

# 大豆耐盐性研究进展<sup>\*</sup>

於丙军 刘友良

(南京农业大学农学系, 南京 210095)

**摘要** 本文从离子毒害、膜脂和蛋白质组分改变、活性氧伤害、根瘤和盐腺等方面, 概述了有关大豆耐盐性的研究进展。阐明了大豆可以通过渗透调节、膜组分改变、清除活性氧等生理机制增强抗盐性, 还可通过根瘤、盐腺等形态结构适应盐逆境。指出了提高大豆耐盐性以进行盐土生物改良和综合开发的可能途径及今后的研究方向。

**关键词** 大豆; 耐盐性; 离子毒害; 膜组分; 根瘤; 盐腺

全世界有近三分之一的土地是盐碱地<sup>[1]</sup>, 我国约有 2600 万公顷, 其中盐碱耕地约有 660 万公顷<sup>[2]</sup>。随着工业的发展, 灌溉地和塑料大棚面积的不断扩大, 海水倒灌形成海滨滩涂, 盐碱地还有不断扩大的趋势。因此, 作物耐盐性的提高、盐渍土的生物治理和综合开发是未来农业发展的重大课题<sup>[3]</sup>。现有的研究表明, 植物的盐适应主要有排盐 (salt excretion)、积盐 (salt accumulation) 和拒盐 (salt exclusion) 三种。盐生植物一般为排盐或积盐型, 淡土植物通常为拒盐型。绝大多数农作物属于淡土植物, 但作物不同, 耐盐性强弱也不同。就大豆而言, 它起源于中国, 是我国的主要农作物之一。栽培大豆 (*Glycine max.*) 属于中度耐盐植物, 盐胁迫条件下, 其产量下降, 盐敏感品种较耐盐品种受盐胁迫的影响更大<sup>[4]</sup>。此外东亚地区还分布有种类繁多的野生大豆 (*Glycine max.*)。近年来有关大豆盐害或耐盐机理及耐盐种质选育方面, 国内外均有一些报道, 现根据收集到的资料, 作如下概述

## 1 离子的吸收、分配及渗透调节

盐胁迫对植物造成的危害主要是离子毒害、渗透胁迫和营养不平衡<sup>[3]</sup>。就离子毒害而言, 大豆盐害主要是  $\text{Na}^+$  效应, 还是  $\text{Cl}^-$  效应尚未定论。邵桂花等<sup>[5]</sup> (1994) 根据大豆植株排斥  $\text{Cl}^-$  为显性, 吸  $\text{Cl}^-$  为隐性, 认为大豆离子毒害主要是  $\text{Cl}^-$  效应。不过更有众多的研究者把研究的对象集中在  $\text{Na}^+$  上, 如 Durand 和 Lacan<sup>[6]</sup> (1994) 研究表明, 进入栽培大豆木质部液流中的  $\text{Na}^+$  在向叶片运输过程中可被木质部薄壁细胞重新吸收, 跨膜横向运输至韧皮部, 再运送到根系, 但对  $\text{Cl}^-$  无此作用, 所以茎基部  $\text{Na}^+$  含量显著高于叶片。他们还提出了  $\text{Na}^+$  通过质膜  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向运输方式进入木质部薄壁细胞的假说<sup>[7]</sup>。大豆不同品种耐盐性的差异取决于这种限制  $\text{Na}^+$  向叶片运输的能力。我们在大豆种子发芽期, 采用 Kingsbury 等<sup>[8]</sup> (1986) 的  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  等渗胁迫毒害比较试验的结果表明: 在 1.1 MPa 等渗

<sup>\*</sup> 国家自然科学基金 (No. 39870069) 资助项目。

收稿日期 1999-07-28

Received on July 28, 1999

胁迫下单  $\text{Na}^+$ 、单  $\text{Cl}^-$  和  $\text{NaCl}$  对各大豆品种发芽率均有明显抑制作用,其顺序是  $\text{NaCl}$  处理 > 单  $\text{Cl}^-$  处理 > 单  $\text{Na}^+$  处理。

渗透调节是植物适应盐胁迫的最基本特征之一<sup>[3]</sup>。参与渗透调节的物质包括无机物(如  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  等)和有机物(如脯氨酸、有机酸等),和有机物(如脯氨酸、有机酸等)<sup>[9]</sup>。Elsayed等<sup>[10]</sup>(1992)研究表明,栽培大豆 Maple Arrow 品种适盐细胞(盐浓度可高达 680mM)以积累  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  作为主要渗透调节物,但脯氨酸、可溶性糖等有机溶质对渗透调节也有贡献。Elsamad<sup>[11]</sup>(1997)发现大豆耐盐品种 Clark 和 Forest 在盐胁迫下体内可溶性蛋白、脯氨酸等游离氨基酸及  $\text{K}$   $\text{Ca}$  积累,而盐敏感品种 Kint 体内水分、糖、蛋白质、 $\text{K}$   $\text{Ca}$  等物质减少。在含  $\text{NaCl}$  的选择培养基中获得的大豆小真叶愈伤组织,其脯氨酸含量随  $\text{NaCl}$  浓度增高而急剧上升,利于愈伤组织进行渗透调节,吸水维持膨压<sup>[12]</sup>。不过也有不同报道,如 Krackhardt 等<sup>[13]</sup>(1995)发现,大豆 Maple Arrow 品种在盐胁迫下,尽管生长量显著下降达 55%,但干物质产量、有机酸和脯氨酸则无明显变化。Moftah<sup>[14]</sup>(1987)报道,大豆抗盐性强品种 Ransom 在盐胁迫下叶片脯氨酸含量增加和溶质势下降幅度均明显低于抗盐性弱品种 Bragg,并认为脯氨酸的积累不能作为抗盐性或缓解盐胁迫的指标,而可能是一种伤害性反应。

## 2 膜脂和蛋白质组分的变化

植物的膜系统主要由膜脂和膜蛋白组成,膜脂包括磷脂、糖脂和固醇。现在认为,膜系统是盐害的原初和主要部位<sup>[15-16]</sup>。盐胁迫下维持膜系统结构和功能的完整性是植物控制离子吸收、运输和分配,表现抗盐性的必要条件。Zenoff 等<sup>[17]</sup>(1994)发现,大豆品种 Bragg 和 Dowling(耐盐性较前者弱)在盐胁迫下根中磷脂含量和脂肪酸组分均无明显变化,而游离固醇和甘油三酯均上升,不同的是 Dowling 根中糖脂含量上升,而 Bragg 则保持不变,但 MGDG/DG DG 比值却由 0.8 上升到 2.0。常汝镇等<sup>[4]</sup>(1994)的研究表明,低浓度盐胁迫使大豆籽粒蛋白质含量显著下降,脂肪含量显著提高,脂肪酸组成中的亚油酸( $\text{C}_{18:2}$ )和亚麻酸( $\text{C}_{18:3}$ )含量显著增加,油酸( $\text{C}_{18:1}$ )含量显著降低,并认为亚麻酸含量高利于作物提高抗逆性,但高浓度盐胁迫下相反。Huang<sup>[18]</sup>(1996)研究了栽培大豆 Kaoshing 品种在盐胁迫下叶片质膜的膜脂组分及相变,结果表明,盐胁迫下质膜中饱和脂肪酸与不饱和脂肪酸的比值及膜脂相变的焓(或温度)均上升,磷脂含量下降。

Surjus<sup>[16]</sup>(1996)等报道,在 25mM  $\text{NaCl}$  胁迫下,大豆栽培品种 Hodgson 根细胞质膜和其它微粒体膜中蛋白质含量无明显变化,但脂肪酸不饱和度(IUFA)分别下降 53% 和 26%。另外,器官水平根中的研究表明,盐胁迫下胆固醇+菜油甾醇/谷甾醇+豆甾醇比值由对照的 0.154 下降至 0.132,而谷甾醇/豆甾醇比值由对照的 2.149 上升至 2.372。质膜膜脂饱和度的提高(或 IUFA 值的下降)和谷甾醇/豆甾醇比值的提高,有利于盐胁迫下膜功能的调节,增强抗盐性<sup>[16-19]</sup>。Huang<sup>[20]</sup>(1997)通过线性蔗糖密度梯度离心制备大豆 Kaoshing 品种的叶绿体外(封)(OEM)和内(封)(IEM)两种膜,发现盐胁迫使其叶绿体膜主要的脂肪酸—油酸( $\text{C}_{18:1}$ )和棕榈酸( $\text{C}_{16:0}$ )的合成能力降低,但稍低浓度的盐胁迫预锻炼可部分维持其合成能力。

活性氧伤害也是植物受盐害不可忽视的一个方面,耐盐植物可通过增强活性氧清除系统(包括酶系统与非酶系统)来减轻活性氧伤害。Huang<sup>[21]</sup>(1995)报道,经高渗锻炼的

大豆 Kaoshium品种幼苗较未受锻炼幼苗有较高的谷胱甘肽还原酶 (GR)、抗坏血酸过氧化物酶 (APOX)和脱氢抗坏血酸还原酶 (DAsAR)活性,这有利于降低膜脂过氧化程度,从而提高植株的耐盐性。

大豆 (包括栽培和野生品种) SOD同工酶主要有 Mn-SOD和 Cu-Zn-SOD两种,在非盐胁迫下,其活性在萌发初期迅速降低,然后逐渐增强<sup>[22-23]</sup>。陈一舞等<sup>[24]</sup> (1994)发现,盐胁迫可诱导萌发大豆种子胚根中产生较多新的 SOD同工酶带。以耐盐品种和敏感品种的大豆子叶为材料,研究结果表明, SOD活性主要位于细胞溶质,而线粒体、叶绿体较少,但叶绿体 SOD对盐胁迫反应最敏感,且两品种间的差异主要集中在叶绿体 Cu-Zn-SOD: C<sub>2</sub>C<sub>3</sub> 酶谱上,它可能与大豆耐盐性有关<sup>[25]</sup>。

### 3 与根瘤的关系

盐胁迫对大豆根瘤的发育 (包括数量和重量)和干物质产量影响较大,根瘤形成及其固氮能力较植株生长对盐胁迫更敏感<sup>[26-27]</sup>。Velagaleti等<sup>[11]</sup> (1989)证明,根瘤菌虽有抗盐和盐敏感之分,但是大豆的耐盐性首先取决于其自身对盐胁迫的耐受能力,其次取决于与之共生的根瘤菌,而且根瘤形成的数量和固氮能力 (或乙炔还原酶活性)与其寄主的耐盐性呈正相关,因此根瘤的耐盐性也不容忽视<sup>[27]</sup>。Elsheikh等<sup>[28]</sup> (1989)对鹰嘴豆属和大豆属的 8种根瘤菌耐盐性的研究表明,根瘤菌的耐盐性与其种类,生长介质是否存在低 pH 适当温度及合适的碳源等条件有关。Delgado等<sup>[27]</sup> (1994)分别以豌豆、蚕豆、菜豆和大豆为材料,发现盐胁迫下,各植株的固氮能力、茎和根瘤干重及根瘤中豆血红蛋白 (或豆根瘤蛋白) 可溶性蛋白含量均下降。进一步的研究表明,中度盐胁迫下,根瘤固氮受到抑制与根瘤菌吸 O<sub>2</sub> 受阻、呼吸减弱有关;严重胁迫下,可能还与根瘤中豆血红蛋白含量的下降有关。Serraj等<sup>[29]</sup> (1994)以大豆 Kingson品种为材料,发现盐胁迫下大豆根瘤呼吸商 (RQ)与酒精含量均明显上升,也说明盐胁迫下根瘤细胞吸 O<sub>2</sub> 受阻,无氧呼吸或发酵过程增强。Comba等<sup>[30]</sup> (1997)报道,盐胁迫下大豆耐盐性栽培品种 377根瘤中豆血红蛋白、谷胱甘肽含量及乙炔还原酶活性较对照无明显变化,而盐敏感品种 411中都明显下降; 411品种的抗氧化酶,如 GR、APOX、CAT及 SOD活性分别下降 50%、30%、20%和 25%,而 377品种则分别上升 15%、20%、30%和 80%。因此 411品种的膜脂过氧化程度增加达 50%,而 377则较轻。可见,盐胁迫下,大豆盐敏感品种根瘤固氮能力下降可能还与其诱导的活性氧伤害加剧有关。

### 4 大豆盐腺的发现

盐腺是某些生长在盐碱地上的植物在叶等气生部位的表面形成的一种泌盐结构。按其结构组成,可分为三种: (1)大米草等草本植物的双细胞腺体 (Two-celled Glands); (2)藜科植物的表皮囊结构 (Bladder cells); (3)海榄雌属等植物的多细胞腺体 (Multicellular Glands)<sup>[31]</sup>。盐腺泌盐是耗能的主动过程,主要依赖腺体细胞中线粒体提供的 ATP,经膜结合 H<sup>+</sup>-ATPase 转化为离子跨膜运输的动力,进入分泌细胞原生质体中的盐分先泵入液泡,然后通过质膜与液泡膜的融合,以胞吐的形式或通过离子通道排出体外<sup>[32]</sup>。陆静梅等<sup>[33]</sup> (1998)在从事一年生大豆结构演化及其环境影响的研究中,首次从山东省垦利县黄河入海口的盐碱滩地上发现了具有泌盐结构-盐腺的一年生野生大豆种群。扫描电镜显示,盐腺着生于茎、叶外切向壁的间隙处,呈圆球形,体积大小不等,基部有

一小柄,球形盐腺直径为  $21.6\mu\text{m}$ ,柄长  $1.2\mu\text{m}$ ,泌盐孔直径约为  $5.6\mu\text{m}$  幼嫩盐腺通过泌盐孔泌盐,成熟盐腺以整体破碎方式释盐,又根据其茎皮内存在传递细胞的特点,认为盐分在腺体内的转运是以原生质体分泌形成角质化层,将含盐小液泡包裹成小液泡包,在传递细胞的作用下经胞间连丝进入柄细胞,再由胞间连丝进入球形分泌细胞,即盐分在腺体内为一共质体运输过程。不过这一机制尚有待更深入的研究和验证

## 5 提高大豆耐盐性的可能途径

有关大豆盐害或耐盐机理的研究表明,利用化学调控手段提高耐盐性具有一定的可行性。如冯文新等<sup>[34]</sup>(1997)研究表明, $\text{CaCl}_2$ 和 $\text{CaSO}_4$ 对晋豆1号种子盐胁迫下萌发及幼胚生长都有明显的缓解效应,并认为与 $\text{Ca}^{2+}$ 能增强种子萌发时蛋白酶和脂肪酶活性,提高呼吸速率,促进种子萌发及幼胚生长有关,但应该看到,由于栽培大豆的遗传基础已越来越窄,依赖化学调控手段提高其抗盐性受到很大局限,产量和品质难以取得较大的突破。基于我国野生大豆资源丰富,且野生大豆与栽培大豆间遗传物质交流容易的特点,利用野生大豆拓宽栽培大豆的遗传基础,进行耐盐种质的创新,以提高其抗盐性,则具有良好的发展前景。邵桂花等<sup>[2]</sup>(1993)建立了一套大豆种质资源耐盐性的田间鉴定方法,并对大豆种质的耐盐性进行了广泛的筛选,已选出数个全生育期耐盐的品种。马淑时等<sup>[35]</sup>(1994)使用盐害指数指标法对1020份大豆品种分别于芽期和苗期进行抗盐碱性鉴定,结果表明,同一品种的耐盐碱性在发芽期和苗期无相关性,但其抗干旱性和耐盐碱性明显正相关。Hu等<sup>[36]</sup>(1997)提出了用水培法结合耐盐系数(Salt tolerant efficient)指标鉴定大豆品种耐盐性的新方法。王洪新等<sup>[37]</sup>(1997)报道了盐渍条件下野生大豆群体的遗传分化和生理适应,没有发现同工酶变异与耐盐性相关,绝大多数RAPD(随机扩增多态性DNA)产物与耐盐性无关,但鉴定到个别高耐盐个体所特有的RAPD位点,如OPJ04<sub>600</sub>。Zhong等<sup>[38]</sup>(1997)使用改进的RAPD方法-DAF(DNA amplification fingerprinting)在耐盐品种Morgan和Wenfeng7中鉴定到三个特异的多态性位点,即8.6f/350bp 8-27/240bp和8-15/215bp,这些位点是否与耐盐性紧密连锁尚待进一步研究。

## 6 结束语

综上所述,在继续充分探讨大豆盐害或耐盐分子机理的基础上,广泛收集和研究我国丰富的野生大豆资源,特别是结合人们已有的研究怪柳属、藜属、海榄雌属、补血草属等植物中盐腺的方法,对具盐腺野生大豆进行深入的研究,以揭示其盐腺的形态发生学、生理学和遗传学基础,并利用这一新型的种质资源进行耐盐栽培大豆品种的遗传基因工程选育,应当成为今后利用大豆进行盐碱地生物治理和综合开发的重要内容。

## 参 考 文 献

- 1 Velagaleti, RR, Marsh, S., Influence of host cultivars and bradyrhizobium strains on the growth and symbiotic performance of soybean under salt stress. *Plant and Soil*, 1989, 119(1): 133- 138
- 2 邵桂花, 常汝镇, 陈一舞, 大豆耐盐性研究进展, *大豆科学*, 1993, 12(3): 244- 248
- 3 刘友良, 汪良驹, 植物对盐胁迫的反应和耐盐性。见余叔文、汤章城主编, *植物生理与分子生物学* (第二版), 科学出版社, 1998, 752- 769
- 4 常汝镇, 陈一舞, 邵桂花, 万超文, 盐对大豆农艺性状及籽粒品质的影响, *大豆科学*, 1994, 13(2): 101- 105

- 5 邵桂花, 常汝镇, 陈一舞, 闫淑荣, 大豆耐盐性遗传的研究, 作物学报, 1994, 20(6): 721– 726
- 6 Durand, M. and Lacan, D. Sodium partitioning within the shoot of soybean. *Physiologia Plantarum*, 1994, 91: 65– 71
- 7 Lacan, D. and Durand, M.,  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$  exchange at the xylem/symplast boundary. *Plant Physiol.*, 1996, 110: 705– 711
- 8 Kingsbury, RW, and Epstein E., Salt sensitivity in wheat. *Plant Physiol.*, 1986, 80: 651– 654
- 9 张海燕, 赵可夫, 盐分和水分胁迫对盐地碱蓬幼苗渗透调节效应的研究, 植物学报, 1998, 40(1): 56– 61
- 10 Elsayed, H. and Kirkwood RC., Solute accumulation in soybean (*Glycine max.* L.) cells adapted to NaCl salinity. *Hyton Horn*, 1992, 31(2): 233– 249
- 11 Elsamad, HM A, and Shaddad, MAK., Salt tolerance of soybean cultivars, *Biologia Plantarum*, 1997, 39(2): 263– 269
- 12 陈云昭, 王玉国, 在盐胁迫下获得的大豆愈伤组织及再生植株的生化反应, 大豆科学, 1992, 11(1): 70– 73
- 13 Krackhardt, M, and Guerrier, G., Effect of osmotic and ionic stresses on proline and organic acid contents during inhibition and germination of soybean seeds, *Journal of Plant Physiology*, 1995, 146: 725– 730
- 14 Moftah, AE, and Michel, BE., The effect of sodium chloride on solute potential and proline accumulation in soybean leaves. *Plant Physiol.*, 1987, 83(2): 238– 240
- 15 刘友良, 毛才良, 汪良驹, 植物耐盐性研究进展, 植物生理学通讯, 1987, (4): 1– 7
- 16 Surjus, A and Durand, M., Lipid changes in soybean root membranes in response to salt treatment. *Journal of Experimental Botany* 1996, 47(294): 17– 23
- 17 Zenoff, AM, Hlal, M, Galo, M and Moreno, H., Changes in roots lipid composition and inhibition of the extrusion of protons during salt stress in two genotypes of soybean resistant or susceptible to stress. Varietal differences. *Plant and Cell Physiology*, 1994, 35(5): 729– 735
- 18 Huang, CY., Salt stress induces lipid degradation and lipid phase transition in plasma membrane of soybean plants. *Taiwania*, 1996, 41(2): 96– 104
- 19 龚红梅, 於丙军, 刘友良, 脂肪酸对盐胁迫大麦幼苗液泡膜微囊膜脂组分及功能的影响, 植物学报, 1999, 41(4): 414– 419
- 20 Huang, CY, Liao, EC, Kuo, TY., Effects of salt stress on the biosynthesis of lipids in chloroplast membranes of soybean plant, *Taiwanis*, 1997, 42(1): 63– 72
- 21 Huang, CY, and Chen, YM., Role of glutathione reductase and related enzymes in salt- tolerant mechanism of soybean plants grown under salt- stress condition. *Taiwania*, 1995, 40(1): 21– 34
- 22 庄炳昌, 徐豹, 路琴华, 萌发过程中野生大豆 (*G. soja*) 和栽培大豆 (*G. max*) 超氧化物歧化酶的变化, 大豆科学, 1988, 7(3): 241– 243
- 23 王爱国, 罗广华, 邵从本等, 大豆种子超氧化物歧化酶的研究, 植物生理学报, 1983, 9(1): 77– 83
- 24 陈一舞, 常汝镇, 邵桂花, 闫淑荣, 盐胁迫下大豆超氧化物歧化酶的变化, 作物学报, 1994, 20(3): 363– 367
- 25 陈一舞, 邵桂花, 常汝镇, 盐胁迫对大豆幼苗子叶各细胞器超氧化物歧化酶 (SOD) 的影响, 作物学报, 1997, 23(2): 214– 219
- 26 Elsheikh, EAE, and Wood, M., Nodulation and  $\text{N}_2$  fixation by soybean inoculated with salt- tolerant rhizobia or salt- sensitive bradyrhizobia in saline soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27: 657– 661
- 27 Delgado, MJ, Ligerio, F, and Liuch, C., Effects of salt stress on growth and nitrogen fixation by pea, faba- bean, common bean and soybean plants. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26(3): 371– 376
- 28 Elsheikh, EAE, Wood, M., Respose of chickpea and soybean rhizobia to salt influence of carbon source, temperature and pH, *Soil Biology and Biochemistry*, 1989, 21(7): 883– 887
- 29 Serraj, R, Roy, G, and Drevon, JJ., Salt stress induces a decrease in the oxygen uptake of soybean nodules and in their permeability to oxygen diffusion, *Physiologia Plantarum*, 1994, 91(2): 161– 168
- 30 Comba, ME, Benavides, MP, Gallego, SM, and Tomaro, ML., Relationship between nitrogen fixation and

- oxidative stress induction in nodules of salt- treated soybean plants. *Phyton* Buenos Aires, 1997, 60 115- 126
- 31 Thomson, WW, Farady, CD, and Oross, JW. , Salt glands. In Baker, DA, and Hall, JL. (des. ), Solute transport in plant cells and tissues. Long man Scientific and Technical, Essex. 1998, 498- 537
- 32 Balsamo, RA, Thomson, WW. , Ultrastructural features associated with secretion in the salt glands of *Frankenia grandifolia* and *Avicennia germinans*. *American Journal. of Botany*, 1993, 80(11): 1276- 1283
- 33 陆静梅, 刘友良等, 中国野生大豆盐腺的发现, 科学通报, 1998, 43(19): 2074- 2079
- 34 冯文新, 张宝红, 钙处理对盐胁迫下大豆种子萌发及其生理生化指标的影响, 大豆科学, 1997, 16(1): 48- 53
- 35 马淑时, 王伟, 大豆品种资源的抗盐碱性研究, 吉林农业科学, 1994, 4 69- 71
- 36 Hu, ZA, Wang, HX. , Salt tolerance of wild soybean ( *Glycine soja*. ) in natural populations evaluated by a new method. *Soybean Genetics Newsletter*, 1997, 24 79- 80
- 37 王洪新, 胡志昂, 钟敏等, 盐渍条件下野大豆群体的遗传分化和生理适应: 同工酶和随机扩增多态 DNA 研究, 植物学报, 1997, 39(1): 39- 42
- 38 Zhong, M, Hu, ZA, and Gresshoff, PM. , Search for molecular markers of salt tolerance of soybean by DNA amplification fingerprinting, *Soybean Genetics Newsletter*, 1997, 24 81- 82

## RECENT PROGRESS IN STUDY ON SALT TOLERANCE IN SOYBEAN

Yu Bingjun Liu Youliang

(*Department of Agronomy, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095*)

**Abstract** This paper has reviewed recent progress in study on salt tolerance of soybean ( *Glycine* L ), including ion toxicity, changes of membrane lipids and proteins, active oxygen damage, nodules and salt glands. The salt tolerance is promoted not only by physiological mechanisms, such as osmotic adjustment, changes of membrane components, removing active oxygen, but also by morphological structures, i. e. nodules and salt glands. The pathways of biological improvement and comprehensive exploitation of saline soil, and the researching direction in the future are also discussed.

**Key words** Soybean; Salt tolerance; Ion toxicity; Membrane components; Nodules; Salt glands