

# 南瓜耐盐性研究进展

王伟奇<sup>1</sup> 张蒙<sup>2</sup> 秦肇辰<sup>1</sup> 马玮<sup>2</sup> 孙廷珍<sup>2</sup> 史玉滋<sup>2</sup> 段颖<sup>2\*</sup>  
王长林<sup>2\*</sup>

(<sup>1</sup>北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083; <sup>2</sup>中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 农业农村部园艺生物学与种质创制重点实验室, 北京 100081)

**摘要:** 土壤盐渍化是蔬菜作物栽培生产中面临的主要非生物胁迫之一。南瓜 (*Cucurbita* spp.) 具有较强的盐胁迫耐受能力, 也是黄瓜、西瓜、甜瓜等葫芦科蔬菜嫁接生产的砧木, 选育耐盐性较强的南瓜品种有助于提高南瓜和葫芦科嫁接蔬菜的产量和经济效益。本文主要对南瓜耐盐性评价方法和耐盐种质资源筛选、南瓜耐盐性形成的生理机制、南瓜耐盐性状的遗传及相关耐盐基因等研究进展进行综述, 并对今后的研究方向进行展望, 以期为解析南瓜耐盐调控机制和选育耐盐性品种提供理论参考。

**关键词:** 南瓜; 耐盐性; 综合评价; 生理机制; 遗传; 综述

土壤盐渍化是指土壤的表土或心土层积累的盐分达到一定临界值, 对作物生长造成危害, 甚至使土地无法耕作、严重退化 (鲁春霞等, 2001)。土壤盐渍化现已成为一个世界性问题, 作为农作物生产中的非生物胁迫因素之一, 不但阻碍了农业生产和生态的发展, 更对作物生长造成了严重的负面影响。我国盐碱地总面积多达 9 913 万  $\text{hm}^2$ , 约占全国国土面积的近 1/10 (朱建峰等, 2018)。此外, 由于过度施肥以及不恰当的灌溉管理等所造成的次生盐渍化现象也使温室等土壤盐渍化问题变得日益严峻 (邢乃林等, 2016)。在盐渍化土壤条件下, 高浓度的盐会导致大量有毒离子和活性氧类物质在植物组织中积累, 从而破坏植物细胞正常代谢平衡, 最终影响植物生长 (Liang et al., 2018)。采用物理法、水利法和化学法等传统方法对土壤进行改良十分耗时耗力, 且收效并不理想 (杨德光等, 2018), 通过种植耐盐作物来利用和改良盐渍化土

壤的方法已逐渐被人们采用 (赵宣等, 2016)。

南瓜属 (*Cucurbita*) 包括 5 个栽培种: 中国南瓜 (*Cucurbita moschata*)、印度南瓜 (*Cucurbita maxima*)、美洲南瓜 (*Cucurbita pepo*)、黑籽南瓜 (*Cucurbita ficifolia*) 和灰籽南瓜 (*Cucurbita mixta*); 除灰籽南瓜外, 其余栽培种因具有根系发达、抗病能力强和适应性强等诸多特点, 在世界范围内广泛种植 (Whitaker, 1974; 张慧波等, 2018)。据中国园艺学会南瓜研究分会(2015)统计, 我国南瓜生产面积约 110 万  $\text{hm}^2$ , 其中肉用南瓜 (包括中国南瓜、印度南瓜和西葫芦) 生产面积 80 万  $\text{hm}^2$  左右, 籽用南瓜 (主要包括印度南瓜和西葫芦) 生产面积 30 万  $\text{hm}^2$  左右; 此外, 因在抗瓜类枯萎病及抗逆等方面的优异表现, 南瓜在黄瓜和西甜瓜等的生产中被作为主要砧木 (丁玉梅等, 2019), 砧用南瓜 (以中国南瓜为主, 少量其他南瓜及种间杂交种) 每年的生产用籽量约 4 800 t (嫁接栽培面积约 130 万  $\text{hm}^2$ )。可见, 南瓜不仅是重要的蔬菜作物, 而且作为砧木在生产中也占有重要地位。

选育耐盐性较强的南瓜品种不但可以提高盐渍化土壤中南瓜和葫芦科嫁接蔬菜的产量和经济效益, 还有助于盐渍化土壤改良及其相关研究 (李卫欣等, 2006; 赵宣等, 2016)。本文综述了近年来南瓜耐盐性评价方法和耐盐种质资源筛选、南瓜耐

王伟奇, 男, 专业方向: 生物科学, E-mail: weiqi-wang@qq.com

\* 通讯作者 (Corresponding authors): 王长林, 男, 副研究员, 硕士生导师, 专业方向: 南瓜遗传育种, E-mail: wangchanglin@caas.cn; 段颖, 女, 助理研究员, 专业方向: 南瓜遗传育种, E-mail: duanying@caas.cn

收稿日期: 2020-06-13; 接受日期: 2020-07-31

基金项目: 北京市果类蔬菜产业创新团队项目 (BAIC01), 中国农业科学院创新工程项目 (CAAS-ASTIP-IVFCAAS)

盐性形成的生理机制、南瓜耐盐性状的遗传及相关耐盐基因等方面的研究进展(表1),并对今后的

研究方向进行展望,以期为解析南瓜耐盐调控机制和选育耐盐性品种提供理论参考。

表1 南瓜耐盐性研究方向

研究方向	关键词	参考文献	
南瓜耐盐性评价方法和耐盐种质资源筛选	耐盐性评价时期 耐盐性评价的离子种类及浓度 耐盐性评价的培养方法 耐盐性评价指标 耐盐种质资源筛选	发芽期, 幼苗期 盐离子种类, 摩尔浓度 实验室鉴定法, 田间鉴定法 盐害指数, 生长指标, 生理生化指标 耐盐种质	孙涌栋等, 2009; 王俊娟等, 2011; 张海波等, 2011; El-Shraiy et al., 2011; 王丽萍等, 2012; 赵青华, 2014; 王清华等, 2018 周俊国等, 2007a; 孙涌栋等, 2009; 王丽萍等, 2012; Colla et al., 2012; 孙洪助等, 2013; Aydinsakir et al., 2013; Lalelou et al., 2013; 王清华等, 2018; 张慧波等, 2018 卫秀英等, 2006; 孙涌栋等, 2009; 周俊国等, 2010a; El-Shraiy et al., 2011; 田雪梅等, 2012; 孙洪助等, 2013; Aydinsakir et al., 2013; 王迎儿等, 2015; 王清华等, 2018; 张慧波等, 2018 陈现臣等, 2007; 孙涌栋等, 2009; 周俊国等, 2010a; 田雪梅等, 2012; 王丽萍等, 2012; 张国新和李秀华, 2012; 孙洪助等, 2013; 赵青华, 2014; 邢乃林等, 2016; 张蕾琛等, 2017; Xu et al., 2017; 王清华等, 2018 周俊国等, 2007b; 王迎儿等, 2015; 张蕾琛等, 2017
南瓜耐盐性形成的生理机制	渗透调节 离子选择性吸收和转运调控 活性氧调控 南瓜响应盐胁迫的信号调控分子	渗透调节物质 离子吸收, 离子调控 活性氧类物质(ROS), 丙二醛(MDA) 多胺(PAs), H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> , miRNA	李卫欣等, 2010a; 周俊国等, 2010b; Ahmed et al., 2010; 田雪梅等, 2012; Nounjan & Theerakulpisut, 2012; Kusvuran et al., 2013; 赵青华, 2014; 姜琳等, 2016; Olave & Santander, 2017 李卫欣等, 2008; 周俊国等, 2008a; 李卫欣等, 2010b; El-Shraiy et al., 2011; James et al., 2011; 田雪梅等, 2012; Hasegawa, 2013; Huang et al., 2013; Shen et al., 2016; Niu et al., 2017 周俊国等, 2007b, 2008b; 李卫欣等, 2010a, 2010b; 王丽萍等, 2011; 赵青华, 2014; 姜琳等, 2016 周俊国等, 2008b; Yin et al., 2014; Xie et al., 2015; 姜琳等, 2016; Shu et al., 2016; Li et al., 2017; Zarza et al., 2017; Huang et al., 2019
南瓜耐盐性状的遗传及相关耐盐基因的研究	遗传规律, 功能基因	Jiang et al., 2012, 2013; Ma et al., 2012; Lin et al., 2013; 王迎儿等, 2015; Xing et al., 2015; 李焕勇等, 2016; Niu et al., 2017, 2018; Chen et al., 2018; Sun et al., 2018; Huang et al., 2019; 张雅文等, 2020	

## 1 南瓜耐盐性评价方法和耐盐种质资源筛选

### 1.1 南瓜耐盐性评价时期

作物的发芽期到幼苗期是整个生长发育过程中对盐胁迫敏感性最高的时期(王俊娟等, 2011; 张海波等, 2011)。南瓜耐盐性评价研究中, 盐胁迫处理时期主要包括: 种子未萌发时即开始处理(王清华等, 2018), 萌发后胚根长5~10 mm时开始处理(孙涌栋等, 2009), 幼苗1片真叶展开时处理(赵青华, 2014), 幼苗3片真叶时处理(王丽萍等, 2012)或在幼苗定植后进行处理(El-Shraiy et al., 2011)。

### 1.2 南瓜耐盐性评价的离子种类及浓度

南瓜耐盐性评价采用的盐离子化合物种类主要

为NaCl和Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, 但是KCl、CaCl<sub>2</sub>、NaNO<sub>3</sub>和Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>等也偶有应用。不同盐离子对南瓜植株的影响不同, 在等渗条件下, NaCl(90 mmol·L<sup>-1</sup>)对植株生长的抑制程度和对质膜的破坏程度要大于Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>(60 mmol·L<sup>-1</sup>)(王丽萍等, 2012); 在等电导率(5 dS·m<sup>-1</sup>)条件下, CaCl<sub>2</sub>对植株的抑制和破坏程度要大于NaCl和KCl(Aydinsakir et al., 2013); 在等摩尔浓度(240 mmol·L<sup>-1</sup>)条件下, NaNO<sub>3</sub>对植株的伤害程度要大于NaCl(Lalelou et al., 2013), 而在其他等摩尔浓度(27 mmol·L<sup>-1</sup>/40 mmol·L<sup>-1</sup>)条件下, NaCl胁迫处理对植株的抑制和伤害程度要大于Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>(Colla et al., 2012)。

对南瓜进行耐盐性评价大多采用不同离子浓度梯度进行处理, 根据试验材料在不同盐浓度胁迫下

各生长指标或生理生化指标的变化进行综合评价。孙涌栋等(2009)、王清华等(2018)研究表明,采用 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 对南瓜进行耐盐性评价的适宜离子浓度为 $90\sim 120\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。若采用 $\text{NaCl}$ 对南瓜进行胁迫处理,浓度为 $120\sim 240\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,各生长指标或生理生化指标的变化在不同材料间差异显著(周俊国等,2007a;孙洪助等,2013;张慧波等,2018)。

### 1.3 南瓜耐盐性评价的培养方法

南瓜种子萌发期和植株生长期的耐盐性评价的培养方法以实验室鉴定法和田间鉴定法为主,主要根据筛选鉴定的种质材料规模和试验目的来决定。其中,种子萌发期的培养方法以组培法(孙涌栋等,2009;周俊国等,2010a)、培养皿滤纸法(孙洪助等,2013;王清华等,2018)和基质法(卫秀英等,2006;王迎儿等,2015)多见报道;植株生长期的培养方法主要有组培法(孙涌栋等,2009;周俊国等,2010a)、基质法(王迎儿等,2015;张慧波等,2018)、水培法(田雪梅等,2012;Aydivinsakir et al., 2013)和田间盐水灌溉法(El-Shraiy et al., 2011)等。

### 1.4 南瓜耐盐性评价指标

南瓜种质的耐盐性可用盐害指数进行评价。通过观察幼苗生长状况对幼苗的受伤害程度进行分级,统计盐害指数,从而评价参试材料的耐盐性,主要依据幼苗生长的受抑制程度、子叶是否正常展开、下胚轴伸长受抑制情况、侧根数目、叶片失水萎蔫程度等表型性状判断幼苗受盐害程度(孙涌栋等,2009;周俊国等,2010a;王丽萍等,2012;邢乃林等,2016)。采用盐害指数作为南瓜耐盐性的评价指标,具有较强的直观性和可操作性,适合较大规模的苗期筛选鉴定。

南瓜耐盐性也可以通过测量和计算盐胁迫后各生长指标变化幅度的大小进行评价。常用的生长指标包括发芽率、发芽势、发芽指数、胚根长度、出苗时间、株高、茎粗、叶长、叶宽、叶面积、鲜质量和干质量等(孙涌栋等,2009;张国新和李秀华,2012;赵青华,2014;张蕾琛等,2017;王清华等,2018)。

除生长指标外,一些在盐胁迫条件下变化幅度较为明显的生理生化指标也可以作为耐盐性评价

指标,通过测量和计算盐胁迫后各生理生化指标变化幅度的大小,对南瓜种质的耐盐性进行评价。常用的生理生化指标包括叶绿素、脯氨酸、可溶性蛋白质、可溶性糖、丙二醛(MDA)等的含量,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等的活性,光合速率、相对电导率等(陈现臣等,2007;田雪梅等,2012;王丽萍等,2012;赵青华,2014;邢乃林等,2016)。

由于南瓜不同种质之间存在形态学上的差异,并且胁迫处理后不同的生长指标变化幅度可能存在一定的相关性,仅用单一指标或某几个指标不能完全代表所有胁迫处理变化的信息,因此通常采用综合分析法对所获得的表型数据进行评价。孙洪助等(2013)研究6个浓度 $\text{NaCl}$ 胁迫处理不同南瓜材料时,用隶属函数值对发芽率、发芽势、发芽指数和胚根长度等4个指标的变化进行了综合评价,通过分析4项指标的隶属函数值总平均值得出不同品种的耐盐性差异,所得结果与发芽势、发芽率、发芽指数和胚根长度等观测指标相符。孙涌栋等(2009)通过 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 处理22个不同南瓜材料后,以盐胁迫指数(SSI)、主根长、侧根数、相对含水量和相对电导率为指标测算隶属函数值和总隶属函数值,最后以隶属函数值为依据进行聚类分析,从而对耐盐南瓜种质资源作出评价。Xu等(2017)分析了盐胁迫下南瓜种子发芽率、发芽势、发芽指数等发芽指标和株高、茎粗、鲜质量、干质量等生长指标,采用UPGMA聚类分析方法,将15个品种分为了3个群体:耐受型、中等耐受型和易感型。采用综合评价法能够较为全面地评价不同种质之间的耐盐性,提高了种质表型鉴定的准确性。

### 1.5 南瓜耐盐种质资源筛选

目前利用盐害指数、生长指标以及综合分析法,已经筛选获得了一批耐盐性较强的南瓜种质资源。周俊国等(2007b)从69份中国南瓜杂交种和4份商品种中,筛选出耐盐性较强的杂交种6份,其中360-3×112-2耐盐性最强。王迎儿等(2015)从27份南瓜自交系材料中,筛选出耐盐性最强的材料NM083和不耐盐的材料XBZM。张蕾琛等(2017)从86份不同类型南瓜材料中,筛选出耐盐性较强的HM14等7份印度南瓜和1份中

国南瓜 P63; 此外, 还筛选出了 6 份耐盐性较好且适宜作为砧木的南瓜材料, 其中包括 2 份中国南瓜材料 LN089 和 HFHF2、2 份印度南瓜材料 KR8 和 LXD12、1 份西葫芦材料 KR6 和 1 份商品杂交种京欣砧 4 号。但目前南瓜砧木品种资源存在遗传背景狭窄等问题, 因此耐盐性种质资源的评价研究, 特别是综合评价体系的建立和优化等工作的开展较为迫切。

## 2 南瓜耐盐性形成的生理机制

近年来, 对耐盐植物的研究日益深入, 植物抵御盐胁迫的生理机制正在逐步被揭示, 主要生理机制包括渗透调节机制、对离子的选择性吸收和隔离机制、活性氧清除机制和对盐胁迫的响应与调节机制等(姜琳等, 2016)。

### 2.1 渗透调节

脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖等作为植物细胞内重要的兼容渗透调节物质, 在植物面对盐胁迫过程中会被大量积累, 起到平衡细胞内外渗透压、阻止细胞质失水以及作为胁迫恢复时的氮源和碳源等作用(Ahmed et al., 2010; Nounjan & Theerakulpisut, 2012; 姜琳等, 2016)。

南瓜受到盐胁迫后, 脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖含量等均会表现出上升趋势, 并且在耐盐性强的南瓜种质中, 各种渗透调节物质上升的幅度显著大于耐盐性较弱的南瓜种质(李卫欣等, 2010a; 周俊国等, 2010b; 田雪梅等, 2012; Kusvuran et al., 2013; 赵青华, 2014; Olave & Santander, 2017), 同时耐盐性强的种质电导率下降幅度相对较小, 渗透调节能力相对更强(周俊国等, 2010b), 表明渗透调节是南瓜耐盐的一种重要机制。

### 2.2 离子选择性吸收和转运调控

在盐胁迫环境中, 植物为维持正常的生长状态, 需要通过选择性吸收离子或者转运离子至特定细胞器来维持细胞内较高的渗透压, 以达到细胞内外离子平衡(Shen et al., 2016)。细胞内维持适宜的  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  浓度比和较低的  $\text{Na}^+$  浓度在植物维持正常生理状态和抵御盐胁迫过程中具有关键作用(James et al., 2011; Hasegawa, 2013)。

南瓜幼苗在盐胁迫处理后, 各个品种南瓜幼

苗体内的  $\text{Na}^+$  均显著增加, 同时  $\text{Ca}^{2+}$  也有不同程度的增加; 与耐盐性弱的材料相比, 耐盐性强的材料幼苗地上部  $\text{Na}^+$  含量、 $\text{Na}^+/\text{K}^+$ 、 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 、 $S_{\text{Na}^+,\text{K}^+}$  值(钠-钾运输选择性系数, 表示盐分胁迫条件下植物体对  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  的吸收和向上运输选择能力的大小,  $S_{\text{Na}^+,\text{K}^+} = \text{Na}^+_{\text{地上部}/\text{根系}} / \text{K}^+_{\text{地上部}/\text{根系}}$ ) 和  $S_{\text{Na}^+,\text{Ca}^{2+}}$  值(钠-钙运输选择性系数, 表示盐分胁迫条件下植物体对  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$  的吸收和向上运输选择能力的大小,  $S_{\text{Na}^+,\text{Ca}^{2+}} = \text{Na}^+_{\text{地上部}/\text{根系}} / \text{Ca}^{2+}_{\text{地上部}/\text{根系}}$ ) 均维持在较低水平, 而  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{Mg}^{2+}$  等含量较高(李卫欣等, 2008; 周俊国等, 2008a; 李卫欣等, 2010b; El-Shraiy et al., 2011; 田雪梅等, 2012)。这些结果表明, 与耐盐性弱的材料相比, 耐盐性强的南瓜材料的根系对  $\text{Na}^+$  的吸收具有更强的排斥能力, 从而能够减少其对  $\text{Na}^+$  的吸收; 此外, 耐盐性强的材料的根系对  $\text{Na}^+$  还具有较强的保持能力, 能将  $\text{Na}^+$  隔离在根系中, 减少  $\text{Na}^+$  向地上部的运输, 从而减轻盐胁迫对植株的伤害(Huang et al., 2013; Niu et al., 2017)。

### 2.3 活性氧调控

当植物受到盐胁迫时, 植物体内活性氧类物质(ROS)的产生与清除平衡系统受到影响, ROS 大量积累造成氧损伤, 在此过程中, SOD、POD 和 CAT 等酶促清除活性氧系统起到重要作用(姜琳等, 2016)。

丙二醛(MDA)的含量可以反映细胞膜过氧化作用的强弱。李卫欣等(2010a, 2010b)研究表明, 随着盐胁迫时间的增加, 南瓜幼苗内 MDA 含量呈上升趋势, 说明了细胞膜脂过氧化程度加重。对于耐盐性较强的南瓜品种, 在盐胁迫后期 MDA 含量会维持在相对较低或相对稳定的水平, 说明植物根系在抗氧化酶和抗氧化物质的作用下, 活性氧和自由基的产生和清除重新恢复平衡(周俊国等, 2007b)。

盐胁迫环境下, 南瓜植株中 SOD、POD、CAT 和 APX 等酶的活性均会有不同程度的增加, 且耐盐性强的材料增幅更为显著(周俊国等, 2007b)。但赵青华(2014)在研究中发现, 耐盐性强的南瓜材料在盐胁迫后 POD 活性不但没有增加反而出现降低的趋势, 表明不同的南瓜材料在耐盐机制上可能存在差异。总体而言, 耐盐性强的南瓜植株内保

护酶活性增强显著,从而降低了 $O_2^-$ 的产生速率和 $H_2O_2$ 的含量,减轻了植株在盐胁迫环境下受到的损害(周俊国等,2008b;王丽萍等,2011;赵青华,2014)。

#### 2.4 南瓜响应盐胁迫的信号调控分子

多胺(PAs)是植物体内普遍存在的低分子量的脂肪族化合物。在植物体内已经发现存在多种多胺,其中最常见的是二胺腐胺(Put)、三胺精胺(Spm)和四胺亚精胺(Spd)。多胺水平的增加与植物耐盐性相关:低水平的Put含量、高水平的Spm和Spd含量有利于提高植物对盐胁迫的耐受性(姜琳等,2016)。Zarza等(2017)通过基因表达分析,发现多胺能够调节几个已知可以提高耐盐性的目标基因的转录水平,包括许多参与茉莉酸(JA)生物合成和信号传递的基因;又通过对多胺氧化酶(PAO)等位基因突变体的研究,证明在耐盐植物中PAs通过调节相关代谢和转录过程,促进早期脱落酸(ABA)和JA的合成,积累糖、糖醇、脯氨酸及三羧酸(TCA)循环中间产物等可溶性渗透调节物质,从而提高植物的耐盐性。

周俊国等(2008b)研究发现,盐胁迫后,南瓜根系中Put、Spd、Spm、PAs含量和Put/PAs均明显上升;耐盐性强的材料Put含量和Put/PAs增幅较小,Spd、Spm、PAs含量和(Spd+Spm)/Put增幅较大。推测盐胁迫后南瓜根系中多胺含量的升高对减少或清除组织中的活性氧有积极作用。

$H_2O_2$ 被认为是介导许多生理反应的重要信号分子,在调节根系 $Na^+$ 和 $K^+$ 吸收过程中可能具有重要作用。Huang等(2019)研究认为,南瓜耐盐性比黄瓜更强的主要原因在于,南瓜根尖NADPH氧化酶(RBOH)在盐胁迫下产生 $H_2O_2$ 信号,通过质膜 $H^+$ -ATPase调控 $Na^+$ 和 $K^+$ 吸收,并通过蒸腾代谢影响离子的地上部运输,从而影响南瓜根尖细胞活力和耐盐性;而黄瓜 $K^+$ 吸收受到的调控则不明显。Li等(2017)用 $80\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 处理南瓜(*Cucurbita maxima*×*C. moschata*)嫁接黄瓜幼苗,结果显示砧木嫁接可以减轻黄瓜幼苗因 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫引起的氧化损伤,这可能是由于NO参与了 $H_2O_2$ 依赖性的抗氧化代谢。Shu等(2016)的研究表明,南瓜嫁接诱导的ABA积累介导了 $H_2O_2$ 的生成,导致 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下的叶

片在ABA/ $H_2O_2$ 信号通路中产生抗氧化防御反应。

有研究表明,植物细胞中miRNA也会参与调节烟草等植物抵抗盐胁迫带来的伤害作用(Yin et al., 2014)。Xie等(2015)研究发现,在 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{NaCl}$ 处理下,N12(*Cucurbita maxima* Duch.)和N15(*Cucurbita moschata* Duch.)的miRNA与对照组(未经盐胁迫处理的N12和N15)相比有明显变化,共鉴定到7个上调的miRNA(包含6个保守miRNA和1个新miRNA),并且差异表达的新miRNA靶基因主要是转录因子和盐胁迫应激反应蛋白,包括脱水诱导蛋白、阳离子/ $H^+$ 反转运蛋白18和与CBL互作的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶,说明miRNA在盐胁迫响应途径中起到重要作用。

### 3 南瓜耐盐性状的遗传及相关耐盐基因的研究

目前有关南瓜耐盐性遗传方面的研究较少。Chen等(2018)用甲基磺酸乙酯(EMS)诱变中国南瓜,筛选获得了2个耐盐突变体,并对其生理生化指标进行了进一步的鉴定;遗传分析显示耐盐突变体表型受QTL控制。张雅文等(2020)利用耐盐性不同的6份南瓜自交系及采用完全双列杂交法配制的杂交后代,研究了南瓜耐盐性遗传规律;结果表明,南瓜耐盐性的遗传符合“2对加性显性-上位性主基因+加性-显性多基因”模型,南瓜各世代耐盐性主基因遗传率在34.62%~62.08%之间,以主基因遗传为主,适合在早期世代进行选择。

近年来,分子生物学等相关技术飞速发展,转录组、蛋白质组和代谢组等方法在植物耐盐机制研究中起着重要作用,为耐盐植物的筛选及耐盐机理机制的研究提供了有力的技术支持(李焕勇等,2016)。研究表明,NADPH氧化酶编码基因突变会引起根部活性氧信号调控功能缺陷,盐胁迫下拟南芥突变体植株蒸腾速率以及维管束向地上部转运 $Na^+$ 的能力都高于野生型,同时由于 $Na^+/K^+$ 平衡以及细胞质 $Ca^{2+}$ 信号受到影响,导致突变体产生NaCl敏感表型(Jiang et al., 2012; Ma et al., 2012),该过程受到SnRK2.4/2.10介导的ABA信号途径以及ETO1(ethylene overproducer1)和EIN3(Ethylene-Insensitive3)介导的乙烯信号途径共同

调控 (Jiang et al., 2012, 2013; Lin et al., 2013)。

通过南瓜和黄瓜的嫁接体系,进一步揭示了盐胁迫信号转导途径上一些功能基因对黄瓜嫁接苗耐盐性的调控作用。*NCED3s* 基因(编码 1 个 ABA 生物合成的关键限速酶)的表达水平增加会促进叶肉细胞中 ABA 诱导的气孔关闭,从而提高南瓜的耐盐性(李焕勇等, 2016; Niu et al., 2018)。在  $75 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 盐胁迫处理下,与黄瓜自体嫁接苗相比,南瓜砧木根尖 NADPH 氧化酶编码基因 *RbohD* 和 *RbohF* 转录水平升高,同时定位在根尖细胞膜上的  $\text{H}^+$ -ATPase 和钾离子转运器 HAK5 酶活性增强。此外,  $\text{H}_2\text{O}_2$  信号还参与介导嫁接苗气孔关闭,降低蒸腾速率,从而使嫁接苗细胞中的离子浓度和碳水化合物代谢有关的重要分子信号维持在一定浓度,避免受到盐胁迫的影响(Xing et al., 2015; Niu et al., 2017, 2018; Huang et al., 2019)。此外,研究还发现高亲和性钾转运蛋白(HKTs)在植物体内长距离运输  $\text{Na}^+$  方面具有重要作用。Sun 等(2018)通过在南瓜蛋白质数据库中比对拟南芥 HKT1,发现了 2 个高度同源的南瓜 HKT 编码基因,序列分析发现 *CmHKT1; 1* 属于中国南瓜中 HKT 基因家族; NaCl 胁迫条件下, *CmHKT1; 1* 在根中转录水平显著增加; 酵母突变体的异源表达分析表明 *CmHKT1; 1* 是一个  $\text{Na}^+$  选择性转运蛋白,黄瓜异源表达 *CmHKT1; 1* 可以降低植株地上部  $\text{Na}^+$  的积累; 这些结果表明, *CmHKT1; 1* 通过限制  $\text{Na}^+$  从根系转移到地上部来抵御盐胁迫。该基因在南瓜耐盐性状的获得性应用上表现出一定的潜力。Niu 等(2018)通过 qRT-PCR 分析也发现,盐胁迫后 HKT1 和细胞内  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  (NHX4/6) 转运蛋白的表达上调,导致叶肉细胞  $\text{Na}^+$  的吸收减少,并转运至叶脉中,叶脉中  $\text{Na}^+$  含量增加。王迎儿等(2015)以耐盐和不耐盐的 2 份南瓜材料,构建了  $\text{F}_2$  群体并进行 BSA 研究,发现 RAPD 引物 P597 可能与耐盐相关位点紧密连锁。但目前对于参与盐胁迫信号转导途径的重要基因的克隆与功能解析等工作尚不够深入。

#### 4 问题与展望

土壤盐渍化问题严重影响蔬菜作物的产量和经济效益,对南瓜等优质盐碱改良作物的耐盐性研究

日益受到人们的重视。一些重要植物(作物)的耐盐生理机制已有较为深入和系统的研究,而南瓜耐盐性的研究尽管已取得了一定的成果与进展,但具体遗传和分子调控机制尚不完全明确,相关工作仍需进一步深入研究。

① 南瓜耐盐种质的鉴定与评价方法及分级标准仍需进一步完善。耐盐种质的鉴定评价是开展耐盐品种选育的基础和前提。目前对南瓜耐盐性的鉴定和评价工作,只是在有限数量群体的种质中,鉴定出该群体中相对耐盐的种质,且鉴定与评价时期多采用种子萌发期及幼苗期,其结果与成株期耐盐性的相关性尚不清楚。在水稻耐盐性鉴定与评价方法研究方面,通过研究确定了芽期、苗期、孕穗期和全生育期的耐盐性鉴定的最适盐浓度,并进一步提出了采取“实验室+人工盐池+沿海盐碱地”的“全生物量测定法”,以“耐盐指数”评价水稻耐盐性(王才林等, 2019)。耿雷跃等(2019)通过研究水稻全生育期耐盐性鉴定方法,提出了水稻全生育期耐盐性鉴定的最佳盐浓度,并选择性测定穗长、每穗粒数和总干物质质量这 3 个农艺性状的耐盐系数,对水稻种质进行全生育期耐盐性的快速鉴定与预测。水稻耐盐性鉴定方法的研究结果,将为南瓜耐盐性鉴定方法提供重要的参考。因此,在南瓜上应采用何种鉴定方法、达到何种耐盐指标才能应用于盐渍化到何种程度的土壤等问题,还需要进一步深入系统地开展相关的工作,尽快建立南瓜耐盐性鉴定和评价标准。

② 南瓜耐盐性状 QTL 的定位研究、主效基因的克隆与功能解析将成为研究热点。随着南瓜基因组测序的完成,利用南瓜耐盐材料对耐盐基因进行 QTL 定位分析、全基因组关联分析(GWAS)等技术手段将会逐渐应用到耐盐主效 QTL 位点和基因定位中,解析耐盐基因功能并在优异性状聚合和定向育种中加以利用,大幅度提高南瓜耐盐品种的选育效率。

③ 利用基因工程改良南瓜品种性状将具有广阔的应用前景。目前,在番茄、马铃薯等耐盐性研究已较为成熟的模式作物中,通过基因工程的改良手段(利用基因工程转入耐盐相关基因)进行耐盐机制的研究,均取得了实质进展(孙玉燕等, 2012; 李青等, 2017)。南瓜耐盐性研究相对于模

式作物较为落后, 在相关模式作物中已取得进展的研究内容与研究方法对于南瓜耐盐性研究具有极好的借鉴意义。

④ 基因组学、转录组学、蛋白组学、代谢组学等研究方法将在南瓜耐盐机理研究方面得到更多的应用。目前, 有关南瓜耐盐方面的研究, 大多集中于盐胁迫后南瓜植株的生理生化指标和形态指标的变化上, 而在分子水平上的研究较少, 多组学研究方法的应用将会极大地推动南瓜耐盐机制的研究进展。

南瓜耐盐性形成机制复杂, 尚有待于更加深入地系统地开展各项研究工作, 助力南瓜耐盐新品种及耐盐砧木品种选育, 以期提高土壤盐渍化胁迫下的葫芦科瓜类蔬菜的产量和经济效益。

#### 参考文献

- 陈现臣, 吕有军, 王彩霞. 2007. 盐环境下西葫芦幼苗生长发育研究. 种子, 26 (10): 42-44.
- 丁玉梅, 谢俊俊, 张杰, 姚春馨, 张兴国, 杨正安. 2019. 黑籽南瓜的利用与研究进展. 中国蔬菜, (2): 22-33.
- 耿雷跃, 马小定, 崔迪, 张启星, 韩冰, 韩龙植. 2019. 水稻全生育期耐盐性鉴定评价方法研究. 植物遗传资源学报, 20 (2): 267-275.
- 姜琳, 王有婧, 周薇, 郭长虹. 2016. 植物抵抗盐胁迫的生理机制. 北方园艺, (23): 190-194.
- 李焕勇, 杨秀艳, 唐晓倩, 张华新. 2016. 植物响应盐胁迫组学研究进展. 西北植物学报, 36 (12): 2548-2557.
- 李青, 秦玉芝, 胡新喜, 王万兴, 熊兴耀. 2017. 马铃薯耐盐性研究进展. 园艺学报, 44 (12): 2408-2424.
- 李卫欣, 陈贵林, 赵利, 任良玉, 王冉, 吕桂云. 2006. NaCl 胁迫下不同南瓜幼苗耐盐性研究. 植物遗传资源学报, 7 (2): 192-196.
- 李卫欣, 陈贵林, 任良玉, 王鹏. 2008. 氯化钠胁迫对不同品种南瓜幼苗阳离子含量的影响. 应用生态学报, 19 (3): 569-574.
- 李卫欣, 刘畅, 王鹏, 陈贵林. 2010a. NaCl 胁迫对不同南瓜幼苗生理特性的影响. 北方园艺, (6): 56-58.
- 李卫欣, 王鹏, 姚太梅. 2010b. NaCl 胁迫对南瓜幼苗  $\text{Na}^+$  及  $\text{Ca}^{2+}$  含量的影响. 北方园艺, (5): 1-3.
- 鲁春霞, 于云江, 关有志. 2001. 甘肃省土壤盐渍化及其对生态环境的损害评估. 自然灾害学报, 10 (1): 99-102.
- 孙洪助, 李鹤, 郭世荣, 孙锦, 李宁. 2013. 8 个不同砧用南瓜品种萌芽期耐盐性比较. 江苏农业科学, 41 (6): 130-133.
- 孙涌栋, 郝峰鸽, 徐斌. 2009. 种子萌发期南瓜杂交品种耐盐评价. 河南农业科学, 38 (10): 111-114.
- 孙玉燕, 刘磊, 郑峥, 张春芝, 周龙溪, 宗园园, 李涛, 李君明. 2012. 番茄耐旱和耐盐遗传改良的研究进展及展望. 园艺学报, 39 (10): 2061-2074.
- 田雪梅, 魏珉, 刘青, 董传迁, 王秀峰, 史庆华, 杨凤娟. 2012. 不同抗性砧木嫁接黄瓜幼苗对 NaCl 胁迫的生理响应. 应用生态学报, 23 (1): 147-153.
- 王才林, 张亚东, 赵凌, 路凯, 朱镇, 陈涛, 赵庆勇, 姚姝, 周丽慧, 赵春芳, 梁文化, 孙明法, 严国红. 2019. 耐盐碱水稻研究现状、问题与建议. 中国稻米, 25 (1): 1-6.
- 王俊娟, 王德龙, 樊伟莉, 宋贵方, 王帅, 叶武威. 2011. 陆地棉萌发至三叶期不同生育阶段耐盐特性. 生态学报, 31 (13): 3720-3727.
- 王丽萍, 孙锦, 郭世荣, 田婧, 陆晓民, 阳燕娟. 2011. 等渗  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  和 NaCl 胁迫对黄瓜砧用南瓜幼苗生长和活性氧代谢的影响. 西北植物学报, 31 (10): 2045-2051.
- 王丽萍, 孙锦, 郭世荣, 刘书仁, 刘超杰, 田婧. 2012. 黄瓜砧用白籽南瓜对不同盐胁迫的耐性评价. 应用生态学报, 23 (5): 1311-1318.
- 王清华, 高旭利, 刘文宝, 李天晓, 许莉, 张卫华. 2018. 砧木南瓜种子萌发期耐盐性评价的适宜  $\text{Ca}^{2+}$  浓度筛选. 山东农业科学, 50 (2): 45-49.
- 王迎儿, 高旭, 王毓洪, 宋慧, 应泉盛, 张香琴, 严蕾艳, 张宴瑜. 2015. 南瓜耐盐种质的筛选鉴定及耐盐基因的标记. 浙江农业学报, 27 (3): 372-379.
- 卫秀英, 高扬帆, 李广领, 汤菊香. 2006. 不同南瓜品种种子发芽耐盐性的研究. 种子, 25 (1): 14-15, 18.
- 邢乃林, 张蕾琛, 应泉盛, 王迎儿, 王毓洪. 2016. 不同浓度盐胁迫对南瓜幼苗的影响. 浙江农业科学, 57 (7): 1078-1081.
- 杨德光, 雷光宇, 杨姗, 张春宵, 徐密林, 杨慧, 李晓辉. 2018. 作物耐盐碱 QTL 定位的表型鉴定研究进展. 分子植物育种, 16 (5): 1619-1625.
- 张国新, 李秀华. 2012. 南瓜萌发期和幼苗期耐盐性鉴定指标研究. 安徽农业科学, 40 (1): 73-75.
- 张海波, 崔继哲, 曹甜甜, 张佳彤, 刘千千, 刘欢. 2011. 大豆出苗期和苗期对盐胁迫的响应及耐盐指标评价. 生态学报, 31 (10): 2805-2812.
- 张慧波, 邢乃林, 王迎儿, 应泉盛, 黄芸萍, 王毓洪. 2018. 不同盐胁迫时间对南瓜苗期生长的影响. 黑龙江农业科学, (5): 5-9.
- 张蕾琛, 邢乃林, 应泉盛, 王迎儿, 张慧波, 王毓洪, 黄芸萍. 2017. 不同类型南瓜耐盐材料的筛选. 中国瓜菜, 30 (6): 9-13.
- 张雅文, 王健, 葛瑞栋, 郭世荣, 束胜, 王玉, 孙锦, 李兴. 2020. 砧用南瓜耐盐性的遗传分析. 中国蔬菜, (5): 18-25.
- 赵青华. 2014. 砧木南瓜  $F_1$  代及其亲本幼苗对盐胁迫的响应. 西北农业学报, 23 (1): 183-186.
- 赵宣, 韩霖昌, 王欢元, 张扬. 2016. 盐渍土改良技术研究进展. 中国农学通报, 32 (8): 113-116.
- 中国园艺学会南瓜研究分会. 2015. 2014 年度南瓜产业技术发展报告. 牡丹江: 籽用南瓜产业发展经验交流会暨学术研讨会.
- 周俊国, 朱月林, 刘正鲁, 张古文, 王建国. 2007a. NaCl 胁迫对中国南瓜杂交种成株期根系生理生化特征的影响. 西北植物

- 学报, 27 (10): 2052-2058.
- 周俊国, 朱月林, 刘正鲁, 王建国. 2007b. 组培条件下中国南瓜杂交种耐盐材料的筛选. 核农学报, 21 (4): 345-348.
- 周俊国, 朱月林, 杨立飞, 刘正鲁, 张古文. 2008a. NaCl胁迫下中国南瓜杂交种和黑籽南瓜植株离子吸收和积累特性研究. 植物营养与肥料学报, 14 (3): 546-551.
- 周俊国, 扈惠灵, 朱月林, 张古文, 刘正鲁. 2008b. 氯化钠胁迫对南瓜根系游离态多胺含量和活性氧水平的影响. 应用生态学报, 19 (9): 1989-1994.
- 周俊国, 扈惠灵, 曾凯, 王亚民. 2010a. 无菌培养条件下不同黄瓜砧木幼苗期耐盐性的比较. 北方园艺, (5): 4-7.
- 周俊国, 扈惠灵, 曾凯, 张猛. 2010b. 两种黄瓜砧木(南瓜)幼苗对NaCl胁迫的渗透调节响应. 中国农学通报, 26 (6): 208-211.
- 朱建峰, 崔振荣, 吴春红, 邓丞, 陈军华, 张华新. 2018. 我国盐碱地绿化研究进展与展望. 世界林业研究, 31 (4): 70-75.
- Ahmed C B, Rouina B B, Sensoy S. 2010. Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 58 (7): 4216-4222.
- Aydinsakir K, Ulukapi K, Kurum R, Buyuktas D. 2013. Effects of different salt source and concentrations on germination and seedling growth of some pumpkin seeds varieties used as rootstock. African Journal of Agriculture Research, 8 (19): 2254-2262.
- Chen X J, Guo W L, Jiang L N, Hayat S, Chen B H, Yang P M, Zhou J G, Li X Z, Bai Y B. 2018. Screening of EMS-induced NaCl-tolerant mutants in *Cucurbita moschata* Duchesne ex Poi. Pakistan Journal of Botany, 50 (4): 1305-1312.
- Colla G, Roupheal Y, Rea E, Cardarelli M. 2012. Grafting cucumber plants enhance tolerance to sodium chloride and sulfate salinization. Scientia Horticulturae, 135: 177-185.
- El-Shraiy A M, Mostafa M A, Zaghlool S A, Shehata S A M. 2011. Physiological aspect of NaCl-salt stress tolerant among cucurbitaceous cultivars. Australian Journal of Basic and Applied Sciences, 5 (11): 62-71.
- Hasegawa P M. 2013. Sodium ( $\text{Na}^+$ ) homeostasis and salt tolerance of plants. Environmental & Experimental Botany, 92: 19-31.
- Huang Y, Bie Z L, Liu P Y, Niu M L, Zhen A, Liu Z X, Lei B, Gu D J, Lu C, Wang B T. 2013. Reciprocal grafting between cucumber and pumpkin demonstrates the roles of the rootstock in the determination of cucumber salt tolerance and sodium accumulation. Scientia Horticulturae, 149: 47-54.
- Huang Y, Cao H S, Yang L, Chen C, Shabala L, Xiong M, Niu M L, Liu J, Zheng Z H, Zhou L J, Peng Z W, Bie Z L, Shabala S. 2019. Tissue-specific respiratory burst oxidase homolog-dependent  $\text{H}_2\text{O}_2$  signaling to the plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase confers potassium uptake and salinity tolerance in Cucurbitaceae. Journal of Experimental Botany, doi: 10.1093/jxb/erz328.
- James R, Blake C, Byrt C, Munns R. 2011. Major genes for  $\text{Na}^+$  exclusion *Nax1* and *Nax2* (wheat *HKT1; 4* and *HKT1; 5*) decrease  $\text{Na}^+$  accumulation in bread wheat under saline and waterlogged conditions. Journal of Experimental Botany, 62 (8): 2939-2947.
- Jiang C F, Belfield E J, Mithani A, Visscher A, Ragoussis J, Mott R, Smith J A C, Harberd N P. 2012. ROS-mediated vascular homeostatic control of root-to-shoot soil Na delivery in *Arabidopsis*. The EMBO Journal, 31 (22): 4359-4370.
- Jiang C F, Belfield E J, Cao Y, Smith J A, Harberd N P. 2013. An *Arabidopsis* soil-salinity-tolerance mutation confers ethylene-mediated enhancement of sodium/potassium homeostasis. The Plant Cell, 25 (9): 3535-3552.
- Kusvuran S, Ellialtioglu S, Polat Z. 2013. Applications of salt and drought stress on the antioxidative enzyme activities and malondialdehyde content in callus tissues of pumpkin genotypes. Journal of Food, Agriculture & Environment, 11 (2): 496-500.
- Lalelou F S, Shafagh-Kolvanagh J, Fateh M. 2013. Effect of salinity on germination indexes of medicinal plant naked pumpkin (*Cucurbita pepo*). International Journal of Agriculture and Crop Sciences, 5 (13): 1424-1426.
- Li L, Shu S, Xu Q, An Y H, Sun J, Guo S R. 2017. NO accumulation alleviates  $\text{H}_2\text{O}_2$ -dependent oxidative damage induced by  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  stress in the leaves of pumpkin-grafted cucumber seedlings. Physiologia Plantarum, 160 (1): 33-45.
- Liang W J, Ma X L, Wan P, Liu L Y. 2018. Plant salt-tolerance mechanism: a review. Biochemical & Biophysical Research Communications, 495 (1): 286-291.
- Lin Y C, Yang L, Chen D D, Chen D, Zu Y G, Tang Z H. 2013. A role for Ethylene-Insensitive3 in the regulation of hydrogen peroxide production during seed germination under high salinity in *Arabidopsis*. Acta Physiologiae Plantarum, 35 (5): 1701-1706.
- Ma L Y, Zhang H, Sun L R, Jiao Y H, Zhang G Z, Miao C, Hao F S. 2012. NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF function in ROS-dependent regulation of  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  homeostasis in *Arabidopsis* under salt stress. Journal of Experimental Botany, 63 (1): 305-317.
- Niu M L, Xie J J, Sun J Y, Huang Y, Kong Q S, Nawaz M A, Bie Z L. 2017. A shoot based  $\text{Na}^+$  tolerance mechanism observed in pumpkin—an important consideration for screening salt tolerant rootstocks. Scientia Horticulturae, 218: 38-47.
- Niu M L, Xie J J, Chen C, Cao H S, Sun J Y, Kong Q S, Shabala S, Shabala L, Huang Y, Bie Z L. 2018. An early ABA-induced stomatal closure,  $\text{Na}^+$  sequestration in leaf vein and  $\text{K}^+$  retention in mesophyll confer salt tissue tolerance in *Cucurbita* species. Journal of Experimental Botany, 69 (20): 4945-4960.
- Nounjan N, Theerakulpisut P. 2012. Effects of exogenous proline and trehalose on physiological responses in rice seedlings during salt-

- stress and after recovery. *Plant Soil & Environment*, 58 (7): 309–315.
- Olave J, Santander C. 2017. Effect of saline priming in *Cucurbita ficifolia* Bouche seeds on germination parameters and synthesis of proline. *Acta Horti*, 1151: 245–250.
- Shen Y, Shen L, Shen Z X, Jing W, Ge H L, Zhao J Z, Zhang W H. 2016. The potassium transporter OsHAK21 functions in the maintenance of ion homeostasis and tolerance to salt stress in rice. *Plant Cell & Environment*, 38 (12): 2766–2779.
- Shu S, Gao P, Li L, Yuan Y H, Sun J, Guo S R. 2016. Abscisic acid-induced H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> accumulation enhances antioxidant capacity in pumpkin-grafted cucumber leaves under Ca (NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> stress. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1489. doi: 10.3389/fpls.2016.01489.
- Sun J Y, Cao H S, Cheng J T, He X M, Sohail H, Niu M L, Huang Y, Bie Z L. 2018. Pumpkin CmHKT1; 1 controls shoot Na<sup>+</sup> accumulation via limiting Na<sup>+</sup> transport from rootstock to scion in grafted cucumber. *International Journal of Molecular Sciences*, 19: 2648. doi: 10.3390/ijms19092648.
- Whitaker T W. 1974. *Cucurbita*/King R C. Handbook of genetics, 1st ed. Boston: Springer: 135–144.
- Xie J J, Lei B, Niu M L, Huang Y, Kong Q S, Bie Z L. 2015. High throughput sequencing of small RNAs in the two *Cucurbita* germplasm with different sodium accumulation patterns identifies novel MicroRNAs involved in salt stress response. *PLoS One*, 10 (5): e0127412.
- Xing W W, Li L, Gao P, Li H, Shao Q S, Shu S, Sun J, Guo S R. 2015. Effects of grafting with pumpkin rootstock on carbohydrate metabolism in cucumber seedlings under Ca (NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, (87): 124–132.
- Xu Y, Guo S R, Li H, Sun H Z, Lu N, Shu S, Sun J. 2017. Resistance of cucumber grafting rootstock pumpkin cultivars to chilling and salinity stresses. *Korean Journal of Horticultural Science & Technology*, 35 (2): 220–231.
- Yin F Q, Gao J, Liu M, Qin C, Zhang W Y, Yang A G, Xia M Z, Zhang Z M, Shen Y O, Lin H J, Luo C G, Pan G T. 2014. Genome-wide analysis of water-stress-responsive microRNA expression profile in tobacco roots. *Functional & Integrative Genomics*, 14 (2): 319–332.
- Zarza X, Atanasov K E, Marco F, Arbona V, Carrasco P, Kopka J, Fotopoulos V, Munnik T, Gómez-Cadenas A, Tiburcio A F, Alcázar R. 2017. Polyamine oxidase 5 loss-of-function mutations in *Arabidopsis thaliana* trigger metabolic and transcriptional reprogramming and promote salt stress tolerance. *Plant, Cell & Environment*, 40 (4): 527–542.

## Research Progress on Salt Tolerance in *Cucurbita*

WANG Wei-qi<sup>1</sup>, ZHANG Meng<sup>2</sup>, QIN Zhao-chen<sup>1</sup>, MA Wei<sup>2</sup>, SUN Ting-zhen<sup>2</sup>, SHI Yu-zi<sup>2</sup>, DUAN Ying<sup>2\*</sup>, WANG Chang-lin<sup>2\*</sup>

(<sup>1</sup>College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; <sup>2</sup>Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Horticultural Crop Biology and Germplasm Enhancement, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081, China)

**Abstract:** Soil salinization is one of the main abiotic stresses in vegetable production. Pumpkin (*Cucurbita* spp.) displayed strong tolerance to salt stress and was used as rootstock in grafting cultivation of cucumber, melon and watermelon. Selection of pumpkin varieties with salt tolerance is helpful to improve the yield and economic benefits of pumpkin and Cucurbitaceae grafted vegetables. This paper summarized the research progress on evaluation methods for salt tolerance of *Cucurbita* and salt-tolerant *Cucurbita* germplasm screening, physiological mechanism in forming *Cucurbita* salt tolerance, inheritance of *Cucurbita* salt tolerance traits and related salt tolerance genes in *Cucurbita*. Furthermore, the paper also prospected the future research direction, hoping to provide more theoretical references for understanding the regulatory mechanism of pumpkin salt tolerance, and selection of salt tolerant varieties.

**Key words:** *Cucurbita*; Salt tolerance; Comprehensive evaluation; Physiological mechanism; Heredity; Review