tolerant and salt-sensitive cultivar of cotton [J]. Crop Science,1994,34(3):706-714.
- [35]沈法富,于元杰,刘凤珍,等. 棉花耐盐性的双列杂交分析[J]. 云南大学学报(自然科学),1999,27(1):166.
- [36]辛承松,董合忠,孔祥强,等. 棉花不同类型品种苗期耐盐性差异研究[J]. 中国农学通报,2011,27(5):180-185.
- [37]于元杰,尹承偕,马 骏,等. 异科外源 DNA 导入陆地棉引起性状变异初报[J]. 山东农业大学学报,1991,22(4):335-340.
- [38]王宣山,吴国荣,季爱民,等. 苏北盐碱地植棉高产栽培技术[J]. 江西棉花,2010,32(6):50-51.
- [39]陶 瑞,刘 涛,褚贵新. 盐分胁迫下 2-氯-6-(三氯甲基)吡啶浸种对棉种发芽及其生理特性的影响[J]. 棉花学报,2013,25(5):426-431.
- [40]刘天雄,陈进红,何秋玲,等. 腐胺引发对 2 个转基因抗虫杂交棉耐盐性的影响[J]. 棉花学报,2013,25(5):446-452.
- [41]朱 伟,房卫平,谢德意,等. CaCl_2 对盐胁迫下棉花幼苗生长和生理特性的影响[J]. 河南农业科学,2014,4(6):35-38.
- [42]郑青松,刘友良. DPC 浸种提高棉苗耐盐性的作用和机理[J]. 棉花学报,2001,13(5):278-282.
- [43]赵可夫,王韶唐. 作物抗性生理[M]. 北京:农业出版社,1990.
- [44]梁理民,王增信,刘有良,等. 棉花种间杂交新品系及新种质的育成[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2003,31(5):9-12.