

瓜类作物耐盐分子育种研究进展

杜婷

沈阳农业大学生物科学技术学院

DOI:10.32629/as.v9i7.4178

[摘要] 土壤盐渍化是限制设施蔬菜和露地瓜类稳产的重要非生物胁迫^[1]。黄瓜、西瓜、甜瓜和南瓜等经济价值高,但整体耐盐性偏弱,不同物种在离子排斥、液泡区隔、抗氧化调节和砧木适应性方面差异明显。本文系统比较盐胁迫感知与信号转导、离子转运蛋白、转录因子调控网络、QTL/GWAS与多组学、嫁接分子机制及基因组编辑技术的研究进展。HKT、NHX、SOS1、NPF和HAK/KUP等转运蛋白共同参与 Na^+/K^+ 稳态维持;南瓜砧木中CmoCDPK20–CmoDREB2A–CmoNAC1模块连接 Ca^{2+} 信号、ABA合成、ROS产生和离子运输^[2];嫁接通过砧木排钠、根–冠信号和可移动mRNA调节接穗耐盐性^[3]。当前研究物种间不均衡,甜瓜耐盐QTL/GWAS、黄瓜和西瓜NHX家族系统解析、南瓜CmoSOS1直接功能验证仍较薄弱。未来需建立跨物种统一表型评价体系,整合种质资源、分子标记、砧木筛选和多基因编辑,推动耐盐材料从基因发现走向育种利用。

[关键词] 瓜类作物;耐盐性;离子稳态;转录调控;嫁接;基因组编辑;分子育种

中图分类号: S642 文献标识码: A

Research Progress on Molecular Breeding for Salt Tolerance in Cucurbit Crops

Ping Du

College of Biological Science and Technology, Shenyang Agricultural University

[Abstract] Soil salinization is an important abiotic stress limiting stable yield of protected vegetables and open-field cucurbit crops. Cucumber, watermelon, melon and pumpkin are of high economic value but generally weak in salt tolerance, with marked interspecific differences in ion exclusion, vacuolar compartmentalization, antioxidant regulation and rootstock adaptability. Focusing on the key steps of molecular breeding for salt tolerance in cucurbits, this review systematically compares research advances in salt-stress perception and signal transduction, ion transporters, transcription-factor regulatory networks, QTL/GWAS and multi-omics, grafting molecular mechanisms, and genome editing technologies. HKT, NHX, SOS1, NPF and HAK/KUP transporters jointly participate in maintaining Na^+/K^+ homeostasis; the CmoCDPK20–CmoDREB2A–CmoNAC1 module in pumpkin rootstock links Ca^{2+} signaling, ABA synthesis, ROS production and ion transport; grafting improves scion salt tolerance through rootstock Na^+ exclusion, root-to-shoot signaling and mobile mRNAs. Current research remains uneven among species: dedicated salt-tolerance QTL/GWAS in melon, systematic NHX family analysis in cucumber and watermelon, and direct functional validation of pumpkin CmoSOS1 are still relatively weak. In the future, a cross-species unified phenotypic evaluation system should be established to integrate germplasm resources, molecular markers, rootstock screening and multiplex gene editing, so as to promote the transition of salt-tolerant cucurbit materials from gene discovery to breeding application.

[Key words] cucurbit crops; salt tolerance; ion homeostasis; transcriptional regulation; grafting; genome editing; molecular breeding

1 引言

盐胁迫会同时造成渗透胁迫和离子毒害,是影响蔬菜作物产量与品质稳定性的重要因素^[1]。高盐环境下,植株因外界水势

降低而吸水受限,随后 Na^+ 在细胞质和叶片中积累,竞争 K^+ 结合位点,破坏膜系统与光合电子传递。黄瓜、西瓜、甜瓜、南瓜和西葫芦等在我国设施栽培和嫁接育苗体系中占重要地位,但多

数栽培种对盐胁迫较敏感,且耐盐性与产量、风味品质、砧木亲和性之间常存在权衡。

传统耐盐育种依赖表型筛选和杂交选择,但瓜类耐盐性多为数量性状,受发育时期、盐浓度和环境条件共同影响,单一表型指标难以预测田间表现。近年来,瓜类参考基因组、转录组、代谢组、分子标记和CRISPR/Cas编辑体系快速发展,使耐盐育种转向“基因发现—功能验证—遗传定位—材料创制—田间评价”的系统路径^[1]。本文以黄瓜、西瓜、甜瓜和南瓜为主体,梳理盐胁迫信号感知、离子转运蛋白、转录因子模块、遗传定位与多组学、嫁接耐盐机制及基因组编辑技术的研究进展,提出研究空白和育种转化路径。

2 盐胁迫感知与离子稳态

植物盐胁迫响应可分为快速渗透阶段和相对滞后的离子阶段。前者表现为水分亏缺、气孔调节和细胞扩展受限,后者以Na⁺积累、K⁺流失和细胞代谢紊乱为核心。瓜类不同物种的耐盐差异往往来自根系离子排斥能力和地上部离子积累速度的差异。扫描离子选择电极和X射线微区分析显示,南瓜根系较黄瓜根系具有更强的Na⁺外排和根-冠运输限制能力,解释了南瓜砧木提高黄瓜接穗耐盐性的部分生理基础^[3]。因此,瓜类耐盐育种应同步评价根系Na⁺外排、木质部Na⁺装载、叶片Na⁺积累、K⁺维持和抗氧化反应。

HKT类转运蛋白参与木质部Na⁺卸载和地上部Na⁺积累控制。南瓜CmHKT1;1可限制Na⁺由砧木向黄瓜接穗运输,异源表达或砧木表达增强均可降低接穗地上部Na⁺积累^[3]。NHX类Na⁺/H⁺逆向转运蛋白负责液泡Na⁺区隔化,降低细胞质Na⁺毒害。南瓜属NHX家族已完成全基因组鉴定,并对CmoNHX1进行功能验证,但黄瓜和西瓜中仍缺乏系统性NHX家族研究。SOS1是质膜Na⁺外排通路的关键效应蛋白,南瓜根系较强的Na⁺外排能力与SOS1密切相关,且CmoNAC1过表达可伴随CmoSOS1表达提高,提示SOS1可能处于南瓜砧木转录调控网络的下游^[2]。耐盐材料创制应同时考虑Na⁺外排、液泡区隔和K⁺保持,而非将育种靶标收缩到单一转运蛋白。

盐胁迫不仅导致Na⁺毒害,也会改变NO₃⁻、K⁺等营养元素吸收。甜瓜NPF家族研究表明,CmNPF7.3定位于质膜,过表达后可促进硝酸盐吸收、增强抗氧化能力并提高耐盐性,提示氮素营养与盐胁迫适应之间存在可用于育种的交互关系。HAK/KUP类K⁺转运蛋白直接影响盐胁迫下K⁺维持。南瓜CmoHAK5;1和CmoHAK5;2是CmoDREB2A的下游靶基因,黄瓜CsHAK5;3在嫁接盐胁迫条件下与K⁺稳态保持有关^[2]。未来可将K⁺吸收效率、Na⁺/K⁺比值和氮素吸收能力作为耐盐砧木和自根品种筛选的联合指标。

3 转录因子调控网络

转录因子将盐胁迫信号转化为下游基因表达变化,是连接生理适应和育种靶标的关键层级。目前证据最完整的瓜类耐盐转录调控模块来自南瓜砧木。CmoNAC1可直接结合CmoRBOHD1、CmoNCED6、CmoAKT1;2和CmoHKT1;1等基因启动子,协同调节H₂O₂产生、ABA合成、K⁺吸收和Na⁺限制运输^[2]。CmoDREB2A与CmoNAC1

互作,并可调控CmoHAK5;1/5;2等K⁺转运相关基因;CmoCDPK20进一步通过磷酸化CmoDREB2A,把盐胁迫诱导的Ca²⁺信号与转录调控相连接。这一模块提供了由信号感知、转录激活和离子稳态组成的可验证框架。对育种而言,可将CmoNAC1、CmoDREB2A及其下游靶基因作为南瓜砧木耐盐评价的分子标记;在黄瓜、西瓜和甜瓜中寻找同源模块或功能等效基因;通过启动子编辑、组织特异表达或多基因聚合,将南瓜砧木的调控优势转化到自根品种中。

黄瓜耐盐转录调控研究主要集中于RAV、WRKY及K⁺稳态相关通路。CsRAV1与盐胁迫和ABA响应有关,异源表达可增强拟南芥盐胁迫下的生长表现。西瓜方面,C1WRKY61可与C1LEA55互作,增强ROS清除能力和Na⁺/K⁺平衡,敲除株盐敏感而过表达株耐盐性提高。甜瓜中,CmZHD8、CmRAV1等基因参与盐胁迫响应,CmZHD8过表达可通过ABA响应途径提高耐盐性。瓜类耐盐转录调控已从候选基因表达分析逐步进入功能验证阶段,但黄瓜、西瓜和甜瓜的证据仍不如南瓜砧木模块完整。需避免两种倾向:一是把盐诱导表达的转录因子直接表述为耐盐基因;二是把异源拟南芥验证等同于瓜类育种可直接利用。应区分“表达响应”“异源功能验证”“瓜类遗传转化验证”和“田间或嫁接体系验证”四个证据层级,只有完成较高级别验证的基因,才适合作为分子标记或编辑靶标优先推进。

4 遗传定位、多组学与物种间研究不均衡

黄瓜是目前瓜类耐盐遗传定位研究相对充分的物种。基于重组自交系的QTL定位发现了多个苗期耐盐相关位点,部分主效位点可解释较高比例的表型变异^[4]。随后,黄瓜核心种质群体GWAS进一步提出多个候选基因,为分子标记开发提供了基础。西瓜耐盐遗传研究正在从种质资源评价走向关联分析,已有研究结合生理指标、遗传多样性和关联分析筛选盐胁迫相关候选位点。相比之下,甜瓜目前仍缺少专门面向耐盐性的QTL或GWAS研究,南瓜属作物也缺少以耐盐为目标的系统定位群体。这种不均衡直接影响育种效率:黄瓜可较快进入“定位位点—候选基因—标记开发”阶段,而甜瓜和西瓜仍需补足大规模表型鉴定和基因型数据积累。对于盐渍化风险较高地区的甜瓜和西瓜生产,这一短板尤其值得优先弥补。

多组学研究有助于揭示盐胁迫下的系统响应。西瓜转录组研究显示,盐敏感和耐盐材料在激素信号、MAPK通路、抗氧化系统和离子转运相关基因表达上存在差异。代谢组和转录组联合分析进一步提示,渗透调节物质、二级代谢物和能量代谢重编程参与西瓜盐胁迫适应^[5]。嫁接体系中的蛋白质组和可移动mRNA研究则说明,砧穗互作不仅限于离子阻隔,也可能涉及长距离分子信号。不过,多组学研究若缺少功能验证,容易停留在候选基因清单层面。未来应将组学结果与QTL/GWAS位点、转录因子靶基因和可测量生理指标对接,优先筛选同时满足“差异表达、遗传共定位、功能相关和育种可操作”的候选基因。

5 嫁接耐盐机制及其育种启示

嫁接是瓜类生产中最接近产业化应用的耐盐技术之一。南

瓜砧木提高黄瓜接穗耐盐性的机制已得到较多证据支持,包括限制 Na^+ 向地上部运输、增强根系 Na^+ 外排、调节气孔行为和提高ABA敏感性^[2]。南瓜砧木不是简单的物理屏障,而是具有主动的信号调节和离子稳态维持能力。除南瓜-黄瓜组合外,葫芦砧木嫁接西瓜、甜瓜砧木组合也显示出改善盐胁迫表现的潜力。砧穗间可移动mRNA的发现进一步提示,嫁接耐盐可能包含长距离转录调控或信号分子传递。嫁接研究的价值不应仅限于筛选耐盐砧木,还应服务于自根品种改良:通过解析砧木耐盐优势中的关键基因和调控模块,可为分子标记、启动子编辑和多基因聚合提供候选靶标。

6 基因组编辑与耐盐材料创制

CRISPR/Cas技术为瓜类耐盐育种提供了定点改良手段,但其应用受制于遗传转化效率、再生体系和基因型依赖。西瓜中CIGRF4-GIF1融合蛋白显著提高遗传转化和基因编辑效率,发育调控基因辅助的转化体系也已用于西瓜CRISPR/Cas9编辑。甜瓜和西瓜中不同gRNA加工系统的比较表明,tRNA加工和Csy4系统可提高编辑效率。这些平台为后续编辑CmHKT1;1、CmSOS1、CmNHX1、CmNPF7.3等耐盐候选基因提供了技术基础。瓜类耐盐性是典型多基因性状,单基因敲除或过表达难以稳定解决生产问题。较可行的编辑策略包括:对已验证耐盐正调控基因进行启动子增强或组织特异表达调控;利用多靶点编辑同时调节 Na^+ 外排、 K^+ 维持和抗氧化通路;将砧木中已验证的调控模块转化为自根品种可利用的表达模式;将编辑材料放回盐胁迫田间或设施环境中进行多季节评价。对于近期生产应用,砧木筛选和分子标记辅助选择仍更容易落地;对于长期突破,多基因编辑、启动子编辑和野生资源导入将具有更大潜力。

7 研究空白与发展方向

综合现有证据,瓜类耐盐分子育种仍有三个较明确的薄弱环节。第一,甜瓜耐盐遗传定位不足。甜瓜具有较高经济价值和明显品种差异,但缺少专门针对盐胁迫的QTL/GWAS研究,限制了分子标记辅助选择^[4]。第二,黄瓜和西瓜NHX家族研究不足。液泡 Na^+ 区隔化是耐盐核心机制之一,但这两个物种尚缺少系统的NHX家族鉴定、表达响应和功能验证。第三,南瓜CmoSOS1直接功能验证不足。虽然南瓜根系 Na^+ 外排能力强,且CmoSOS1可能受CmoNAC1调控,但仍需通过克隆、定位、互补、过表达或编辑等方法明确其分子功能^[2]。后续研究需先解决表型评价不可比的问题,将苗期盐害指数、根系 Na^+ 外排、叶片 Na^+ 积累、 K^+/Na^+ 比值、抗氧化能力和产量品质指标纳入统一框架。在此基础上,西瓜野生近缘种和耐盐南瓜砧木资源应得到更系统的收集、评

价和遗传解析。多组学候选基因也需与遗传定位结果交叉筛选,以减少候选范围并提高功能验证效率。较现实的技术路径是让砧木利用、分子标记和编辑改良并行推进:短期服务嫁接生产,中期形成耐盐标记,长期培育自根耐盐新品种。

8 结论

瓜类作物耐盐分子育种已从单一生理评价进入基因、组学、嫁接和编辑协同推进的新阶段。 Na^+ 排斥、液泡区隔、 K^+ 维持和营养吸收共同构成离子稳态基础;南瓜CmoCDPK20-CmoDREB2A-CmoNAC1模块为解释砧木耐盐优势提供了较完整的分子模型^[2];黄瓜、西瓜和甜瓜虽已出现若干功能基因证据,但遗传定位和系统功能验证仍需加强^[4,5]。面向生产应用,耐盐瓜类育种应避免只追逐单一“明星基因”,而应通过统一表型体系、真实种质资源、可靠分子标记、砧木筛选和多基因编辑形成闭环。随着瓜类遗传转化平台和多组学分析能力提升,耐盐分子机制有望进一步转化为可用于设施蔬菜和盐渍化地区瓜类生产的新品种、新砧木和新技术。

[参考文献]

- [1] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 651–681.
- [2] Peng Y, Cao H, Cui L, et al. CmoNAC1 in pumpkin rootstock improves salt tolerance of grafted cucumbers by binding to the promoters of CmoRBOHD1, CmoNCED6, CmoAKT1;2 and CmoHKT1;1 to regulate H_2O_2 , ABA signaling and K^+/Na^+ homeostasis [J]. Horticulture Research, 2023, 10: uhad157.
- [3] Sun J, Cao H, Cheng J, et al. Pumpkin CmHKT1;1 controls shoot Na^+ accumulation via limiting Na^+ transport from rootstock to scion in grafted cucumber [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19: 2648.
- [4] Yuan X, Yang X, Wang K, Zhang Y, Li M, Yin X. Identification of QTLs controlling salt tolerance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings [J]. Plants, 2021, 10: 85.
- [5] Ma L, Zhang H, Sun L, et al. Metabolome and transcriptome analysis reveals molecular mechanisms of watermelon under salt stress [J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 206: 105200.

作者简介:

杜婷(2005—),女,湖南娄底人,沈阳农业大学生物科学专业本科在读,研究方向:植物生理生态与分子育种。