

侯丽媛,董艳辉,李亚莉,等. 藜麦抗旱性研究进展与展望[J]. 江苏农业科学,2021,49(11):22-28.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.11.004

藜麦抗旱性研究进展与展望

侯丽媛,董艳辉,李亚莉,王育川,赵佳,刘江,秦永军,吴慎杰

(山西农业大学生命科学学院,山西太原 030031)

摘要:干旱是造成农作物产量损失最大的非生物胁迫。藜麦作为一种新型的粮食作物,对干旱、盐胁迫、土壤贫瘠和冻害等非生物胁迫均有较好的耐受能力,可以作为土壤与气候逆境条件下的优选作物。筛选、培育耐旱藜麦品种并探明藜麦抗旱相关机制对保障粮食安全、提高藜麦产量与品质,以及提供抗旱基因资源将产生重要的影响。笔者从藜麦在干旱胁迫条件下的抗旱机制、生理生化指标和基因及转录组研究等方面分别进行概述,为藜麦抗旱性鉴定工作提供借鉴,并对今后藜麦抗旱性研究方向进行了展望。

关键词:藜麦;抗旱性;研究进展;展望;非生物胁迫

中图分类号:S512.901 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2021)11-0022-06

藜麦(*Chenopodium quinoa* Willd.)为一年生草本作物,属苋科(Amaranthaceae)藜亚科(Chenopodioideae)藜属(*Chenopodium*),原产于安第斯山脉地区,至今已有7 000多年的种植历史^[1-2]。19世纪70年代中期,随着人们对藜麦营养价值和保健价值的重新认识^[3-5],藜麦引起越来越多的关注,在世界各地也得到大规模种植^[6]。藜麦原产地安第斯山脉地区的恶劣气候:干旱、晚霜和冷害频繁发生,使得藜麦对于多种非生物胁迫环境具有很好的适应性,如具有较高的耐旱性^[7]、耐盐碱胁迫^[8]、耐土壤贫瘠^[9]和耐寒性^[10-11]等,因此也造就了藜麦对于恶劣条件的丰富遗传变异性。在世界范围内,制约农业发展的主要环境约束因素是干旱,同时,干旱也是影响全球作物产量的主要非生物因素。随着全球干旱的日趋加剧,干旱对于农业的危害变得更加频繁和严重。藜麦在非生物胁迫逆境下具有独特的强适应力,当受到干旱胁迫时,藜麦可以通过多种途径来适应并减轻干旱环境造成的伤害,可以作为土壤与气候逆境条件下的优选作物^[8]。因此,对于藜麦抗旱品种的筛选和培育是

保障粮食安全、提高藜麦产量与品质的前提,而对藜麦抗旱相关机制进行研究则可以为抗旱基因资源研究奠定基础。

我国1987年由西藏自治区农牧科学院开始藜麦引种栽培试验^[12]。目前,藜麦已在我国河北省、山西省、内蒙古自治区、吉林省、四川省、贵州省、云南省、西藏自治区、甘肃省和青海省等20多个省份迅速发展,藜麦种植面积在我国快速增长。至2019年,我国藜麦种植面积接近1.67万hm²。我国干旱、半干旱、半湿润偏旱面积占国土面积约52.5%,干旱胁迫已经成为严重影响我国作物生长和产量的主要制约因素。因此,对于藜麦抗旱机制的相关研究也迫在眉睫。

笔者经过查阅大量国内外藜麦抗旱性研究文献,对藜麦抗旱性研究方面的进展进行了阐述,同时对藜麦相关研究进行了展望,旨在为藜麦抗旱分子机制及分子育种提供理论依据。

1 藜麦抗旱研究进展

1.1 抗旱机制

早在1980年,Levitt将植物抗旱生理机制分为3种:避旱、御旱和耐旱,并将植物的御旱性和耐旱性统称为抗旱性^[13]。单从抗旱性角度而言,避旱并不是植物真正意义上的抗旱能力。他认为避旱是指在严重干旱来临之前,植物通过一系列调整,如加速发芽、减缓生长速度或者缩短生长时间等来避开干旱的机制^[14]。御旱是指在干旱初期,胁迫尚不严重时,植物利用各种途径,如叶片结构的变化,蒸

收稿日期:2020-10-20

基金项目:山西省农业科学院特色农业攻关项目(编号:YGG1706);
山西省重点研发计划(编号:201903D221085)。

作者简介:侯丽媛(1973—),女,河南商丘人,博士,助理研究员,主要从事植物分子技术育种及相关研究。E-mail:houluyuan0131@163.com。

通信作者:吴慎杰,博士,副研究员,主要从事藜麦种质资源创新研究。E-mail:sj_wu@126.com。

腾作用的减少,发达的根系,根水势降低等,使其体内维持较高的水势,以保持植物正常状态的机制^[15]。耐旱则是指当植物体内水分代谢不正常时,植物体内演变出的一系列缓解机制,如通过渗透调节物质脱落酸(ABA)、脯氨酸(Pro)和甜菜碱等的增加,来提高酶活性清除活性氧,加速合成一些蛋白等的机制。

2000 年,Jensen 等将藜麦的抗旱机制分为避旱和耐旱^[16]。在避旱性方面,Jensen 等认为藜麦通过生长周期的延长来应答早期营养生长阶段的干旱以及通过提前成熟的方式来逃避生长后期干旱对其造成的不利影响;在耐旱性方面,认为藜麦本身具有深密发达的根系、组织弹性、自吸水功能的囊泡、坚实的细胞壁以及动态气孔行为等,增强藜麦耐旱性^[16]。而随后诸多研究者认为,藜麦不仅具有避旱性和耐旱性,还具有御旱性,他们发现藜麦通过改变植株形态来抵御干旱胁迫,如深密的根系,减少叶面积,叶面自动吸水和减少蒸腾的囊泡等^[9,17-18]。

综上所述,藜麦抗旱生理机制也包括避旱、御旱和耐旱 3 种特性,只是因藜麦这种作物本身的特点,其抗旱生理机制的研究更具有现实意义。

1.2 藜麦种子抗旱性研究

干旱胁迫条件下,植物生长发育的前提条件是植物种子能够正常的长成幼苗。因此,对藜麦种子萌芽期耐旱性进行研究是评价藜麦种质资源抗旱性不可或缺的一部分^[19-20]。

干旱条件下藜麦种子的萌发研究国内外做过不少的工作。张紫薇等在干旱、盐双重胁迫下,对藜麦种子萌发和幼苗生长的情况进行了调查^[21]。结果表明,藜麦种子有较强的耐旱性和非常强的耐盐性,当水分、盐胁迫分别低于 -0.8 MPa 和 -1.8 MPa 时无法形成幼苗,而高于此阈值,藜麦幼苗在不同胁迫条件下会合理分配其根茎生长比例。在不同干旱程度下,温日宇等对不同藜麦的种子的萌发情况进行了调查,发现随着聚乙二醇(PEG-6000)浓度的升高,藜麦种子的发芽势、发芽率、下胚轴长和根长都呈现逐渐降低的趋势^[22]。宿婧等则发现,藜麦种子的发芽率和芽长均随 PEG-6000 质量浓度的升高而呈现先上升后下降的趋势^[23]。结果表明,适度的干旱条件能促进藜麦种子中游离氨基酸含量的增加,对过氧化物酶(POD)活性也有促进作用,从而促进种子萌发。

在干旱胁迫对藜麦种子内黄酮含量及抗氧化

性的影响方面,岳凯等研究发现,不同品系藜麦的种子在不同干旱胁迫条件下,种子内黄酮含量表现为先上升后下降的趋势^[24]。各品系藜麦种子内黄酮在 5% PEG 胁迫处理时对 DPPH· 的清除率达到最大。在干旱胁迫条件下,不同品系藜麦种子内黄酮含量与清除 DPPH· 和 ·OH 的能力大小一致,可推测黄酮有较强的清除自由基的能力。随着干旱程度的不断增强,藜麦种子内黄酮的合成途径遭到破坏,导致对自由基的清除能力下降,进而降低了抗氧化能力。

以上研究结果均表明,藜麦种子有较强的耐旱性。轻度干旱对种子萌发有明显的促进作用,但随着干旱强度的增加,藜麦种子萌发呈现下降趋势。

在植物面临干旱胁迫时,体内会发生一系列相应的变化来应对水分平衡失调,进而使幼苗、叶片和根的生长受到抑制,光合作用减弱、生物膜结构受到破坏、渗透平衡被打破等,最终影响植物的生存、生长发育,导致作物减产^[25-27]。

1.3 干旱胁迫对植物形态的影响

在形态学方面,藜麦自身具有的根系较庞大、须根多而密以及根细胞囊泡含有草酸钙等特性,能够极大地增强其吸水性,促使其抗旱^[28]。另一方面,Vacher 研究认为,藜麦在受到干旱胁迫时,叶片的水势会降低,但叶片能保持较好的气孔开度,气体交换仍可进行^[29]。Jacobsen 等也研究发现,藜麦在干旱条件下具有敏感的气孔关闭机制,当受到干旱胁迫时,藜麦叶片蒸腾量减小,能够保持较好的叶片水势,形成较低的渗透势^[30-32],从而提高水分利用效率。

Jensen 认为,当叶片水势低于 -1.2 MPa 时,藜麦通过生长深根系,减小面积,形成特殊的囊腺和厚壁细胞来保持细胞膨压,调节渗透平衡^[16]。Sun 等也研究发现,在干旱环境下藜麦通过多方面的调整来适应干旱胁迫,如通过减小叶面积以减少地上部分水分的蒸发;通过形成发达根系和提高根/冠比来维持较高的水分利用效率;通过渗透调节物质的合成来降低细胞水势,避免植株过多脱水^[11,33]。当叶片水势低于 -1.2 MPa 时,藜麦叶片气孔开始关闭,通过维持光合速率及叶片水势来提高水分利用率。岳凯等利用不同浓度 PEG 溶液模拟干旱胁迫,对藜麦不同品系幼苗形态指标和生物量进行测定,结果表明,随着干旱胁迫的加剧,藜麦品系生物总量均显著下降,根冠比增大,叶面积显著降低^[24]。

2 干旱胁迫对植物生理生化的影响

2.1 光合作用与抗旱性

绿色植物生命活动的能量和物质基础是光合作用,它在整个生态系统的物质循环和能量流动中具有十分重要的意义。光合作用的重要原料是水分,干旱条件将明显抑制光合作用。当植物受到干旱胁迫时,叶片中叶绿体的活性受到抑制,植物将通过控制保卫细胞的活动来调整叶片气孔的大小,达到抑制光合作用的目的。Jacobsen 研究发现,植物感受到干旱信号时叶片气孔将关闭,从而导致 CO_2 供应不足,光合色素含量降低,卡尔文循环中的光合结构和酶受到破坏,植物光合速率降低,最终影响作物产量^[34]。同时,干旱胁迫会促进植物体内活性氧物质的生成和积累,致使光合系统损坏。藜麦在受到干旱胁迫时,细胞间 CO_2 浓度(C_i)明显升高,净光合速率显著降低,气孔迅速关闭,气孔导度(G_s)仍能保持相对稳定,蒸腾速率显著降低,能较好地保持叶水势和最大光合作用,维持较高水平的叶片水分利用效率,并且随干旱程度的加大,叶片水分利用效率显著升高^[29,31,35]。结果表明,叶片气孔并不是造成藜麦净光合速率下降的原因,有可能是由非气孔因素所致。因此推测藜麦在干旱情况下,由于藜麦叶肉细胞光合活性的下降从而导致了净光合速率的下降。刘文瑜等研究发现,在中度和重度干旱条件下,植物细胞失水,会破坏叶绿体,降低光合作用,抑制叶绿素合成,减少光合产物,从而抑制幼苗生长,导致地上部分生物量下降^[36]。岳凯等研究发现,随着干旱程度的不断增加,藜麦叶片中的叶绿素(Chl)含量表现为先增加后降低,并在 PEG 浓度为 10% 时达到最大^[24]。藜麦叶片的气孔导度(G_s)随着干旱胁迫的增加呈现下降趋势,而藜麦叶片 CO_2 浓度(C_i)呈现先降后升的趋势,在 10% PEG 处理时降到最低。

2.2 渗透调节物质与抗旱性

植物在干旱胁迫条件下,植物体内会积累一些有机或无机物质来提高细胞液浓度,降低渗透势,提高细胞吸水或保水能力,从而适应水分胁迫环境的过程是渗透调节^[37-38]。

Gonzalez 等研究发现,在干旱胁迫条件下,藜麦子叶细胞会合成脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖等、无机离子如 K^+ 和 Na^+ 等有机溶剂来维持细胞渗透平衡^[31]。姚有华等研究发现,在干旱条件下藜麦中积

累的脯氨酸多于对照组,并且脯氨酸在膨胀组织会迅速氧化,同时葡萄糖和全部可溶性糖含量也高于对照组,氧化也会受到抑制^[35]。Aguilar 等研究发现,在干旱环境下藜麦组织中脯氨酸含量增加;但是,脯氨酸含量的变化比例和调节地位会因基因型不同而有所不同^[39]。随着干旱程度的不断增加,叶片内游离脯氨酸的含量呈现不同程度的增加。在重度干旱胁迫情况下,藜麦叶片内脯氨酸含量迅速增高,说明在重度干旱胁迫条件下藜麦叶片内脯氨酸起着重要的调节作用^[24]。温日宇等研究发现,干旱胁迫程度与脯氨酸含量呈显著正相关关系^[22]。

Bascuñán 等认为,藜麦干旱胁迫及复水会影响鸟氨酸和棉子糖合成途径进而影响藜麦种子内碳、氮含量,所以不会对藜麦产量造成影响^[40]。

2.3 激素与抗旱性

激素参与植物体内的许多代谢活动,是生命活动的调节者。脱落酸(ABA)在植物干旱胁迫响应机制中起着重要的调节因子的作用。Yang 等发现,干旱条件下藜麦叶片中的 ABA 通过调控生物合成和信号转导来减小叶片气孔的开度以提高叶片水势^[32]。Gonzalez 等研究发现,藜麦在中度干旱胁迫下,木质部 ABA 浓度会略有上升,一方面通过 ABA 生物合成与信号转导调节气孔导度(G_s),另一方面通过 ABA 与其他激素交互作用从而增强其抗旱性^[31]。Jacobsen 等也认为,干旱胁迫条件下,藜麦通过合成 ABA 来调控叶片保卫细胞以控制气孔大小,进而降低气孔保卫细胞的膨压,保持叶片水势以增强藜麦抗旱性^[30]。

2.4 丙二醛与抗旱性

在干旱胁迫条件下,植物叶片的膜透性和丙二醛(MDA)含量能直接反映叶片受损伤程度。藜麦在干旱条件下,叶片中的 MDA 含量升高,表明在干旱胁迫条件下,藜麦叶片质膜损伤程度有所加重。温日宇等研究发现,干旱胁迫程度与 MDA 含量呈显著正相关关系^[22]。在较低干旱胁迫条件下,藜麦体内 MDA 含量会不同程度地发生变化;随着膜渗透性和 MDA 含量持续增加,干旱胁迫显著影响酶的新陈代谢系统并降低酶活性^[17]。

2.5 抗氧化酶系统与抗旱性

在干旱条件下,植物通过抗氧化酶系统抵御外界压力以维持植物正常的生长。Fischer 等研究发现,藜麦可以通过增强抗氧化能力来清除自由基,从而提高植株耐旱性^[41]。Shabala 等认为,藜麦在

干旱条件下,叶片中超氧阴离子含量升高,保护系统酶:过氧化酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和谷胱甘肽还原酶(GSH-R)活力都有不同程度的增加,表明在干旱胁迫条件下,藜麦叶片质膜损伤程度有所加重,但保护酶系统起到了清除氧自由基的作用,从而减缓了质膜过氧化,起到了保护细胞的作用^[17]。宿婧等也认为,干旱能促进 POD 活性提高^[23]。岳凯等研究发现,藜麦分别在 5% 和 10% PEG 浓度胁迫条件下能保持较高的抗氧化酶活性,从而可以清除过多的活性氧,以降低干旱引起的氧化损伤^[24]。当 PEG 浓度增大到 15% 时,POD、SOD、CAT 和 GSH-R 活性都有所降低,推测严重的干旱造成了藜麦的损伤,导致抗氧化酶清除超氧阴离子和过氧化物的能力都下降了。随着 PEG 浓度的增大,SOD、CAT、POD、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性都呈现出先增高后降低的规律,但在 PEG 浓度为 5% 时 SOD、CAT 和 APX 活性达到最高,POD 在 10% 浓度时活性达到最高。研究表明,不同藜麦品系中 4 种抗氧化酶活力有所差异。

2.6 抗旱分子机制

干旱胁迫条件下,植物细胞感受到干旱刺激并进行传递和转导,这个过程可分为 2 条途径进行调控,一条为依赖 ABA 途径,另一条为非依赖 ABA 途径^[42]。依赖 ABA 途径是在干旱胁迫条件下,植物组织会产生大量的应激激素 ABA,并通过相应的途径激活相应的蛋白激酶,然后活化相关的组成型转录因子,诱导相关抗旱基因的表达,进而胁迫诱导基因产物积累,做出抗旱反应。非依赖 ABA 途径是植物在干旱条件下,被细胞膜上的渗透感受器直接感知而不通过 ABA 介导,激发信号传递,激活相应的蛋白激酶,完成后续过程(图 1)。

植物完成抗旱调控途径有 2 类功能基因和调节基因发挥作用^[43],它们相对应的基因产物有功能蛋白和调节蛋白,功能蛋白包括水通道蛋白和合成渗透调节物质的关键酶等,这些功能蛋白会直接保护植物免受干旱损伤;调节蛋白包括转录因子和蛋白激酶等,在信号传递和基因表达中起调节作用。

2017 年,Nature 上有文章发表了藜麦的全基因组序列^[44],预示着藜麦的研究进入一个全新的阶段。目前,对于藜麦抗旱胁迫的相关研究主要集中在热休克蛋白(HSP)基因家族和胁迫基因成员的转录组研究上。植物热休克蛋白是植物细胞在应激原,特别是在环境高温诱导下所生成的 1 组蛋白质,

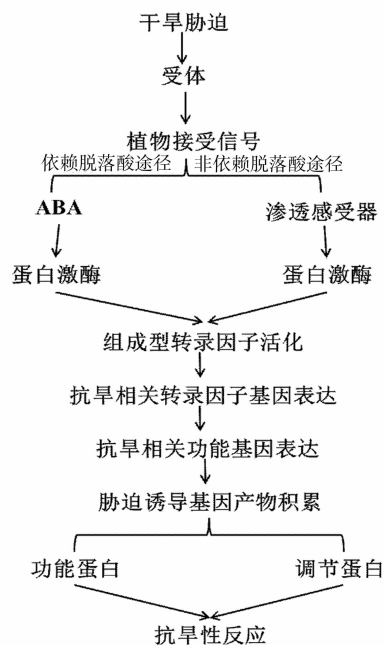


图1 干旱胁迫信号转导和基因表达调控

可以提高细胞的应激能力,增强植物应对相应逆境的适应性或保护性。2017 年,Morales 等研究发现,在干旱条件下热休克蛋白 Cq HSP20 的转录组水平比对照组上调 200 倍^[45]。另外,基因 *Cq LEA*、*Cq CAP160*、*Cq AP2/ERF*、*Cq PP2C*、*Cq HSP83* 和 *Cq P5CS* 的转录产物也有不同幅度的上调。研究还发现,在 ABA 生物合成途径中只有 *Cq NCED3a* 和 *Cq NCDE3b* 的转录表达上调,而其余的基因都表现为下调表达。Liu 等通过对藜麦基因组的分析,得到了 16 个 *HSP70* 基因家族成员,进一步研究发现干旱胁迫可诱导藜麦中热休克蛋白 70 基因的表达,从而提高藜麦自身的耐旱性^[46]。

利用 qPCR,Morales 等测定了藜麦中 ABA 合成的干旱应答机制和其他响应干旱诱导的基因表达。利用多重荧光微卫星标记法^[45]。Fuentes 等揭示了藜麦种质资源的遗传多样性,并发现不同种质之间抗旱能力有很大不同^[47]。Imamura 等分离了藜麦中甜菜碱基因并对其进行了鉴定^[48],这一研究结果对藜麦抗旱性机制的研究起到了很好的促进作用。

3 其他方面的抗旱性研究

干旱胁迫往往是伴随盐胁迫一同发生的。Aguilar 等一致认为,盐胁迫和干旱胁迫对植物生理功能造成的危害作用是相似的^[39,49]。盐胁迫和干旱胁迫会导致土壤结构发生改变,随着盐胁迫和干旱胁迫强度的增加,土壤水势会降低,从而抑制植

物对水分和矿质营养的吸收。反过来,土壤干旱还会进一步造成土壤中盐分的累积。在干旱和盐胁迫条件下,Naidoo 等研究发现,二者协同作用会降低土壤水势,加大根表面吸收水分的阻力,继而导致蒸腾作用降低^[50]。Adolf 等研究发现,在干旱和盐胁迫环境下,藜麦能有效地控制气孔过度发育和气孔开度,有效地控制木质部对 Na^+ 的装载以及能将 Na^+ 隔离在叶片液泡中而较好地保留 K^+ ,另外,藜麦保持较高的抗氧化酶活性也有助于其正常生长^[51-52]。

综上所述,在干旱胁迫情况下,不同藜麦品系在种子萌发期和幼苗生长、抗逆相关生理生化和光合特性等方面均表现出明显的响应,但不同品系对干旱胁迫的耐受能力及适应能力有所不同。因此,如果要对藜麦品种的抗旱性进行准确、有效地评价就不能只依靠单独的某项指标来进行,而应结合多方面、多指标因素来完成,这样才能得到全面综合的有效评价。

4 研究展望

植物的抗旱性是植物在自然条件下与生存环境相互作用、相互适应的结果。在干旱情况下,植物会形成一系列应对干旱胁迫的反应和抵御干旱的机制。植物抗旱性与其种类、形态性状、生理生化状况及不同品种的基因型等有密切关系。另外,植物抗旱性还与植物受到的干旱强度、干旱时期及干旱持续时间的长短等有关。因此,植物的抗旱机制是复杂的,是多种因素相互效应的结果。从分子水平上来讲,植物的抗旱性是受多基因控制的数量性状,是多个性状的综合反映。因此,对植物的抗旱性进行评价就不能只用单个指标来考量,而应从植株形态、生理生化指标中筛选出有显著影响的主要抗旱指标来进行综合分析判断。

藜麦对于多种非生物胁迫环境如干旱、盐碱、土壤贫瘠和寒冷等都具有很好的耐受力,尤其对于干旱胁迫的耐受能力极强。因此,加强藜麦抗旱机制的研究对于其他农作物的抗旱改良具有极其重要的意义。与其他农作物的抗旱研究工作相比,藜麦的相关研究在我国尚处于起步阶段,对于藜麦的抗旱鉴定技术和鉴定指标筛选也处于探索阶段。基于此,应总结出一套简便、易行的藜麦抗旱性鉴定评价方法,以提高藜麦抗旱性品种鉴定的准确性和品种筛选的可靠性,为藜麦种质资源抗旱性选育和鉴定提供理论依据和技术支撑。

植物中有若干个转录因子家族基因参与了植物逆境环境下抗逆反应的转录调控。因此,从转录组水平对抗旱品种在干旱胁迫条件下的胁迫响应机制进行研究,是挖掘新的抗旱调控路径的有效手段。目前,对藜麦抗旱分子机制的研究仍然十分缺乏,藜麦抗旱性基因的筛选、克隆及基因表达调控网络的解析等工作亟待开展。鉴于这些情况,迫切需要构建藜麦在干旱胁迫条件下的转录组数据库,从转录因子家族基因入手,发掘藜麦响应逆境胁迫的基因,为藜麦抗旱基因的发掘以及藜麦基因组分子育种奠定基础。

随着全球干旱的日益加剧,干旱对农业的危害可能会变得更加频繁和严重,因干旱导致的农作物减产现象将被进一步激化,所以充分了解藜麦在干旱胁迫条件下的反应机制,发掘藜麦抗旱相关因素和基因,对培育抗旱品种、提高农作物产量和品质都具有极为重要的意义。

参考文献:

- [1] Jacobsen S E. The worldwide potential for quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. Food Reviews International, 2003, 19 (1/2): 167 - 177.
- [2] 肖正春,张广伦. 藜麦及其资源开发利用[J]. 中国野生植物资源, 2014, 33 (2): 62 - 66.
- [3] Repo - Carrasco R, Espinoza C, Jacobsen S E. Nutritional value and use of the andean crops quinoa (*Chenopodium quinoa*) and kañiwa (*Chenopodium pallidicaule*) [J]. Food Reviews International, 2003, 19 (12): 179 - 189.
- [4] Bhargava A, Shukla S, Ohri D. *Chenopodium quinoa* - an Indian perspective [J]. Industrial Crops and Products, 2006, 23 (1): 73 - 87.
- [5] Abugoch L E, James L E. Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): composition, chemistry, nutritional, and functional properties [J]. Adv Food Nutr Res, 2009, 58 (9): 1 - 31.
- [6] Bazile D, Jacobsen S E, Verniau A. The global expansion of quinoa: trends and limits [J]. Front Plant Sci, 2016, 9 (7): 622.
- [7] Raney J A, Reynolds D J, Elzininga D B, et al. Transcriptome analysis of drought induced stress in *Chenopodium quinoa* [J]. Journal of Animal and Plant Sciences, 2014, 5 (3): 338 - 357.
- [8] Read J J. Effect of mixed - salt salinity on growth and ion relations of a quinoa and a wheat variety [J]. Journal of Plant Nutrition, 2002, 25 (12): 2689 - 2704.
- [9] Jacobsen S E, Mujica A, Jensen C R. The resistance of quinoa to adverse abiotic factors [J]. Food Reviews International, 2003, 19 (1/2): 99 - 109.
- [10] Jacobsen S E, Monteros C, Christiansen J L, et al. Plant responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to frost at various phenological stages [J]. European Journal of Agronomy, 2005, 22 (2): 131 - 139.

- [11] Sun Y, Jacobsen S E. Quinoa; a multipurpose crop with the ability to withstand extreme conditions in the field [J]. CAB Reviews, 2013, 8(30): 1–10.
- [12] 张崇玺, 贡布扎西. 南美藜 (*Quinoa*) 苗期低温冻害试验研究 [J]. 西藏农业科技, 1994, 16(4): 49–54.
- [13] Levitt J. Responses of plants to environmental stresses; volume II. Water, radiation, salt, and other stresses [M]. New York: Academic Press, 1980: 497–607.
- [14] Bodner G, Nakhforoosh A, Kaul H P. Management of crop water under drought; a review [J]. Agronomy for Sustainable Development, 2015, 35(2): 401–442.
- [15] 刘一明, 冯宇, 张瑜, 等. PEG 模拟干旱胁迫下 3 种臂形草属植物种子萌发期抗旱性评价 [J]. 草学, 2017(6): 21–26, 46.
- [16] Jensen C R, Jacobsen S E, Andersen M N, et al. Leaf gas exchange and water relation characteristics of field quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) during soil drying [J]. European Journal of Agronomy, 2000, 13(1): 11–25.
- [17] Shabala L, Mackay A, Tian Y, et al. Oxidative stress protection and stomatal patterning as components of salinity tolerance mechanism in quinoa (*Chenopodium quinoa*) [J]. Physiological Plantarum, 2012, 146(1): 26–38.
- [18] Kiani – Pouya A, Roesser U, Jayasinghe N S, et al. Epidermal bladder cells confer salinity stress tolerance in the halophyte quinoa and *Atriplex* species [J]. Plant Cell and Environment, 2017, 40(9): 1900–1915.
- [19] Kaur G, Asthir B. Molecular responses to drought stress in plants [J]. Biologia Plantarum, 2016, 61(2): 1–10.
- [20] 姚庆, 秦培友, 苗昊翠, 等. PEG 模拟干旱胁迫下藜麦萌发期抗旱性评价 [J]. 新疆农业科学, 2019, 56(9): 1588–1596.
- [21] 张紫薇, 庞春花, 张永清, 等. 等渗 NaCl 和 PEG 胁迫及复水处理对藜麦种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. 作物杂志, 2017(1): 119–126.
- [22] 温日宇, 刘建霞, 张珍华, 等. 干旱胁迫对不同藜麦种子萌发及生理特性的影响 [J]. 作物杂志, 2019(1): 121–126.
- [23] 宿婧, 史晓晶, 梁彬, 等. 干旱胁迫对藜麦种子萌发及生理特性的影响 [J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2019, 34(6): 928–932.
- [24] 岳凯, 魏小红, 刘文瑜, 等. PEG 胁迫下不同品系里面抗旱性评价 [J]. 干旱地区农业研究, 2009, 37(3): 52–59.
- [25] 刘文英. 植物逆境与基因 [M]. 北京: 北京理工大学出版社, 2015.
- [26] Sanchez H B, Lemeur R, Van Damme P. Ecophysiological analysis of drought and salinity stress in quinoa (*Chenopodium quinoa*) [J]. Food Reviews International, 2003, 19(1/2): 111–119.
- [27] Razzaghi F, Ahmadi S H, Jacobsen S E, et al. Effects of salinity and soil – drying on radiation use efficiency, water productivity and yield of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2012, 198(3): 173–184.
- [28] Canahua A. Observaciones del comportamiento de la quinua a la sequía [C]. Ayacucho: Primer Congreso Internacional sobre cultivos Andinos, 1977: 390–392.
- [29] Vacher J J. Responses of two main Andean crops, quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) and papa amarga (*Solanum juzepczukii* Buk) to drought on the Bolivian Altiplano; significance of local adaptation [J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 1998, 68: 99–108.
- [30] Jacobsen S E, Liu F L, Jensen C R. Does root – sourced ABA play a role for regulation of stomata under drought in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. Scientia Horticulturae, 2009, 122(2): 281–287.
- [31] Gonzalez J A, Gallardo M, Hilai M, et al. Physiological responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to drought and waterlogging stresses; dry matter partitioning [J]. Botanical Studies, 2009, 50(1): 35–42.
- [32] Yang A, Akhrar S S, Amjad M, et al. Growth and physiological responses of quinoa to drought and temperature stress [J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2016, 202(2): 445–453.
- [33] Sun Y, Liu F, Bendevis M, et al. Sensitivity of two quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) varieties to progressive drought stress [J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2014, 200(1): 12–23.
- [34] Jacobsen S E. Adaptation of quinoa (*Chenopodium quinoa*) to Northern European agriculture; studies on developmental pattern [J]. Euphytica, 1997, 96(1): 41–48.
- [35] 姚有华, 白羿雄, 吴昆仑. 亏缺灌溉对藜麦光合特性、营养品质和产量的影响 [J]. 西北农业学报, 2019, 28(5): 713–722.
- [36] 刘文瑜, 杨发荣, 黄杰, 等. 干旱胁迫对藜麦幼苗生长和叶绿素荧光特性的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2019, 37(4): 171–177.
- [37] 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.
- [38] Mahajan S, Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses; an overview [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2005, 444(2): 139–158.
- [39] Aguilar P C, Cutipa Z, Machaca E, et al. Variation of proline content of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) in high beds (Waru Waru) [J]. Food Reviews International, 2003, 19(1/2): 121–127.
- [40] Bascuñán – Godoy L, Reguera M, Abdel – Tawab Y M, et al. Water deficit stress – induced changes in carbon and nitrogen partitioning in *Chenopodium quinoa* Willd. [J]. Planta, 2016, 243(3): 591–603.
- [41] Fisher S, Wilckens R, Jara J, et al. Variation in antioxidant capacity of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) subjected to drought stress [J]. Industrial Crops & Products, 2013, 46: 341–349.
- [42] 刘华玲, 马欣荣. 植物抗旱分子机理研究进展 [J]. 世界科技研究与发展, 2006, 28(6): 33–40.
- [43] Shinozaki K. Gene expression and signal transduction in water stress response [J]. Plant Physiology, 1997, 115(2): 327–334.
- [44] Jarvis D E, Ho Y S, Lightfoot D J, et al. The genome of *Chenopodium quinoa* [J]. Nature, 2017, 542(7641): 307–312.

江钰娜,朱星兆,刘 昱,等. 柳树耐盐机制及耐盐基因研究进展[J]. 江苏农业科学,2021,49(11):28-34.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.11.005

柳树耐盐机制及耐盐基因研究进展

江钰娜,朱星兆,刘 昱,刘国元,张 健

(南通大学生命科学学院观赏植物遗传育种重点实验室,江苏南通 226019)

摘要:盐分胁迫是影响植物生长发育的主要非生物胁迫之一,主要引起植物对土壤水分、养料吸收障碍,对植物造成渗透胁迫、离子毒害、光合作用减弱等不利影响。柳树可适应各种不良生境,作为抗逆性强的园林树种,对美化环境和改善土壤均有积极作用。从柳树对盐胁迫的生理生化反应及耐盐响应机制 2 个方面展开讨论,总结了耐盐品种的选育以及柳树耐盐候选基因的研究进展。在传统育种的基础上,结合现代分子技术培育耐盐柳树品种,为沿海耐盐林木和沿海滩涂开发提供有利资源。

关键词:柳树;耐盐机制;盐胁迫;耐盐品种;耐盐基因

中图分类号: S792.120.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2021)11-0028-07

植物生长过程会受到众多非生物胁迫,盐胁迫为其中之一,它限制植物生长,给生产和环境带来巨大负担^[1]。我国盐碱地占比很大,主要分布在北方以及沿海地区。在沿海地区,滨海盐碱地是土地的主要组成部分,除了少数由海平面自然淤积形成的外,大部分滨海盐碱地是由人工围垦成,目前这类土壤面积还在持续增加。随着人口日益增加,耕地资源越来越紧缺,自然形成及人工围垦形成的滨

海盐碱土都是重要的后备土地资源,具有重要的经济和生态价值^[2]。造林是解决土壤盐渍化的有效生物方法,在盐碱地上种植耐盐林木,可持续改良环境。研究表明,种植耐盐树木不仅可增加地面绿化覆盖,而且可以缓解土壤的含盐量,促进脱盐率^[3]。柳树是一种杨柳科(Salicaceae)柳属(*Salix*)树种,属于落叶乔灌木,全球共有 520 多种;在我国分布广泛,因其形态优美,常作为园林观赏植物,具有生态多样性、遗传多样性的特点,尤其因它具有广泛的适应性,在许多不良生境中都能生长,被认为是“社会与环境的资源”^[4-6]。柳树是盐碱地的重要种植树种,其耐盐性备受关注^[7-11]。柳树在盐碱地不仅可以生存,还能改善土壤有机质含量,进而改善环境。研究表明,盐胁迫下柳树通过根系吸

收稿日期:2020-09-25

基金项目:国家自然科学基金(编号:31971681);江苏省林业科技创新与推广项目(编号:LYKJ[2018]36);南通大学引进人才科研启动项目(编号:18R08)。

作者简介:江钰娜(1996—),女,硕士研究生,主要从事园林植物抗逆机理相关研究。E-mail:18252098108@163.com。

[45] Morales A, Zurita - Silva A, Maldonado J, et al. Transcriptional responses of Chilean quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) under water deficit conditions uncovers ABA - independent expression patterns[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 216.

[46] Liu J X, Wang R M, Liu W Y, et al. Genome - wide characterization of heat - shock protein 70s from chenopodium quinoa and expression analyses of cqhs70s in response to drought stress[J]. *Genes*, 2018, 9(2): 35.

[47] Fuenres F F, Martinez E A, Hinrichsen P V, et al. Assessment of genetic diversity patterns in Chilean quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) germplasm using multiplex fluorescent microsatellite markers[J]. *Conservation Genetics*, 2009, 10(2): 369 - 377.

[48] Imamura T, Takagi H, Miyazato A, et al. Isolation and characterization of the betalain biosynthesis gene involved in hypocotyl pigmentation of the allotetraploid *Chenopodium quinoa*

[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2018, 496(2): 280 - 286.

[49] Bosque S H, Lemeur R, Damme P V, et al. Ecophysiological analysis of drought and salinity stress of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. *Food Reviews International*, 2003, 19(1/2): 111 - 119.

[50] Naidoo G, Munsree S G. Relationship between morphological and physiological responses to water logging and salinity in *Sporobolus virginicus* (L.). Kunth[J]. *Oecologia*, 1993, 93(3): 360 - 366.

[51] Adolf V I, Jacobsen S E, Shabala S. Salt tolerance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 92: 43 - 54.

[52] Bertero H D, Ruiz R A. Determination of seed number in sea level quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars [J]. *European Journal of Agronomy*, 2008, 28(3): 186 - 194.