

油菜耐盐碱种质鉴定与品种选育研究进展

高桂珍¹, 翟云孤², 张鲁斌¹, 常金梅¹, 罗海华¹, 伍晓明^{2*}

1. 嘉应学院生命科学院, 广东省山区特色农业资源保护与精准利用重点实验室, 广东 梅州 514015;

2. 中国农业科学院油料作物研究所, 农业农村部油料作物生物学与遗传育种重点开放实验室, 武汉 430062

摘要: 盐碱地作为有效的耕地后备资源, 其整治和利用尤为重要。油菜是世界上重要的油料作物, 也是用于开发利用盐碱地的重要作物之一。从渗透调节物质、抗氧化酶活性、光合作用参数以及盐碱胁迫相关基因报道等方面分析了油菜响应盐碱胁迫的生理生化和分子机制, 全面阐述了油菜苗期、营养生长期和成熟期耐盐碱种质的鉴定方法和优异资源筛选, 概述了耐盐碱油菜品种选育和推广利用的最新状况, 并对未来的研究方向进行了展望, 为油菜耐盐碱新品种培育提供理论基础和育种思路。

关键词: 油菜; 耐盐碱性; 生理机制; 分子机制; 鉴定; 品种选育

DOI: 10.19586/j.2095-2341.2022.0104

中图分类号: S565.4

文献标志码: A

Advances on Germplasm Identification and Variety Breeding to Saline-alkali Stress of Rapeseed

GAO Guizhen¹, ZHAI Yungu², ZHANG Lubin¹, CHANG Jinmei¹, LUO Haihua¹, WU Xiaoming^{2*}

1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Conservation and Precision Utilization of Characteristic Agricultural Resources in Mountainous Areas, School of Life Science, Jiaying University, Guangdong Meizhou 514015, China;

2. Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Oil Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Oil Crops Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430062, China

Abstract: As an effective reserve land resource of cultivated land, the regulation and utilization of saline alkali land is particularly important. Rapeseed is an important oil crop in the world, which is one of the few crops used to develop and utilize in saline-alkali fields. In this paper, the physiological, biochemical and molecular mechanisms of rapeseed response to saline alkali stress were analyzed from the aspects of osmotic regulators, antioxidant enzyme activities, photosynthetic parameters and reports of genes related to saline alkali stress. The identification methods were comprehensively expounds and excellent germplasm of saline alkali tolerant were screened during the seedling stage, vegetative growth stage and mature stage of rapeseed. The latest status of variety selection and utilization of saline alkali tolerant rapeseed were summarized, and the research direction in the future was prospected. It was expected to provide the theoretical basis and breeding ideas for the cultivation of new saline-alkali tolerant varieties in rapeseed.

Key words: rapeseed; saline-alkali tolerant; physiological mechanism; molecular mechanisms; identification; variety breeding

油菜是我国种植面积最大的油料作物, 占国内油料作物总量的 55%, 对保障我国油料及植物食用油供给安全具有重要意义。菜籽油中油酸含

量高, 饱和脂肪酸含量低, 亚油酸和亚麻酸含量适中, 多种维生素和甾醇含量丰富, 是食用植物油重要的营养资源。此外, 菜籽油在化工、制药和生物

收稿日期: 2022-06-15; 接受日期: 2022-08-05

基金项目: 中国农业科学院科技创新工程重大科研任务(CAAS-ZDRW202105); 广东省自然科学基金项目(2021A1515012523)资助。

联系方式: 高桂珍 E-mail: gaoguiz0610@163.com; *通信作者 伍晓明 E-mail: wuxm@oilcrops.cn

能源领域的应用也日益增加,有巨大的经济价值和发展潜力。我国油菜每年提供食用油约520万t,由于国内菜籽油产量有所下降,加之消费需求攀升,使得近几年菜籽油进口依存度呈持续上升趋势,高达30%~40%。2022年中央一号文件提出:大力实施大豆和油料产能提升工程,确保大豆和油料扩种取得可考核的成效。要提高油菜产量,首先要增加种植面积,在耕地面积有限的情况下,如何充分利用盐碱地、解决油菜在盐碱地正常生长尤为重要。

随着人口增长和城市化进程的推进,耕地面积持续减少;另一方面,土壤盐碱化问题愈发严重,中国的盐碱地总面积不断增加,大面积盐碱地可开发利用,主要分布在东北、中北部、西北、滨海和华北五大区域^[1]。盐碱地是我国耕地“扩容、提质、增效”的重要来源,是农业开发利用的后备土地资源^[2]。因此,盐碱地亟待整治开发利用^[3]。盐碱地的开发利用,作为一项技术性难题,长期以来备受关注。2021年10月,习近平总书记在黄河三角洲考察时指出:“18亿亩耕地红线要守住,5亿亩盐碱地也要充分开发利用。如果耐盐碱作物发展起来,对保障中国粮仓、中国饭碗将起到重要作用”^[4]。2022年中央一号文件也提出,要严守18亿亩耕地红线,开展盐碱地种植示范。示范区育种从治理盐碱地适应植物,转变为选育耐盐碱植物适应盐碱地,总书记对此表示赞同^[4]。这充分说明改良盐碱地的战略意义,为如何改良盐碱地指明了方向。随着科学技术的不断进步,盐碱地的改造和应用取得了可喜的成果,示范区通过种业创新和生态化利用,在盐碱地里培育出了品质好、产量高的多种耐盐碱作物^[4]。许多关于盐碱地的研究表明,通过种植作物可以降低盐碱地的土壤盐分,改善土壤生态环境,提高盐碱地的生产力^[5-6]。

油菜适应性广,在我国从南到北都有种植,研究表明油菜是中度耐盐作物,也是少数用于盐碱地开发利用的作物之一^[7]。种植油菜对土壤有一定的改良效果,可以降低土壤pH,改良土壤盐碱度,改善土壤理化性状,提高土壤肥力^[8-9]。本文主要就国内外开展的油菜响应盐碱胁迫的生理和分子机制、耐盐碱评价鉴定方法以及优异种质筛选、耐盐碱油菜品种选育和推广利用现状等方面进行了阐述,以期后续油菜耐盐碱育种研究提

供理论依据。

1 油菜响应盐碱胁迫的生理机制研究

中性盐(NaCl和Na₂SO₄)和碱性盐(NaHCO₃和Na₂CO₃)都会引起土壤盐碱化^[10]。通常将中性盐胁迫称为盐胁迫,主要特点是盐度升高;碱性盐胁迫称为碱胁迫^[11],主要特点是盐度和pH均升高。因此,碱性盐胁迫比中性盐胁迫所造成的土壤问题更加严重,生态破坏力更强^[12]。盐胁迫主要对植物造成渗透胁迫、离子胁迫和氧化胁迫的伤害^[13],而碱胁迫除此之外还增加了高pH胁迫^[14],严重阻碍了植物对水和营养物质的吸收,对油菜的伤害也更为严重和复杂。中国盐碱地尤其是内陆盐碱地多是盐胁迫和碱胁迫混合。

盐碱混合胁迫对作物生理指标主要产生两方面影响:一是土壤盐碱化造成植物光合作用减弱^[15]、渗透胁迫^[16]、离子毒害^[17]等问题,扰乱细胞生理代谢,严重影响植物的生长和发育;二是因土壤pH升高,造成一些金属离子如Fe²⁺、Mg²⁺、Ca²⁺等沉积,无机阴离子相应减少,阻碍植物对矿物质营养素的吸收和摄取,损伤细胞结构^[18]。植物在短期盐碱胁迫下,光合作用、能量和脂质代谢以及蛋白质合成都会受到影响;长期盐碱胁迫会引起离子毒害,导致成熟叶片的早衰、变黄和坏死^[19]。

油菜响应盐碱胁迫的生理机制主要表现在细胞膜通透性调节、丙二醛含量变化、抗氧化物活性调节、光合作用参数改变以及内源有机渗透调节等几个方面^[20]。盐胁迫下,作物通常是吸收钠离子(Na⁺)和抑制钾离子(K⁺)的吸收,许多盐生作物K⁺/Na⁺比随胁迫强度的增大而增高^[21],因此认为高K⁺/Na⁺比是衡量作物耐盐性的重要指标^[22-23]。Farhoudi等^[24]研究表明,油菜在不同浓度的盐胁迫下,体内Na⁺含量增加,K⁺含量降低,而Na⁺和Cl⁻离子的大量积累会对细胞造成毒性,破坏膜的完整性。油菜叶肉中K⁺的保留能力和耐盐性均存在差异,其响应取决于K⁺的保留能力^[25]。另外,膜质过氧化会破坏生物膜,一般用质膜透性和丙二醛(malondialdehyde, MDA)的含量来反映其破坏程度^[26]。在盐胁迫下,耐盐性较强的油菜,MDA增幅较小,耐盐性弱的油菜MDA增幅较大^[27]。植物在盐碱胁迫下可以通过积累脯氨酸进行自身防御,脯氨酸含量的变化也是植物遭受逆

境胁迫的一种信号^[29]。研究发现,油菜体内会合成大量的脯氨酸等代谢产物,来应对胁迫环境^[28]。在盐胁迫下,耐盐品种和敏感品种的根和叶片中脯氨酸含量显著增加,但耐盐品种中脯氨酸含量高于敏感品种^[30-31],脯氨酸在胁迫条件下作为渗透剂、ROS清除剂、氧化还原缓冲液和分子伴侣来行使功能。

1.1 渗透调节物质

细胞膜是细胞维持胞内代谢环境的屏障,具有选择透过性。盐碱胁迫最先影响细胞膜的结构和功能,质膜相对透性随着盐碱浓度增大而加大,细胞通过积累溶质进行渗透调节是缓解盐碱胁迫的主要途径^[32]。渗透调节物质主要包括无机离子和有机溶质,其中脯氨酸、有机酸、甜菜碱、胆碱等是常见的有机溶质^[33]。植物自身的渗透平衡通过两种途径调节,一种是盐生植物通过体内细胞吸收外界环境中的 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 等来调节;另一种是植物细胞通过自身合成脯氨酸、可溶性糖类、可溶性蛋白质等有机物质来调节^[34]。植株叶片中的脯氨酸和可溶性糖含量受盐碱胁迫的影响^[35],随着盐碱浓度的增大,可溶性糖含量呈先增多后减少的趋势,而在较高盐碱浓度下,耐盐性强的材料可溶性糖含量仍显著增加^[36]。油菜苗期在中度盐碱胁迫下,体内会积累一定的脯氨酸和可溶性蛋白质来防御,而在重度盐碱胁迫下,体内会积累一定的蛋白质来抵抗胁迫环境^[37]。

1.2 抗氧化酶活性

活性氧(reactive oxygen species, ROS)在植物中发挥着重要的信号传导作用,响应生物和非生物引起的环境刺激^[38]。植物在盐胁迫条件下会产生ROS,根据ROS的产生量,细胞可能经历两种途径:一种是ROS含量过高时,会加剧细胞分子/细胞器的氧化损伤;另一种理想的途径是在中等ROS浓度下,有助于启动信号,激活多种防御反应^[39-40]。因此,必须有效地控制和保证植物细胞ROS产生和清除机制的永久平衡。植物耐盐碱的能力取决于胁迫下早期信号通路能否成功诱导产生形态和生理的改变以适应盐碱胁迫^[41]。

抗氧化酶系统可以有效清除体内活性氧。超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)是植物体内重要的抗氧化酶,它们的

活性与植物抗逆性高度相关,酶活性越高,植物抗盐碱胁迫能力越强^[42]。油菜苗期在中度盐碱胁迫下,CAT是主要的抗氧化酶;而在重度盐碱胁迫下,SOD和POD是主要的抗氧化酶,正因为这些抗氧化酶的活性,油菜才能适应盐碱胁迫^[37]。有研究认为,在中性盐及低浓度碱胁迫下,SOD、POD、CAT酶活性升高,有效清除了胁迫所产生的超氧阴离子自由基和 H_2O_2 ,但在高浓度碱胁迫下,较高的pH明显抑制了SOD、POD、CAT的保护作用^[43]。

1.3 光合作用参数

植物的光合作用是生物界最基本的物质代谢和能量代谢,对土壤盐碱度也非常敏感。研究表明,在复合盐碱胁迫下,随着胁迫强度的增大,植物胞间 CO_2 浓度、气孔导度、净光合速率等光合参数显著下降^[44]。通常用叶片气体交换参数来衡量植物光合作用强度,盐碱胁迫导致光合速率下降,是由气孔或非气孔限制因素造成的^[45-46]。另外,盐碱胁迫影响叶绿素的合成,加速已合成叶绿素的降解^[47],原因在于高pH破坏了离子稳态,与叶绿素合成有关的离子如 Fe^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Cu^{2+} 等发生沉淀,打破了叶绿素合成与分解的动态平衡,导致叶绿素含量降低^[48]。此外,盐胁迫还破坏了光系统II反应中心,抑制PS II原初光能转换效率,导致光能过剩^[49-50]。油菜幼苗的光合作用也受到盐碱胁迫的影响,随着复合盐碱程度的增大,幼苗净光合速率呈现先降低后升高的趋势,这可能是由气孔限制所影响的^[37]。

2 油菜响应盐碱胁迫的分子机制研究

随着分子生物学技术的快速发展,油菜耐盐碱性的分子机制研究越来越受到重视。与油菜耐盐碱性相关的基因被陆续报道。Kayum等^[51]发现6个*BrWRKY*基因与耐盐性有关,*BrWRKY*基因的差异表达具有提高抗盐胁迫的潜力。通过RNAi抑制*GIGANTEA (GI)*基因的表达可以提高油菜对盐胁迫的耐受性^[52]。因此,利用RNAi改变*GI*基因的表达和利用转基因方法进行过表达可以提高耐盐性。已有研究在甘蓝中鉴定出3个调控耐盐性的基因——*BoiProH*、*BoiPIP2*、*BoiPIP2*,这些基因的表达通过沉默*BoiCesA*纤维素合成酶基因而发生显著变化^[53]。杜坤等^[54]将来自巴西旱稻的

OsLTP 基因导入到甘蓝型油菜中,发现在 NaCl 处理下,外源 *OsLTP* 基因通过维持叶绿素积累、保持叶片中 PS II 活性、提高抗氧化酶活性等途径来提高转基因甘蓝型油菜的耐盐水平。皮明雪^[55]通过过表达 *BnTR1* 基因可以提高甘蓝型油菜的耐盐性。贺亚军等^[56]通过全基因组关联分析,检测到 225 个与耐盐性状显著关联的 SNP 位点,并筛选出 50 个可能与油菜耐盐性有关的候选基因,主要包括一些转录因子以及下游受转录因子调控的不同功能基因,这些耐盐碱相关基因的挖掘,为揭示油菜耐盐碱遗传机制提供了非常有价值的信息。还有诸多参与耐盐性调控转录因子,它们直接与基因的启动子结合,并改变许多基因的表达,以响应外部或内部刺激。在转录水平上,转录因子 MYC2、AREB 和 NAC 参与了盐胁迫的响应^[57]。在耐盐胁迫的油菜中发现,盐胁迫下核糖体蛋白、热休克蛋白和泛素蛋白均显著增加^[1]。油菜在盐胁迫下的转录组和蛋白组研究表明,叶片和根中的差异表达基因和差异表达蛋白主要集中在信号转导、转录、蛋白质合成和修饰等 7 个功能区。根据差异表达基因和蛋白的数量进行排序,参与的功能区主要包括碳水化合物和能量代谢、胁迫和防御、代谢和光合作用、细胞结构、细胞膜和运输、细胞分裂和分化^[58-59]。

3 油菜耐盐碱种质资源的鉴定和优异资源的筛选

盐碱胁迫是一个非常复杂的过程,土壤盐化会对植物生长发育造成不利影响,并伴随其整个生育期,而植物在各个生长发育时期的耐盐碱能力也存在差异^[60]。对油菜不同发育时期耐盐碱能力进行综合评价鉴定,筛选耐盐碱优异种质资源,培育适合盐碱地种植的油菜品种至关重要。

在盐碱环境下,种子萌发期最早受到盐碱胁迫,决定着植物能否在盐碱地正常生长^[61]。研究表明,种子萌发和幼苗生长阶段是植物对盐碱胁迫最敏感的时期^[62],盐碱胁迫主要表现在抑制种子萌发和胚根、胚芽生长^[63],油菜种子发芽势、发芽率、发芽指数与活力指数随着混合盐碱浓度、pH 的增大逐渐降低;胚根长、胚芽长和相对含水量随着混合盐碱胁迫溶液浓度、pH 的增大而减

小^[64]。龙卫华等^[65]对 15 个甘蓝型油菜进行耐盐性鉴定,发现根长和茎长可以作为早期评价指标,并筛选出 2 份最耐盐品系和 1 份敏感品系。李萍等^[66]对 146 份甘蓝型油菜发芽期进行耐盐性筛选和评价,结果表明,盐胁迫下油菜的发芽势、发芽率、芽长、根长、相对芽长、相对根长相互之间成极显著正相关,而与相对盐害率呈极显著负相关,并筛选出 6 份强耐盐的甘蓝型油菜种质。王治红等^[67]研究不同冬油菜种子萌发时的耐盐能力,以 6 个白菜型冬油菜种子为材料,发现发芽指数、活力指数、胚芽长和鲜重对盐胁迫最为敏感。许耀照等^[61]研究发现随着盐浓度增加,油菜种子发芽率降低。综上所述,油菜种子萌发期耐盐碱评价指标主要包括发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数等方面,苗期主要评价指标为苗长、根长、鲜重、干重、存活率、生物量等方面。

盐碱胁迫对植物生长发育期的影响有两方面:一是对植物生长发育的抑制,二是对植物生理生化代谢方面的影响^[68]。营养生长期是油菜生物量积累的重要时期,最早感知盐碱胁迫信号的是根系,随后引发一系列生理反应,影响地上部营养吸收,导致植物生长受阻^[69]。油菜幼苗在低浓度盐碱胁迫下,根长增长以吸收更多的水分,但随着浓度增加,根系生长受阻,根长下降,苗长也被抑制,且碱胁迫抑制作用更明显^[61]。因为碱胁迫下的高 pH 环境,阻碍了根系正常吸收矿质营养及氧气,还会直接破坏根细胞结构与功能,影响细胞正常分裂,甚至出现染色体畸变、微核等现象^[61]。崔世友等^[70]在滩涂上种植叶用芥菜资源,通过对根际土壤电导率的测量,筛选出强耐盐的叶用芥菜材料。盐碱胁迫也会影响油菜苗期的茎长和叶面积。甘蓝型油菜中,中等盐胁迫使茎长减少 34%,叶面积减少 47%^[71]。Pitann 等^[72]研究表明,茎长和叶面积的减少是由于细胞分裂和细胞伸长的减少。芥菜型油菜根系生长显著减低,表现为根长、根鲜重和根干重的降低^[73-74]。

在成熟期,油菜产量和与产量相关的性状对盐碱胁迫也很敏感。在高盐浓度下^[75],油菜的全株角果数、每角粒数等产量相关性状明显降低,导致最终产量大幅下降^[76]。盐胁迫下产量降低可能是由于发育或分化的细胞数量的减少,也可能与植物的营养不平衡或者水分的改变有关^[30]。Chakraborty 等^[77]发现 7 个油菜品种在盐胁迫下,

油菜产量相关性状(株高、全株角果数和千粒重)和单株产量与对照相比均显著降低。全株角果数极易受到盐胁迫影响,也是筛选耐盐油菜品种的参考依据^[78]。盐胁迫对油菜生育期和产量的影响在不同生态型、不同品种和不同盐胁迫水平上存在差异。当长期处于盐胁迫环境下,油菜的初花期和成熟期推迟,产量相关性状如角果长度、每角粒数、千粒重等显著降低,造成油菜产量下降^[79-80]。朱孔志等^[81]通过在江苏沿海滩涂盐碱地中低产值田种植5个双低油菜品种,筛选出产量高、适合机械化作业的3个耐盐碱品种,同时也发现二次分枝数与产量极显著相关。此外,盐胁迫也影响了油菜种子脂肪酸的含量及组分。Zamani等^[82]研究发现,盐胁迫下油菜种子的脂肪酸含量发生了改变,棕榈酸、硬脂酸、亚油酸含量显著降低,而油酸含量相对稳定。龙卫华等^[78]研究发现,种植在盐地的油菜种子亚麻酸和二十碳烯酸含量增加,油酸含量显著降低,含油量未受到显著影响,而其他种类的脂肪酸含量影响不显著。关于盐胁迫对油菜种子脂肪酸含量及组分的影响结论不完全一致,可能与盐碱地的成分和浓度有关。

4 油菜耐盐碱品种的选育和推广利用研究

油菜是开发利用盐碱地的重要作物之一,进一步提高油菜耐盐碱能力,培育耐盐碱油菜新品种,不仅可以提高食用油的产量,也是改良和开发利用盐碱地的有效措施,可以产生较好的生态效益和经济效益^[32]。耐盐碱种质资源的挖掘与创新利用是耐盐碱品种培育的基础和关键。耐盐碱油菜是改良和利用盐碱地最有优势的大田作物,经过10多年的研究,华中农业大学选育出耐盐碱甘蓝型油菜华油杂62等品种,在中国滨海盐碱地和内陆盐碱地均生长良好^[83]。双低杂交油菜宁杂15号是江苏省农业科学院经济作物研究所选育的新品种,在江苏沿海地区示范中发现,该品种能正常生长结实,稳产、高产且综合性状好,适宜在江苏沿海滩涂大面积推广种植^[84]。万林生等^[85]将盐油杂3号在沿海滩涂地进行种植,发现其耐盐性较强,可以用于沿海滩涂大面积的油菜生产。饲油2号是中国工程院院士傅廷栋教授选育的饲

料油菜品种,耐盐碱能力较强,已成功在新疆、甘肃、内蒙古、黑龙江、浙江、江苏等盐碱地区大面积推广^[86]。夏龙珠等^[87]在江苏如东盐碱地区选取了8个油菜品种做机直播试验,发现常杂油5号和泮油737农艺性状较好、产量较高,适宜在江苏盐碱地机械种植。崔军军等^[88]初步筛选出适宜在沿海盐碱地区机械直播油菜品种为秦优十号和泮油737。

5 展望

盐碱地是可开发利用的土地资源,主要途径是通过土壤改良和耐盐品种的种植,而耐盐种质资源的挖掘与利用是培育耐盐品种的基础和关键。目前对油菜种质资源耐盐碱鉴定主要以实验室为主,而且很多都只是对一个生育期进行鉴定,缺乏全生育期系统性鉴定;另外,对实际田间环境下的鉴定方法和标准缺乏系统性研究。因此,需要进一步收集和整理油菜耐盐碱种质资源,在不同盐碱生态区开展全生育期精准鉴定,制定油菜耐盐碱的精准鉴定技术指标和体系。同时,油菜耐盐碱的分子机制研究尚不明确,需要进一步从转录组学、蛋白质组学、表型组学以及全基因组选择育种技术,挖掘鉴定耐盐碱SNP标记、关键基因及其调控途径,全面解析油菜耐盐碱分子机制,利用分子标记辅助育种及分子聚合育种技术创制耐盐碱的优异材料。同时,结合基因编辑等技术,提高油菜耐盐碱能力,培育耐盐碱优异种质资源,为油菜耐盐碱改良育种提供材料支撑。

参 考 文 献

- [1] 杨阳. 盐碱地中国潜在的耕地资源[J]. 中国农村科技, 2018(11):8-13.
- [2] 毛庆莲,王胜. 国内盐碱地治理趋势探究浅析[J]. 湖北农业科学, 2020, 59(S1):302-306.
- [3] 万林生,孙红芹,倪正斌,等. 油菜盐油杂3号耐盐性试验及沿海滩涂全程机械化栽培技术[J]. 浙江农业科学, 2017, 5(6): 959-961.
- [4] 张晓松,朱基钊,杜尚泽. 大河奔涌 奏响新时代澎湃乐章——习近平总书记考察黄河入海口并主持召开深入推动黄河流域生态保护和高质量发展座谈会纪实[J]. 绿色中国, 2021(21):8-13.
- [5] 刘东洋,徐接亮,张风华. 不同油菜品种对盐碱土壤理化性质与微生物多样性的影响[J]. 新疆农业科学, 2019, 56(2): 246-257.
- [6] 万林生,孙红芹,倪正斌,等. 油菜盐油杂3号耐盐性试验及

- 沿海滩涂全程机械化栽培技术[J]. 浙江农业科学, 2017, 5(6): 959-961.
- [7] BANAIEI-ASL F, BANDEHAGH A, ULIAEI E D, *et al.*. Proteomic analysis of canola root inoculated with bacteria under salt stress[J]. J. Proteom., 2015, 124:88-111.
 - [8] 杨文元, 李腾飞, 董博, 等. 播量对麦后复种油菜生物产量及耕层土壤养分的影响[J]. 西北农业学报, 2017, 26(4):583-587.
 - [9] 吴海卿, 黄茂勋, 常景礼. 油菜、棉花双移栽改良中度盐渍土效果研究[J]. 土壤通报, 2000, 31(1):36-38.
 - [10] GUO H J, HUANG Z J, LI M Q, *et al.*. Growth, ionic homeostasis, and physiological responses of cotton under different salt and alkali stresses[J/OL]. Sci. Rep., 2020, 10(1): 21844[2022-07-20]. <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-020-79045-z>.
 - [11] 麻莹, 曲冰冰, 郭立泉, 等. 盐碱混合胁迫下抗碱盐生植物碱地肤的生长及其茎叶中溶质积累特点[J]. 草业学报, 2007, 16(4):25-33.
 - [12] 刘杰, 张美丽, 张义, 等. 人工模拟盐、碱环境对向日葵种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(10): 1818-1825.
 - [13] 刘建新, 刘瑞瑞, 贾海燕, 等. 外源 H₂S 对盐碱胁迫下裸燕麦幼苗叶片渗透胁迫的调节作用[J]. 生态学杂志, 2020, 39(12): 3989-3997.
 - [14] KHAN M A, UNGAR I A, SHOWALTER A M. Effects of salinity on growth, water relations and ion accumulation of the subtropical perennial halophyte, *Atriplex griffithii* var. *stocksii*[J]. Ann. Bot., 2000, 85: 225-232.
 - [15] KALAJI H M, JAJOO A, OUKARROUM A, *et al.*. Chlorophyllafluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions[J/OL]. Acta Physiol. Plant, 2016, 38(4): 102[2022-07-20]. <http://doi.org/10.1007/s11738-016-2113-y>
 - [16] TAVAKKOLI E, FATEHI F, COVENTRY S, *et al.*. Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress[J]. J. Exp. Bot., 2011, 62(2): 2189-2203.
 - [17] LI R, SHI F, FUKUDA K. Interactive effects of various salt and alkali stresses on growth, organic solutes, and cation accumulation in a halophyte *Spartina alterniflora* (Poaceae)[J]. Environ. Exp. Bot., 2010, 68(1): 66-74.
 - [18] CAPULA-RODRÍGUEZ R, VALDEZ-AGUILAR L A, CARTMILL D L, *et al.*. Supplementary calcium and potassium improve the response of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) to simultaneous alkalinity, salinity and boron stress[J]. Commun. Soil Sci. Plant Anal., 2016, 47(4): 505-511.
 - [19] GIANPIERO M, ROBERTA P, ALESSANDRA T, *et al.*. Use of MSAP markers to analyze the effects of salt stress on DNA methylation in rapeseed (*Brassica napus* var. *oleifera*) [J/OL]. PLoS ONE, 2013, 8(9): e75597[2022-07-20]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075597>.
 - [20] 张相锋, 杨晓绒, 焦子伟. 植物耐盐性评价研究进展及评价策略[J]. 生物学杂志, 2018, 35(6):39-44.
 - [21] YANG C W, SHI D C, WANG D L. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.) [J]. Plant Growth Regul., 2008, 56(2):179-190.
 - [22] YANG C W, CHONG J, LI C, *et al.*. Osmotic adjustment and ion balance traits of an alkali resistant halophyte *Kochia sieversiana* during adaptation to salt and alkali conditions[J]. Plant Soil, 2007, 294(1-2):263-276.
 - [23] MUNNS R. Comparative physiology of salt and water stress[J]. Plant Cell Environ., 2002, 25: 239-250.
 - [24] FARHOUDI R, SHARIFZADEH F, POUSTINI K, *et al.*. The effects of NaCl priming on salt tolerance in canola (*Brassica napus*) seedlings grown under saline conditions[J]. Seed Sci. Technol., 2007, 35(3):754-759.
 - [25] CHAKRABORTY Y K, BOSE J, SHABALA L, *et al.*. Difference in root K⁺ retention ability and reduced sensitivity of K⁺-permeable channels to reactive oxygen species confer differential salt tolerance in three *Brassica* species[J]. J. Exp. Bot., 2016, 67(15): 4611-4625.
 - [26] LIU J, CAI H, LIU Y, *et al.*. A study on physiological characteristics and comparison of salt resistance of two *Medicago sativa* at the seedling stage[J]. Acta Pratacul. Sin., 2015, 22(3): 250-256.
 - [27] FARHOUDI R. Effect of Salt stress on physiological and morphological parameters of rapeseed cultivars[J]. Adv. Environ. Biol., 2011, 5(8): 2501-2508.
 - [28] YILDIZ M, AKÇALI N, TERZI H. Proteomic and biochemical responses of canola (*Brassica napus* L.) exposed to salinity stress and exogenous lipoic acid[J]. J. Plant Physiol., 2015, 179: 90-99.
 - [29] 刘铎, 丛日春, 党宏忠, 等. 柳树幼苗渗透调节物质对中、碱性钠盐响应的差异性[J]. 生态环境学报, 2014, 23(9):1531-1535.
 - [30] DOLATABADIAN A, SANAVY S M, CHASHMI N. The effects of foliar application of ascorbic acid (vitamin C) on antioxidant enzymes activities, lipid peroxidation and proline accumulation of canola (*Brassica napus* L.) under conditions of salt stress[J]. J. Agron. Crop Sci., 2008, 194: 206-213.
 - [31] XUE X N, LIU A H, HUA X J. Proline accumulation and transcriptional regulation of proline biosynthesis and degradation in *Brassica napus* [J]. BMB Rep., 2009, 42(1):28-34.
 - [32] DEINLEIN U, STEPHAN A B, HORIE T, *et al.*. Plant salt-tolerance mechanisms[J]. Trends Plant Sci., 2014, 19(6): 371-379.
 - [33] 王珍珍, 刘倩, 高娅妮, 等. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(16):5565-5577.
 - [34] SPERDOULI I, MOUSTAKAS M. Interaction of proline, sugars, and anthocyanins during photosynthetic acclimation of *Arabidopsis thaliana* to drought stress[J]. J. Plant Physiol., 2012, 169(6): 577-585.
 - [35] 贾旭梅, 朱燕芳, 王海. 垂丝海棠应对盐碱复合胁迫的生理响应研究[J]. 生态学报, 2019, 39(17):6349-6361.
 - [36] ADAMS P, THOMAS J C, VERNON D M, *et al.*. Distinct cellular and organismic responses to salt stress[J]. Plant Cell Physiol., 1992, 33(8): 1215-1223.
 - [37] 杨洋, 王亚娟, 阴法庭, 等. 盐碱胁迫对油菜苗期生理及光合特性的影响[J]. 北方园艺, 2020(15):1-8.
 - [38] DAS K, ROYCHOUDHURY A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants[J/OL]. Front. Environ. Sci., 2014, 2: 53[2022-06-20]. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>.

- [39] AHANGER M A, AZIZ U, ALSAHLIA A, *et al.* Influence of exogenous salicylic acid and nitric oxide on growth, photosynthesis, and ascorbate-glutathione cycle in salt stressed *Vigna angularis*[J]. *Biomolecules*, 2019, 10(1): 42.
- [40] FOYER C H, NOCTOR G. Redox signaling in plants[J]. *Antioxidants Redox Signal*, 2013, 18: 2087-2090.
- [41] JULKOWSKAM M, TESTERINK C. Tuning plant signaling and growth to survive salt[J]. *Trends Plant Sci.*, 2015, 20(9): 586-594.
- [42] RANGANI J, PARIDA A K, PANDA A, *et al.* Coordinated changes in antioxidative enzymes protect the photosynthetic machinery from salinity induced oxidative damage and confer salt tolerance in an extreme *Halophyte salvadora persica* L.[J]. *Front. Plant Sci.*, 2016,7(537): 50.
- [43] 李兵兵,魏小红,徐严. 麻花秦艽种子休眠机制及破除方法[J]. *生态学报*, 2013,33(15):4631-4638.
- [44] YANG J Y, ZHENG W, TIAN Y, *et al.* Effects of various mixed salt-alkaline stresses on growth, photosynthesis, and photosynthetic pigment concentrations of *Medicago ruthenica* seedling[J]. *Photosynthetica*, 2011, 49(2): 275-284.
- [45] 李学孚,倪智敏,吴月燕,等. 盐胁迫对'鄞红'葡萄光合特性及叶片细胞结构的影响[J]. *生态学报*, 2015,35(13):4436-4444.
- [46] 严青青,张巨松,代健敏. 甜菜碱对盐碱胁迫下海岛棉幼苗光合作用及生物量积累的影响[J]. *作物学报*, 2019,45(7): 1128-1135.
- [47] HUANG L, LI Z, PAN S, *et al.* Ameliorating effects of exogenous calcium on the photosynthetic physiology of honeysuckle (*Lonicera japonica*) under salt stress[J]. *Funct. Plant Biol.*, 2019, 46(12): 1103-1113.
- [48] 高立杨,贾旭梅,朱祖雷,等. 盐碱复合胁迫下2种长富2号苹果砧穗组合的光合及生理特性[J]. *干旱地区农业研究*, 2020, 38(2):177-184.
- [49] 孙璐,周宇飞,李丰先,等. 盐胁迫对高粱幼苗光合作用和荧光特性的影响[J]. *中国农业科学*, 2012,45(16):3265-3272.
- [50] 李辛,赵文智. 荒漠区植物雾冰藜光合特性对混合盐碱胁迫的响应[J]. *生态学报*, 2018,38(4):1183-1193.
- [51] KAYUM M A, JUNG H J, PARK J I, *et al.* Identification and expression analysis of WRKY family genes under biotic and abiotic stresses in *Brassica rapa*[J]. *Mol. Genet. Genom.*, 2015, 290: 79-95.
- [52] KIM J A, JUNG H E, HONG J K, *et al.* Reduction of GIGANTEA expression in transgenic *Brassica rapa* enhances salt tolerance[J]. *Plant Cell Rep.*, 2016, 35(9): 1943-1954.
- [53] LIS T, ZHANG L, WANG Y, *et al.* Knockdown of a cellulose synthase gene *BoiCesA* affects the leaf anatomy, cellulose content and salt tolerance in broccoli[J]. *Sci. Rep.*, 2017, 7: 41397.
- [54] 杜坤,高亚楠,孔月琴,等. 转入 OsLTP 对甘蓝型油菜耐盐水平的影响[J]. *中国农业科学*, 2013,46(13):2625-2632.
- [55] 皮明雪. BnTR1 在甘蓝型油菜抗旱和耐盐中的功能鉴定[D]. 扬州:扬州大学, 2017.
- [56] 贺亚军,吴道明,游婧璇,等. 油菜耐盐相关性状的全基因组关联分析及其候选基因预测[J]. *中国农业科学*, 2017,50(7): 1189-1201.
- [57] ZHONG H, GUO Q Q, CHEN L, *et al.* Two *Brassica napus* genes encoding NAC transcription factors are involved in response to high salinity stress[J]. *Plant Cell Rep.*, 2012,31:1991-2003.
- [58] GHARELO S R, BANDEHAGH A, TOURCHI M, *et al.* Canola 2-dimensional proteome profile under osmotic stress and inoculation with *Pseudomonas fluorescens* FY32[J]. *Plant Cell Biotechnol. Mol. Biol.*, 2016, 17: 257-266.
- [59] JIA H, SHAO M, HE Y, *et al.* Proteome dynamics and physiological responses to short-term salt stress in *Brassica napus* leaves[J/OL]. *PLoS ONE*, 2015, 10(12):e0144808[2022-08-05]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183615>.
- [60] 于崧,张婷婷,于立河,等. 盐碱胁迫对小麦种子萌发特性的影响[J]. *黑龙江八一农垦大学学报*, 2019,31(2):20-27.
- [61] 许耀照,曾秀存,方彦,等. 盐碱胁迫对油菜种子萌发和根尖细胞有丝分裂的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2014,32(4): 14-19.
- [62] PARIDA A K, DAS A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 2005, 60: 324-349.
- [63] 丁富功,卢奕霏,康珍,等. 混合盐碱胁迫对油菜种子萌发和幼苗生长的影响[J]. *长江大学学报(自然科学版)*, 2020,17(3): 73-80,90.
- [64] 闫改各,周建. 外源水杨酸对盐碱胁迫下海滨锦葵生长、Na⁺富集与转运的影响[J]. *河南科技学院学报(自然科学版)*, 2019,47(4):10-15.
- [65] 龙卫华,浦惠明,张洁夫,等. 甘蓝型油菜发芽期的耐盐性筛选[J]. *中国油料作物学报*, 2013,35(3):271-275.
- [66] 李萍,燕佳琦,张鹤,等. 146 份甘蓝型油菜种质芽期耐盐性筛选及评价[J]. *西北农业学报*, 2021,30(6):848-859.
- [67] 王治红,刘自刚,孙万仓,等. NaCl 和 Na₂SO₄ 胁迫对白菜型冬油菜种子萌发的影响及其耐盐性分析[J]. *干旱地区农业研究*, 2016,34(6):243.
- [68] 王洁,孟秋峰,任锡亮,等. 十字花科作物耐盐种质研究现状及展望[J]. *现代农业科技*, 2019,(12):60-63.
- [69] 吴杨,高慧纯,张必弦,等. 24-表油菜素内酯对盐碱胁迫下大豆生育、生理及细胞超微结构的影响[J]. *中国农业科学*, 2017,50(5):811-821.
- [70] 崔世友,张蛟蛟. 沿海滩涂野生叶用芥菜的耐盐性及利用潜力[J]. *江苏农业科学*, 2014,42(12):397-398.
- [71] WANI A S, AHMAD A, HAYAT S, *et al.* Salt-induced modulation in growth, photosynthesis and antioxidant system in two varieties of *Brassica juncea*[J]. *Saudi J. Biol. Sci.*, 2013, 20: 183-193.
- [72] PITANN B, SCHUBERT S, MÜHLING K H. Decline in leaf growth under salt stress is due to an inhibition of H⁺-pumping activity and increase in apoplastic pH of maize leaves[J]. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 2009, 172(4): 535-543.
- [73] HAYAT S, MAHESHWARI P, WANI A S, *et al.* Comparative effect of 28 homobrassinolide and salicylic acid in the amelioration of NaCl stress in *Brassica juncea* L.[J]. *Plant Physiol. Biochem.*, 2012, 53:61-68.
- [74] KAUR H, SIRHINDI G, BHARDWAJ R, *et al.* 28-homobrassinolide regulates antioxidant enzyme activities and gene expression in response to salt- and temperature-induced oxidative stress in *Brassica juncea*[J/OL]. *Sci. Rep.*, 2018, 8(1): 8735

- [2022-06-20]. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27032-w>.
- [75] MUNNS R. Comparative physiology of salt and water stress[J]. *Plant Cell Environ.*, 2002, 25(2): 239-250.
- [76] VALIOLLAH R. Effect of salinity stress on yield, component characters and nutrient compositions in rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes[J]. *Agric. Trop. Subtrop.*, 2013, 46(2): 58-63.
- [77] CHAKRABORTY K, SAIRAM R K, BHADURI D. Effects of different levels of soil salinity on yield attributes accumulation of nitrogen, and micronutrients in *Brassica* spp. [J]. *J. Plant Nutr.*, 2016, 39(7):1026-1037.
- [78] 龙卫华,胡茂龙,陈松,等.盐地种植对甘蓝型油菜产量和品质性状的影响[J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(3):85-87.
- [79] BYBORDI A. Effects of salinity on yield and component characters in canola (*Brassica napus* L.) cultivars[J]. *Not. Sci. Biol.*, 2010, 2(1): 81-83.
- [80] ZADEH H M, BNAEINI M B. Effects of salinity stress on the morphology and yield of two cultivars of canola (*Brassica napus* L.)[J]. *J. Agronomy*, 2007, 6(3):409-414.
- [81] 朱孔志,吴明昊,申玉香,等.不同油菜品种在盐碱地的耐盐性鉴定及筛选[J]. *浙江农业科学*, 2018, 59(8):1354-1356.
- [82] ZAMANI S, BYBORDI A, KHORSHIDI M B, *et al.*. Effects of NaCl salinity levels on lipids and proteins of canola (*Brassica napus* L.) cultivars[J]. *Adv. Environ. Biol.*, 2010, 4(3):397-403.
- [83] 汪波,文静,张凤华,等.耐盐碱油菜品种选育及修复利用盐碱地研究进展[J]. *科技导报*, 2021, 39(23):59-64.
- [84] 胡茂龙,浦惠明,陈新军,等.双低杂交油菜宁杂15号耐盐性鉴定[J]. *江苏农业科学*, 2011, 39(2):144-146.
- [85] 万林生,孙红芹,倪正斌,等.油菜盐油杂3号耐盐性试验及沿海滩涂全程机械化栽培技术[J]. *浙江农业科学*, 2017, 58(6):959-961.
- [86] 万何平,戴希刚,陈敬东,等.甘蓝型油菜对盐胁迫的响应及耐盐相关性状QTL研究进展[J]. *中国油料作物学报*, 2020, 42(4):536-544.
- [87] 夏龙珠,朱鹏飞,高群山,等.苏中盐碱地区机直播油菜品种比较[J]. *中国农技推广*, 2018, 34(11):32-34.
- [88] 崔军军,王美娥,陈明,等.沿海盐碱地区机械直播油菜品种筛选研究[J]. *上海农业科技*, 2017(4):57-58.