

水稻耐鹽性之介紹

國立中興大學農藝學系 趙萬蓉
農試所作物組 楊純明

一、前言

在作物生育過程中，都會遭遇生物性(如病、蟲、草)及非生物性(如氣象、栽培、營養元素)等逆境因子，因而使其生長、發育乃至於產量與品質受到影響，鹽害和乾旱係其中兩項主要約制作物生產的逆境因子。鹽害可由天然或人為因素造成，導致土壤溶液中溶解過多的鹽分、土壤空隙充滿層層鹼性離子，使得作物主動或被動吸收過多鹽類並抑制水分的攝取，進而影響作物的常態生理代謝與生產流程。據估計全世界至少有20%的耕地有鹽分過高的不利限制，光是中國大陸即有超過9,900萬公頃的鹽鹼土地，而國內目前的土壤鹽化問題亦日益惡化。臺灣近海的農地大多蓄積了相當濃度的鹽分，亦有數量龐大的農田因為長期過量肥料施用而形成鹽分地或強鹼性土壤，這些現象已經嚴重的干擾了包括水稻在內的許多農作物正常生育並帶來農業生產的負面作用，值得各界重視。

通訊作者：楊純明研究員
連絡電話：04-23302301-7117

一般而言，土壤的鹽化會造成作物吸收過多的鹽類，引起諸如細胞內部離子、滲透潛勢和水分等的不平衡，進而阻滯或限制了作物的生長。然而，作物及品種之間具有不等的耐鹽性，在發芽率、活力指數、苗長、電導度及過氧化酵素活性等諸多反應上顯示出差別。能夠在高鹽分土壤生長的作物及品種，通常具有耐鹽及適應乾旱的特性，可作為耐鹽機制的探討及耐鹽基因的篩檢材料。耐鹽性的強弱在某種程度上取決於對鈉離子的排除或減少吸收的能力，耐旱性則彰顯於外觀形態調整或自身溶質調節的能力，因此仍然可以利用土壤中有限水分及其他營養元素。雖然耐鹽作物多具耐旱性，反之耐旱作物是否同時表現耐鹽特性，迄今尚無明確定論，是一項可以深入研究的題目。

水稻係世界主要糧食之一，全球約有三分之一的人口以稻米為主食。隨著科技的進步及土地開發，加上化學肥料與藥物的超限使用，受到鹽化汙染的土壤日漸擴大，已經對諸如稻米等糧食生產帶來了很大的威脅。以種子處理、土壤改良或其他傳統農田管理方法，已經無法跟上生產需求的腳步，因此極需要從遺傳育種來選育出耐鹽性品種，並

搭配以系統性作法來操作農耕才能配合人口增長生產足夠的糧食。水稻為我國最重要的糧食作物，稻米也是國人傳統主食，臺灣目前培育出許多抗病、抗蟲、高產及質優的水稻品種，但是這些稻種泰半對鹽分敏感。原因是國內的水稻育種甚少特別將耐鹽性列入選拔標準，因此迄今尚無適合鹽分地栽培的品種育成。面臨土壤次生鹽漬化面積及鹽鹼性農地的增加趨勢，農耕地卻又逐年減少，建立‘在地’水稻耐鹽性有關的基礎資訊、栽培技術與育種選拔值得被農政機關和農業試驗研究單位關注，也應當成為試驗研究的工作方向之一。本文願藉此機會提醒、呼籲有關各界，針對土壤鹽漬化現象與鹽鹼性農地增加問題，以及因應的農作物育種與栽培技術等，宜未雨綢繆及早規劃與因應。

二、鹽分傷害及耐鹽機制

作物遭逢鹽分逆境的初期，植株即開始出現外觀徵狀變化，葉片將由於缺水而捲曲，植株將因為鹽類離子的累積產生毒害現象，植體部分組織逐漸形成壞死區塊，各種徵狀隨著鹽害程度的增加而漸次進展。而吾人即可依照鹽分傷害程度的發展和徵狀的演變，發展出各種目測判別或生理生化的傷害指標來應用於耐鹽性的篩選。在這些鹽分或鹼性離子大量累積的土壤，由於理化性質的劣化及生物相的失衡，將使得土壤微生物活性降低、有效性水分減少。於是，作物根系對水分及營養元素的吸收受限，細胞滲透壓增強、膨壓變小、生長抑制、植體矮化終至於植株凋萎、死亡，各種鹽分傷害徵狀隨時間及受害程度逐一浮現。又在鹽分逆境下，有許多的作物會因為體內累積過多的鹽分、鹼性離子影響到體內的酵素活性，部分作物乃透過調節離子及區域化受害部位來抵抗或減輕鹽分逆境的負面效應。另有作物經過植體內酵素保護系統的互相調節，來清除膜脂過氧化中的活性氧，以達到保護膜結構的作用。此外，作物在不同的生育階段對鹽分的敏感性及感受程度不一，因此上述外觀徵狀的表現有所差別，在耐鹽性的篩檢上多依特定需求條件而定。可藉由鹽分逆境下誘導的組織培養，或者耐鹽植株之篩檢，再透過育種程序選育出耐鹽性水稻新品種。

耐鹽性的一般篩檢常從農藝性狀著手，株高、葉面積、生長速率、存活率及產量等皆是常用的指標，葉片傷害指數、相對生長速率及相對生長減少量等亦多有使用，但必須注意各個生育階段耐鹽性的差異使其反應不同。也因為所篩檢耐鹽特性與生長、產量及品質之間的關係互異，使得耐鹽性篩選及育種不易達成，往往需耗費大量時間和人力。針對水稻耐鹽特性的選育以斯里蘭卡和印度進行較早，斯里蘭卡在1939年已找出Pokkali品種，印度於1943年選育出KRI-24及BR4-10兩耐鹽稻種，國際稻米研究所IRRI則於1975年起實施4年的耐鹽觀察圃計畫選出32份材料，再雜交出上千個耐鹽品系。中國大陸於1966年在河北等地進行了水稻耐鹽性檢定，並於1981年開始所謂全面性抗鹽鹼水稻篩檢工作。國內若欲從事水稻耐(抗)鹽性研究，可以分由耐鹽篩檢方法與標準、遺傳育種及栽培管理等多方向進行，並配合予生理機制探討和生物科技導入，來獲取研究實效、縮短研究期程。

在分子領域的研究上，認為水稻耐鹽性受到主效基因或多個數量性狀基因控制，且這些基因易受外界環境的影響而改變。有許多報告曾分離出對鹽分離子敏感的基因(如酵母基因群中的HAL1

和HAL2、水稻中的類HAL2、HAL3與OsIM1等)，這些基因增強了對鹽分離子(如鈉離子、氯離子)的耐受性或排除能力，而提高了作物的耐鹽性。在水稻方面，另有耐鹽分子標記、數量性狀位點(QTL)及轉基因技術等的發展，以DNA的多態性為基礎的遺傳標記(如RAPD、RFLP、AFLP、SSR等)用於耐鹽分子標記篩選、基因定位，提供對耐鹽的遺傳更多的瞭解而助益於育種工作。尤其轉基因技術克服了物種間的隔離，成為一種新的育種方法，假以時日在育種上將可作出更大的貢獻。

三、增強耐鹽性的滲透調節物質

過去近四十年期間世界各地已對作物耐鹽性的生理機制進行了廣泛的試驗研究，發現當作物受到高鹽分濃度衝擊時，會破壞代謝過程氧自由基(活性氧)產生及其清除系統的平衡。在輕中度的鹽分逆境下，作物可藉由提高清除酵素的活性來緩解活性氧的傷害，即提升自身的抗氧化能力，另外亦可憑靠滲透調節作用。除了無機離子(如鉀、鈣)之外，細胞內將主動的累積和合成可溶性有機質的滲透調節物質(osmolytes)來維持滲透壓的平衡，以保持內部適當的水分含量。換言之，作物的滲透調節物質基本上可分成兩大類，其一是由外在環境進入細胞內的無機離子，其二是細胞內部自行合成產生的有機溶質(以多元醇和含氮化合物為主)。這些低分子量的有機滲透調節物質，可以增強作物對鹽害在內的非生物性逆境的耐受性，常見的有脯氨酸(proline)、海藻糖(trehalose)、甜菜鹼(betaine)、糖醇(sugar alcohol)等，這些有機質的累積是植物耐鹽性的指標。本文即特別簡介此四種有機溶質，提高讀者對相關機制的瞭解。

早在1950年代即在遭受旱害的多年生黑麥草種子中發現含有豐富的游離脯胺酸，隨後也在小麥、高粱、玉米、水稻等穀類作物中陸續被發現，又有學者研究發現鹽分衝擊會明顯激發脯胺酸合成鳥胺酸。脯胺酸是水溶性最強的胺基酸，擁有很強的水合能力，其疏水端可與蛋白質結合而親水端則與水結合，使得蛋白質可以抓住更多的水來防止高滲透壓差條件下細胞因失水而變性。據此細胞內累積脯胺酸被認為可以提高作物的耐鹽性(及耐旱能力)，甚至於在藻類和原核生物的滲透調節上均扮演關鍵角色，分別具有滲透質調節劑、自由基清除劑、酵素和細胞結構保護劑等功能，並可作為調節氧化還原電位的能量接收劑。

有許多的證據證明海藻糖具有保存生物活力的特殊功能，且可維持脫水生物膜的穩定性，在遭受低溫、鹽害、脫水等情況下提高作物抗逆境的能力。自然界存在的海藻糖主要是由兩個葡萄糖分子經 α,α-1,1糖苷鍵連結的非還原性雙糖分子。據悉美國康乃爾大學研究人員已成功取自大腸桿菌的海藻糖基因*ots*A和*ots*B組成融合基因TPSP5，且已順利轉入印度型(秈型)香米中，提高了該水稻的耐鹽能力。

許多高等植物在鹽逆境或缺水情況下會累積甜菜鹼來維持細胞的膨壓，以達到無毒滲透和保護劑的作用。有研究發現甜菜鹼有助於鈉離子從細胞質流向液胞，提高液胞中鈉離子的濃度。目前已知甜菜、高粱及菠菜等作物中含有BADH基因，又有學者嘗試利用農桿菌將BADH基因導入水稻中，但其耐鹽性狀則尚待進一步研究。另有學者試以將維生素B複合體之一的氧化酵素(CodA)基因利用農桿菌轉入水稻中，此氧化酵素

有助於甘胺酸甜菜鹼的生成，雜交後的結果分析顯示該轉殖基因可讓水稻存活在0.15 mol L-1 NaCl的環境。

糖醇類物質廣泛分布於高等植物、動物、藻類、細菌、酵母等之中，近年來因為基因工程轉殖技術的研究日益成熟，人們對這類物質也有了較明確的認識，瞭解其分別具有作為代謝物質、抗氧化劑及細胞滲透調節劑等作用。將糖醇作為相容性溶質來降低細胞的滲透潛勢，可使水稻在高滲透壓環境下吸收水分及生長。據瞭解糖醇類物質尚能穩定生物性大分子(如蛋白質)表面的結合水，維持蛋白質分子的空間結構，如此功用對於細胞內酵素活性具有重要意義。

四、水稻耐鹽性篩選(檢)

水稻的耐鹽性是一種複雜的生理特性，其品種之間的耐鹽性亦隨著不同生育期而異，惟大多數水稻的耐鹽性篩檢研究偏好於秧苗期進行。主要篩選方式有在鹽分逆境下的種子萌芽鑑定法，在營養液中加入NaCl的沙土培養逆境法，在灌溉水中添加特定比例鹽分的秧苗澆灌法，或直接以海水灌溉苗株等多種方法。根據國際稻米研究所IRRI的綜合分析，耐鹽鑑定中土壤種植優於液植，而移植比直播好，而秧苗年齡以滿兩周者較佳。然而，耐鹽性檢定常受到環境的影響，也因為生態型而有差別，整體言秈稻苗期耐鹽性高於粳稻。

對水稻耐鹽性的評估可分從外表徵狀及生理生化性狀進行，一如前述所謂的表型指標具有目測辨識優點。秧苗期的外觀表現如種子發芽率、幼苗成活率、鹽害等級等為主要指標，其中鹽害等級常以葉片受害百分比或死葉比例表示，惟最好以完全抽出葉為準，並避免主觀評比。農業試驗所曾針對水稻台農67號經疊氮化鈉化學誘變純化之突變庫品系進行耐鹽性篩檢，發現大部分品系的秧苗生長在鹽分逆境初期即會受到抑制，出現缺水造成的葉片捲曲。接下來更由於鹽離子的累積，而產生離子毒害現象，最終導致水稻幼株植體組織受到傷害(黃化、白化)而壞死。該項試驗雖然篩選出若干個初級耐鹽品系，但仍需要再予以多世代的多次檢定確認其耐鹽特性。本文藉以提醒類似以化學誘變來篩檢逆境耐(抗)性篩檢的研究，無論係化學或輻射誘變，受到影響的基因或基因片斷仍可能透過雜交甚或回交不斷的重組，原先篩選出的耐(抗)性未必已經完全固定，反而產生更多的分離組合。任何初步選出的初級性(徵)狀，可能在多世代後消失無蹤，或者明顯降低耐/抗性(徵)狀表現，必須非常謹慎其試驗結果的表述及後續利用。

五、結語

在農業科技發達的今日，由於自然的地理環境或是人為因素所產生的鹽分地卻越來越多，而且已經影響到作物生產。在可預見農地資源日益短少的未來，如何開拓鹽逆境的邊際土地於糧食生產，已成為考驗吾人智慧的重大課題。再者，當人們已經開始意識到生態農業對人類生活與生存的重要性時，環境保護與生態維護已不再是口號，而是農耕無可旁貸與推託的必行之路。為了農業的永續和生物的存續，人為資材的使用必須十分謹慎，一包肥料、一份農藥或一件塑膠布的鋪陳，都應當考慮再三，以免再次傷害農耕土地。針對耐鹽性、抗旱性乃至於抗病蟲特性的作物育種工作，也應該主動而積極的規劃進行。