

林国冰,李 静,钱 晨,等. 外源物质缓解油菜盐胁迫效应研究进展[J]. 江苏农业科学,2024,52(17):1-10.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.17.001

外源物质缓解油菜盐胁迫效应研究进展

林国冰,李 静,钱 晨,王 龙,李亦扬,左青松

(扬州大学/江苏省作物栽培生理重点实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心,江苏扬州 225009)

摘要:随着全球土壤盐渍化问题的加剧,油菜作为重要的经济作物,面临着日益严峻的盐胁迫挑战。盐胁迫不仅影响油菜的生长发育,还显著降低其产量和品质。因此,研究如何有效缓解油菜的盐胁迫效应已成为农业领域的重要课题,其中施用外源物质已被证明是一种有效的缓解手段。本文综述了近年来关于外源物质缓解油菜盐胁迫效应的研究情况,分析探讨了不同类型的外源物质(如生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯、油菜素甾醇、水杨酸、茉莉酸、三磷酸腺苷)在缓解油菜盐胁迫中的作用机制,并总结了其在提高油菜抗盐性、改善生理生化指标和增强抗氧化能力方面的效果,这为进一步探索和应用提供科学依据和技术支持。此外,本文还提倡运用先进栽培技术缓解油菜盐胁迫效应并提高盐碱地油菜产量水平,以期高效利用、改良盐碱地作基础,逐步向现代化标准农田迈进提供理论依据。

关键词:外源物质;盐胁迫;滨海盐碱地;油菜;植物激素;研究进展

中图分类号:S634.301 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)17-0001-10

我国盐碱地面积广阔,但是盐碱地土壤普遍存在盐分浓度高、结构差、肥力低等缺点。根据国家统计局 2022 年相关数据统计,我国目前有超过 3 600 万 hm^2 的土地受到盐渍化的影响 (<http://www.stats.gov.cn/>),占农业生产可利用土地面积的 4.88%。江苏省位于长江三角洲地区,是冬油菜的优势产区,该地区主要的盐碱地形式是由盐渍淤泥发育而成的盐碱土(滨海盐碱土),面积约 65 万 hm^2 ,并且还在以 1 000 hm^2 /年的速度向大海延伸。滨海盐碱土是江苏省规模最大、最具发展潜力的后备土地资源。在滨海盐碱地推广油菜种植是改良、利用盐碱地的良策,与种植粮食作物相比,油菜在该地区生长具有良好的抗逆性^[1]。目前我国食用植物油的供给率仍不足 40%,其中菜籽油在我国自产植物食用油中的消费量更是占据了 1/2 以上,油料安全问题依然严峻^[2]。在当今复杂多变的

国际形式下,提高油菜产量对保障国家油料安全具有重要作用^[3]。经济作物与粮食作物争地的现象普遍存在,利用盐碱地种植油菜能够很好地解决这一难题。然而,盐碱地含盐量的差异[根据含盐量将盐碱地划分为轻度盐碱地(含盐量 $<0.3\%$)、中度盐碱地(含盐量为 $0.3\% \sim 0.6\%$)和重度盐碱地(含盐量 $>0.6\%$)3 个类型],致使油菜受到不同程度的盐胁迫效应,进而影响植株生长及产量形成。盐胁迫作为油菜在该地区生长过程中遭受的主要非生物胁迫,可导致种子发芽率下降、种子活力减弱,进而影响田间基本苗数。部分种子即便成功出苗,因受到盐胁迫的影响,幼苗生长不佳,最终仍很难获得高产。受盐胁迫影响严重尤其是田块盐分含量属于中度或偏重度盐碱地类型时,植株很难正常完成其生命周期^[4]。主要原因是盐胁迫下植株体内会积累过量的盐离子如 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 CO_3^{2-} 等,导致植物体内的渗透压平衡遭到破坏并产生离子毒害作用。高渗透压环境下植物气孔关闭,正常光合作用受到影响,生长代谢受到抑制作用。总之,植株苗期遭遇渗透胁迫是因为早期根系四周盐分浓度增加,地下部最先受到盐胁迫的影响^[5]。成熟期,盐离子的积累导致油菜营养物质分解转运等过程受到抑制,产生离子毒害,进而造成产量下降。在内环境中,油菜还会发生氧化应激反应,体内诸多激素如赤霉素(gibberellins, GA)、脱落酸

收稿日期:2023-09-15

基金项目:国家重点研发计划(编号:2018YFD1000900);江苏省高等学校基础科学(自然科学)重大项目(编号:21KJA210003);江苏省现代农业发展专项(编号:YN2022-29);江苏省扬州市现代农业项目(编号:YZ2022055)。

作者简介:林国冰(2000—),男,福建福州人,硕士研究生,主要从事油菜栽培生理研究。E-mail:lgb1832659540@163.com。

通信作者:左青松,博士,副教授,主要从事油菜栽培生理研究。E-mail:qsuo@yzu.edu.cn。

(abscisic acid, ABA) 等含量发生变化。过度产生的活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 对脂质、蛋白质、核酸造成严重损害, 从而使得油菜生长发育受到限制。

油菜是我国重要的油料作物之一, 也是具有一

定耐盐性的芸薹属植物。近年来的研究热点是通过外源物质调控油菜盐效应^[6]。油菜在面临盐胁迫时, 自身会产生应激反应来对抗胁迫, 通常包括 3 种对抗盐胁迫的途径 (图 1)。

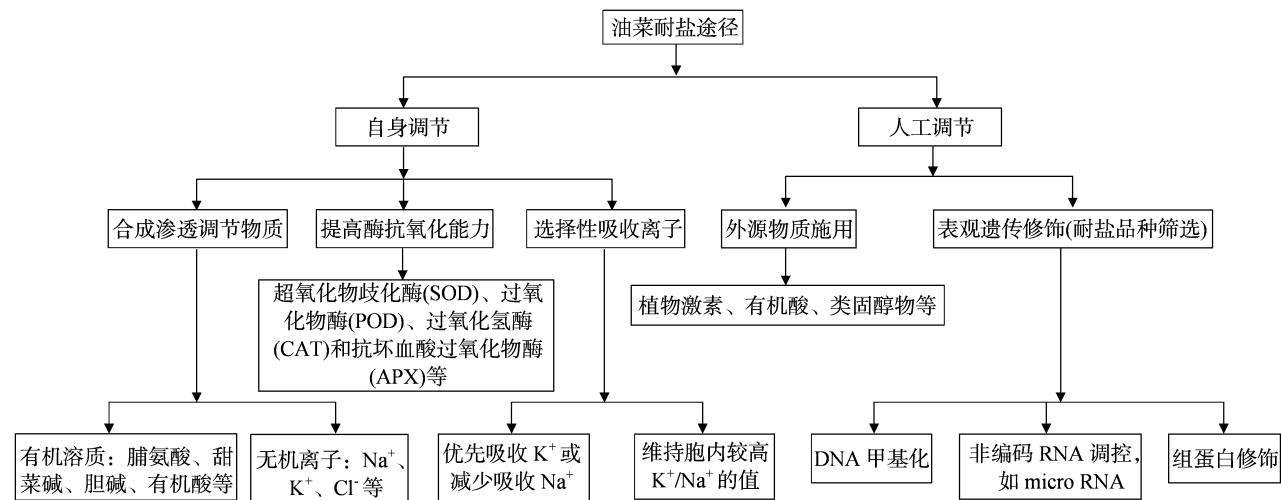


图1 油菜耐盐途径

通过自身调节来对抗胁迫, 在盐胁迫程度较低时效果良好, 但随着胁迫程度的加深、盐分浓度的升高、毒害时间的持续延长, 机体难以应对盐胁迫带来的损伤^[7]。部分学者通过研究筛选耐盐性强的油菜品种^[8], 并进行表观遗传修饰, 以达到在盐碱地种植的目的。尽管现阶段的研究已取得了一定的成果, 但是该技术还未证明在不同盐分环境中完全有效, 这是由于油菜在不同程度盐胁迫下, 细胞、组织、个体中存在诸多不确定因素, 植株耐盐机制复杂, 难以通过遗传修饰^[9]全方位适配, 且耐盐性评价缺乏有效标准。此外, 通过遗传改良的方式缓解盐胁迫极易发生部分基因或序列异常激活, 破坏基因组的稳定性。

现阶段诸多学者通过对植物耐盐机理进行研究, 发现采用化学调控^[10]来提高植物的耐盐性是一种较好的方法。已有研究证明, 遗传改良^[11]、基因修饰^[12]等手段在提高作物抗性时不仅复杂, 而且很难与高产、优质等农艺性状相结合。但是通过外源物质来缓解植物的盐胁迫效应^[13]在技术层面上投入少、易操作, 更具经济效益。因此, 综合考虑生产上的各个因素, 外源物质调节方式更有发展前景。随着该领域诸多研究成果的产出, 发现施用外源物质能够显著增强盐碱地上作物的耐盐性, 这为盐碱地油菜种植实现高产优质创造了可能性。以江苏省的滨海盐碱地为例, 该区域沿海滩涂土壤的盐碱

成分以氯化盐和碳酸盐为主, 且以轻度或中度盐碱地居多, 此前很长一段时间均属于冬闲田^[14], 若在该地区推广油菜种植并搭配施用外源物质, 通过提高油菜植株群体耐盐性来增加产量, 所带来的经济效益十分可观。

1 盐胁迫对油菜不同生育期的影响

油菜的生长周期分为营养生长阶段和生殖生长阶段, 植株萌发出苗和苗期生长是营养生长阶段的关键, 花期和成熟期是影响最终产量形成^[15]的重要时期, 也是生殖生长阶段的关键。当植株在生长发育过程中遭遇盐胁迫时, 该时期的重要发育器官受到影响, 生理生化反应受到抑制, 造成个体发育不良或死亡。综上, 了解不同时期所受的盐胁迫影响, 对缓解盐胁迫效应具有十分重要的指导意义。

1.1 盐胁迫对油菜种子萌发出苗的影响

种子萌发是种胚从休眠到活跃的活动进程, 受种子内部环境和外部环境共同作用^[16]。萌发作为植物生长发育的起点, 是决定幼苗生长质量的关键环节。影响种子正常萌发的外部条件通常包括光照、温度、水分、氧气、土壤 pH 值和盐分浓度等, 其中盐分浓度是影响种子萌发的重要因素之一。盐胁迫下, 油菜种子发生渗透胁迫和离子胁迫, 渗透胁迫使得内环境渗透势降低, 种子吸水困难, 萌发受到抑制。离子胁迫则是由于植物吸收大量 Na⁺

所引起的负效应。尽管低浓度 Na^+ 可以刺激植物生长,促进种子吸水萌发,但盐胁迫下 Na^+ 大量涌入也会使植株所无法承受。离子毒害直接导致植物体内的 H_2O_2 、 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 和丙二醛(malondialdehyde, MDA)大量积累,内源激素^[17]稳态失衡,如脱落酸含量增加、乙烯(ethylene, ETH)含量降低等,而内源性激素的失衡抑制了 α -淀粉酶的活性,导致水解淀粉产生葡萄糖的效率降低,致使种子萌发的能力减弱。种子萌发能力下降直接导致田间基本苗数不足,断垄、缺垄情况严重,这也是盐碱地种植时常发生的现象。此外,种子的发芽势、发芽率、发芽时间^[18]也是判断油菜种子萌发质量的关键指标,在宏观上主要表现在以下几个方面:(1)盐胁迫影响种子的呼吸作用和能量代谢,降低种子的活力和能力供给,减弱发芽势;(2)盐离子会抑制油菜种子吸收水分,导致种子在发芽过程中失去水分,进而降低发芽率;(3)高盐环境下种子对水分的吸收受到限制,吸水速度减慢,导致发芽时间延长。综上所述,种子萌发出苗对于种植环境有一定的要求,若盐胁迫程度重、胁迫时间长,将显著影响种子的出苗率。

总之,种子萌发是植物开始生命周期的第 1 步,也是植物生长发育过程中抗逆性最弱的一个阶段。提高盐碱地种子出苗率能显著提高产量,但盐碱地植物种子萌发受阻一直是国内外研究的难点和热点。目前,可以采取种子包衣^[19]、挑选“新”种子等方法措施来解决。

1.2 盐胁迫对油菜苗期生长的影响

油菜苗期对盐胁迫最敏感且最先受到影响的部位是根系^[20]。相关研究表明,持续高盐环境下盐离子的积累使得土壤渗透压上升,水分在根际土壤与根系之间的水势差降低,致使根系吸水量减少、渗透调节失衡,出现失水和脱水现象。在盐胁迫下,油菜地下部生长受到抑制,主根长度、侧根数量和根系活力等受到影响。顾逸彪等在对水稻的研究中发现,盐胁迫下,不同水稻品种根系生长均受到抑制,根系总吸收表面积和活跃吸收表面积均呈下降趋势^[21]。根系生长受阻不利于植物吸收水分和转运营养物质,对其他器官的生长发育也会产生间接的影响。Wang 等不同于主流学者们的观点,其研究团队发现,在高盐胁迫下,番茄根系干重从 6.22 g 显著增加到 8.24 g,而植株总干重保持不变,根冠比显著增加^[22],由此推测根冠比增加是植株受到盐胁迫效应的正常生理反应,增大根冠比更有利

于植物吸收水分^[23],此外粗壮的根系将大大增加 Na^+ 的存量,可减轻 Na^+ 对地上部的影响。植株地上部与地下部具有相关性,盐胁迫下叶片同样受到较大影响,严重时表现出新叶皱缩、叶片黄化、叶源和叶间焦枯等症状,这主要是由于植物受到盐胁迫后,细胞伸长和分裂受到抑制。Pitann 等研究发现,盐胁迫能显著降低玉米叶片的生长速率和叶面积,进而抑制植株生长^[24]。盐胁迫下,叶片畸形生长,严重干扰了叶绿素的合成以及光合系统的正常运转,导致光合作用固定同化物的能力下降,机体负担增加。与此同时,盐离子胁迫引起植株体内发生氧化应激反应,细胞内产生过量的活性氧(ROS),引起细胞膜的脂质过氧化和细胞器的氧化损伤,导致细胞膜透性增加和细胞结构功能异常。由此看来,盐胁迫对植株地上部和地下部的损伤都很严重,且地上部受到的损伤更甚。

综上所述,油菜苗期出现盐胁迫时,自身会采取一定措施来缓解盐分侵入对机体带来的危害,低浓度盐分甚至促进根系的生长,但随着盐分浓度的增加、胁迫时间的增长,植物本身的生理调节功能将很难发挥作用,持续盐胁迫对植株地上部及地下部造成的伤害往往是不可逆的。

1.3 盐胁迫对油菜开花期和成熟期的影响

油菜属于非盐生植物,生殖发育^[25]同样会受到盐胁迫的影响。开花期盐胁迫会致使植株出现花芽凋零、花瓣变小、花蕾枯萎等特征,且影响程度随着盐分浓度的升高而增强。首先,盐离子会进入花器官,干扰花粉发育和花粉管生长,造成花粉质量下降、数量减少,导致花粉管无法进行有效授粉,进而降低植株的受精率和结实率。与此同时,盐胁迫导致植株体内水分调节系统受损,而水分胁迫使得花蕾干燥并脱离,这也是造成植株开花期受精率低的主要原因之一。Zhang 等在番茄开花期时施加盐分处理,发现盐胁迫下番茄的产量明显下降,且随着盐分浓度的增大,畸形花出现的概率增加,畸形花最终形成的果实属于无效产量^[26]。因此,开花期生长发育受阻直接影响产量的形成。另外,盐离子在植株体内积累会干扰酶的活性和正常的生理代谢过程,植株为应对胁迫通常会选择提前开花或者减少开花数量,冬油菜主产区地处长江流域,花期提前容易遭遇阴雨、降温等天气,使得菌核病^[27]和病毒病^[28]暴发的概率增加。病害大规模发生给盐碱地种植带来的影响是巨大的,极有可能导致绝收。

成熟期盐胁迫处理对油菜角果数、每角粒数、结实率、千粒重等经济性状的影响最大^[29]。盐胁迫主要通过抑制养分合成和转运来限制植物的产量形成。油菜在高盐环境下难以吸收、利用养分,导致植株生长周期缩短、早熟。油菜早熟引起角果发育不良、籽粒充实不佳等问题^[30]。相关学者研究发现,盐胁迫导致油料作物产量和籽粒的营养品质均下降。例如,di Caterina 等通过对向日葵进行研究发现,随着盐胁迫程度的加深,植物体内蛋白质、维生素、矿物质、抗氧化物含量均有不同程度的下降,从而导致产量与油料品质同时降低^[31]。这些营养品质的下降可能会对人体的营养摄取产生一定的影响。此外,在油菜生长后期角果的光合作用也发挥了重要作用,李班等在研究盐碱胁迫对油菜生理及分子的影响时发现,低盐条件下随着处理时间的延长,叶绿素含量呈现出短暂上升后持续下降的情况,而当盐分浓度上升后,在同样的处理时间下,叶绿素的含量呈梯度显著下降趋势^[32]。由此推测,盐胁迫会增强叶绿素酶的活性,导致叶绿素含量降低。这使得植株光合效能降低、糖类合成量下降,机体难以获得生殖生长所需的大量能量,进而导致产量下降。

2 外源物质对油菜盐胁迫效应的缓解作用

盐胁迫会促进植物体内一些转录因子的表达,进而促进植物体发生生理生化反应来应对胁迫^[33]。外源物质可以通过调控植物生理反应、酶活性、基因表达等在细胞和分子水平上来缓解盐胁迫^[34]。相较于基因改良^[35],外源物质对盐胁迫效应的缓解作用更具普遍性,如调控离子平衡、增强抗氧化酶活性、降低氧自由基($O_2^{\cdot-}$)含量等。外源物质的施用 in 植物全生育期都可进行,种子萌发时施用可增加出苗率,苗期施用可缓解胁迫对植株光合作用的影响,成熟期施用能够提高产量。盐胁迫初期,盐离子还未大量进入植株体内,离子毒害程度较轻,植株主要受到渗透胁迫的影响,外源物质能够帮助植物细胞维持体内的渗透平衡^[36],而植物细胞渗透势稳定是植株耐盐调节的基础。随着盐胁迫时间的延长,植株受到渗透胁迫的程度加剧,离子毒害作用逐渐影响油菜的正常生长。此时,外源物质便可降低 Na^+ 的吸收,维持体内 K^+ 、 Ca^{2+} 浓度稳定以及保证叶片^[37]进行光合反应。此外,相关研究发现,盐胁迫可间接导致植株发生氧化应激反应,油

菜体内积累大量的 H_2O_2 、 $O_2^{\cdot-}$ 和 MDA 等物质。外源物质可有效增强机体的抗氧化系统^[38-39],提高抗氧化酶的活性以及维持体内相关激素稳态,为降低蛋白质、核酸、脂质的氧化及缓解细胞损伤起到了关键的作用。

2.1 传统植物激素

传统的植物激素有六大类,根据其功能可分为如下两大类:促进型植物激素,如生长素(indole-3-acetic acid, IAA)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、赤霉素(gibberellic acid, GA_3)和油菜素甾醇(brassinosteroids, BRs);抑制型激素,如脱落酸(abscisic acid, ABA)和乙烯(ethylene, ETH)。应用外源物质提高植物的抗逆性是近年来诸多国内外学者研究的重点。外源物质的主要功能有促进种子萌发出苗^[40]、胚根伸长增粗,苗期时,维持幼苗基本形态特征稳定,极大地提高了大田活棵率;生殖期时,促进体内物质转运,使油菜单株角果数、每角粒数、千粒重都有所增加。相关试验证明,植物激素与油菜体内各类抗氧化酶如过氧化物酶(peroxidase, POD)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)等的活性变化关系密切^[41],且可通过整合各类信号来调控油菜适应胁迫环境。有研究表明,盐胁迫下植物会因为失水量的增加,导致内环境电阻率持续上升^[42]。这一现象在油菜幼苗的叶片上表现最为明显,即随着电阻率的上升,POD、SOD、CAT 等抗氧化酶活性升高。经过实时荧光定量 PCR 分析发现,POD、SOD、CAT 均为盐诱导基因,其转录水平随盐浓度的增加而逐渐升高。在吴雪霞等的研究中,外源表油菜素内酯(epibrassinolide, EBR)的应用可以显著缓解 150 mmol/L NaCl 的胁迫伤害,抗氧化酶[SOD、POD、CAT 和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)]活性的增加幅度均达 10% 以上,幼苗叶片 $O_2^{\cdot-}$ 的产生速率明显下降,植株所受到的氧化损伤得以修复^[43]。Saeedipour 通过施用外源 IAA、CTK、ABA、GA 等 4 种植物激素,研究外源物质缓解 2 个不同籼稻品种(IR29 为盐敏感品种、FL485 为耐盐品种)盐胁迫效应的作用,结果表明,IAA 和 CTK 能够提高高盐胁迫下稻谷产量,并且在植株叶面喷施 CTK,能够缓解叶片所受盐胁迫的影响,加快植株光合速率,增加同化物积累量,4 种植物激素在植株生长发育及产量形成过程中均产生了积极的正向效应^[44]。进一步说明外源植物激素能够有

效调控非生物胁迫下植株适应胁迫及生长发育的各个过程。

2.1.1 促进型植物激素 生长素是最早发现的、对生长发育具有重要影响的植物激素。生长素的作用存在“两重性”，既能促进生长，也能抑制生长；既能催芽，也能抑制发芽；既能防止落花落果，又能疏花疏果。生长素作用的“两重性”与植株不同部位的敏感程度有关，一般来说，植物不同部位对生长素的敏感度表现为根 > 芽 > 茎。Pagnussat 等通过研究 IAA 诱导根系形成过程中的信号转导机制发现，在一定浓度下，IAA 能够触发根系细胞增殖和形态变化的复杂分子网络，高浓度 IAA 会抑制根系生长；试验中观察到 IAA 与植物体内的丝裂原活化蛋白激酶 (mitogen-activated protein kinase, MAPK) 存在紧密联系^[45]。盐胁迫下，油菜植株根系受到土壤盐分侵入，根系生长受阻。施用一定量生长素促进根系增粗、伸长，能够有效缓解根系生长受限、吸水困难等问题。细胞分裂素在细胞增殖、扩大等方面与生长素具有协同作用，且其在酶活性调节及信号传导中也有显著作用。万华方等应用外源细胞分裂素物质探究其对甘蓝型油菜种皮色泽的影响时发现，外源细胞分裂素物质 6-BA 能够显著降低酪氨酸酶和苯丙氨酸解氨酶的活性，使甘蓝型黄籽和黑籽油菜种皮黑色素、花色素和类黄酮含量下降，促进多酚积累，显著影响油菜种皮色泽^[46]。甘蓝型油菜黄籽和黑籽的色泽差异主要是由籽粒色素的含量不同造成的。相关研究表明，黄粒相对黑粒具有更高的含油量和蛋白质含量^[47]。油菜在生长周期内发生盐胁迫，产量必然会下降，外源施用细胞分裂素能够降低籽粒中相关色素的含量，更高的含油量意味着在盐碱地种植过程中能够在一定程度上弥补角果数或每角粒数的不足。

此外，IAA 不仅能够影响植物幼嫩细胞增殖，还能促进茎成熟细胞伸长。Kutschera 等也提出了类似的观点，在 IAA 处理下切除的茎段由于厚表皮壁松动，其长度自发性地发生改变，说明生长素在内环境中具有调控细胞伸长的功能^[48]。进一步阐明 IAA 诱导植物不同器官的生长，因不同部位的生长信号不同所发挥的作用存在一定差异。赤霉素 (GA₃) 同样也具有促进植株伸长生长的作用，两者虽然具有相同的效果，但赤霉素独立于 IAA 系统来调控细胞的伸长。Collett 等研究发现，1 μmol/L 1-萘酚酸并不能影响野生拟南芥幼苗对赤霉素的

反应，在赤霉素和生长素突变体之间产生了双突变体，它们的表型呈加性^[49]。这些现象都表明，生长素 (IAA) 和赤霉素 (GA₃) 独立调控植株细胞的伸长。此外，赤霉素还具有打破种子休眠的作用，油菜种子萌发阶段是对盐胁迫较为敏感的 1 个时期，直播油菜的出苗率是生育前期影响油菜产量的重要因素。不同浓度的外源 GA₃ 对种子萌发的促进效果不同，陈光尧等研究发现，施用 10 ~ 30 mg/L GA₃ 对促进甘蓝型油菜种子萌发的效果不明显^[50]。这与前人的研究结果并不一致，以往的研究普遍认为，施用赤霉素对打破种子休眠的效果是显著的。总结归纳为以下 2 个原因：首先是该品种对赤霉素敏感性较弱，外源 GA₃ 施用的效果不明显；其次是种胚内源 GA₃ 的含量充足，外源物质难以进入种内发挥作用。但当种子处于盐分环境且整体发芽率偏低时，自身难以产生足量的 GA₃ 供种胚使用，此时施用外源 GA₃ 促进种子萌发便是一个较为有效的方法，能够缓解盐碱地出苗率低、质量差等情况。

油菜素甾醇 (brassinosteroids, BRs) 于 20 世纪中后期在芸薹属植物中被发现，并被证实为天然植物激素之一。在此之前，科学界普遍认为传统植物激素仅有五大类。油菜素甾醇的出现及运用^[51] 为诸多学者开拓了新的研究方向。油菜素甾醇在植物生长发育过程中有着重要的作用，与其他植物激素一起参与调控植物发育的多个过程，包括种子萌发、根的伸长、茎叶的生长、光形态建成等。近些年的研究表明，BRs 在缓解植物非生物逆境方面效果显著，外源 BRs 可以增强盐胁迫下根系的吸水性能，促进幼苗生长、稳定细胞膜结构，进而增强植株的抗逆性。因此，外源 BRs 常被当作逆境胁迫的缓冲剂^[52]。冬油菜在苗期遭遇盐胁迫时，植株干重 (dry weight, DW) 相较于正常生长的植株会有较为明显的下降，绝大多数的弱苗会在越冬时被冻死 (难以形成壮苗过冬)，对后期产量造成严重影响。马梅等通过外源喷施不同浓度的表油菜素内酯 (24-epibrassinolide, 24-EBL) 来探究盐胁迫下外源油菜素内酯对油菜生长的影响，发现在盐胁迫导致油菜幼苗干重降低后，喷施外源 24-EBL 能够有效提高植株的干重，在试验所选用的浓度范围 (10⁻¹² ~ 10⁻⁶ mol/L) 内，24-EBL 所起到的效果都是正向的；与此同时，盐胁迫下根系、叶片的 Na⁺、Cl⁻ 含量显著上升，而 24-EBL 能够降低幼苗各器

官 Na^+ 和 Cl^- 的含量,以维持体内离子稳态,明显提高油菜的耐盐水平^[53]。但针对不同盐含量的盐碱地,外源 BRs 的使用量存在差异。当盐分含量较高时,所喷施的激素量可能较上述试验的最适用量更高,具体情况应当根据实地取样观察确定。此外,作为促进型植物激素^[54],BRs 具有与 IAA、CTK 等相似的促进效果。然而与 IAA 不同的是,近年有研究表明,施用外源 BRs 可以调控不同的植物激素[如 IAA、 GA_3 、水杨酸(salicylic acid, SA)等],Collett 等研究认为,外源 IAA 和 GA_3 在调控植物生长时拥有独立的系统^[49],说明不同的外源激素间存在特殊性,通过调控抗氧化酶活性和激素水平来提高植物耐盐性功能,增加了外源激素提高植物抗逆性的多样性。

2.1.2 抑制型植物激素 脱落酸和乙烯都是具有抑制作用的天然生长调节剂。盐胁迫下,植物体内的脱落酸含量会明显升高,并且在应对胁迫环境时发生不同的反应。外源脱落酸有助于促进种子休眠、叶片脱落,以维持植株正常生长。王涛等在试验中发现,外源 ABA 处理提高了甘蓝型油菜氮代谢相关酶的活性,降低了盐离子的毒害作用,主要是因为 ABA 激发了油菜体内的相关信号通路,促进脯氨酸的合成,降低丙二醛的生成,进而增强甘蓝型油菜对盐离子的抗性^[55]。油菜幼苗氮同化和代谢的增强,提高了植株的氮素生理利用效率,使其能够维持正常的生长发育。此外,ABA 还是一种良好的诱导物质,Xiang 等研究发现,在盐胁迫下外源 ABA 能够诱导基因表达,尤其是芸薹属体内的 *BjABRI* 基因,该基因能够减轻植株对逆境胁迫的敏感性,促进体内渗透调节物质脯氨酸的积累,维持内环境稳态、提高保护酶的活性,进而缓解盐胁迫下油菜幼苗的生长发育,提高植株的存活率^[56]。马永贵等的研究也得出了类似的结果,以二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)为试验材料,随着盐浓度的升高,2 种委陵菜叶片的脯氨酸和脱落酸含量均呈现出上升的趋势,委陵菜叶片中脯氨酸的积累有助于提高其渗透调节能力,增强植株的抗盐能力^[57]。施用外源 ABA 能够在一定程度上解决盐胁迫导致的弱小植株 ABA 上升缓慢、脯氨酸积累不足等问题。外源施用 ABA 时还应当注意避开强光,因为脱落酸遇强光易分解,强光下施用会导致其药性降低^[58]。在使用外源 ABA 制剂时可以与其他物质合理搭配,同时还需

注意用量。

乙烯在植物生理上能够发生三重反应,即抑制茎的伸长生长、促进上胚轴的横向增粗、使茎失去负向地性(横向生长)。乙烯对油菜植株的生长发育存在促进和抑制的双重作用,具体取决于油菜的生育时期及环境条件。在油菜发育前中期^[59]尤其是一些幼嫩组织中,乙烯常被认为是刺激生长或参与早期发育的关键激素。乙烯对油菜花期菌核病同样发挥着重要的作用,王政等在进行核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)接种试验时发现,接种核盘菌后,油菜中 ETH 的关键合成基因(*BnAOS*、*BnLOX2* 和 *BnACS2*)迅速表达,并且激活了 *BnPDF1.2* 和 *BnHEL* 等 2 个标志基因。由此可知,菌核病侵染下油菜植株能够迅速激活防卫反应^[60]。植株遭遇盐胁迫时,其本身的抗逆性较差,如在花期遭遇菌核病^[61]将导致死苗率升高,施用外源 ETH 能够迅速有效地激活植株的防卫反应,减轻菌核病对机体造成的伤害。然而,环境条件改变(盐胁迫等非生物胁迫产生)且植株衰老时,施用外源乙烯将导致油菜叶片多胺含量迅速减少。此时,乙烯作为生长抑制剂在多胺降解过程中发挥了积极作用。盐胁迫环境下,腺苷甲硫氨酸脱羧酶(adenosylmethionine decarboxylase, SAM)和精氨酸脱羧酶(arginine decarboxylase, ADC)的活性受到抑制,而 SAM 和 ADC 均为多胺合成途径中的关键酶。如今诸多学者选用不同的植物材料均证明,多胺与植物抗盐性存在密切联系^[62-63]。油菜发育中后期施用的外源乙烯会被体内的乙烯途径优先利用,导致植株生殖生长受到抑制、耐盐性降低等。综上所述,由于外源 ETH 对植株存在双重效应,在盐碱地环境下,应当根据植株所处生长阶段确定恰当的施用时间以及施用量。

2.2 水杨酸

水杨酸(salicylic acid, SA)是一种重要的生长调节剂和信号分子,在提高作物产量、改善质量、抗逆、抗盐碱等方面均发挥了重要作用。前人研究发现,SA 主要通过诱导抗氧化防御系统、降低膜脂过氧化、调控物质代谢和离子吸收来缓解盐胁迫^[64]。在油菜生长前期,SA 的主要功能是促进植株的光合作用和呼吸作用。刘江波等的研究也证明了这一观点,随着盐浓度含量的增加,水杨酸处理下的油菜幼苗叶片净光合速率、蒸腾速率均有明显提高^[65]。再进一步深入研究发现,水杨酸处理后油菜

幼苗叶片的含氮量增加,叶绿素含量也与空白对照差异显著。由此推断,水杨酸通过提高幼苗叶片含氮量和叶绿素含量来促进植株光合系统工作。然而在高盐浓度下,水杨酸促进植株叶片光合作用和蒸腾作用的效果并不明显。初步判断其可能是因为植株受到胁迫的程度较深,体内缓解盐胁迫的相关通路受到抑制。因此,当油菜种植在轻度(含盐量 $<0.3\%$)或中度(含盐量 $0.3\% \sim 0.6\%$)盐碱地时,在苗期喷施外源 SA 能够有效缓解盐胁迫对植株光合作用造成的影响。外源 SA 在进行叶面喷施时有效浓度还与胁迫强度有关,不同程度的盐胁迫,SA 的效果差异较大,Yusuf 等研究发现, $10 \mu\text{mol/L}$ 外源 SA 可以有效缓解 50 mmol/L NaCl 对芥菜的毒害作用^[66]。然而宋士清等的研究表明, 150 mg/L SA 才可显著缓解盐胁迫 (200 mmol/L NaCl)对黄瓜幼苗的不利影响^[67]。部分高盐条件超出该类型作物所能够承受的极限时,将造成植株不可逆损伤。此时,无论使用多少浓度的外源 SA 所起到的效果都不佳。不同油菜品种对于盐胁迫的敏感程度不同,需试验探究该品种盐胁迫耐受范围。在耐受范围内,水杨酸能够起到较好的调控作用,但超出极限后,调控效果下降甚至会加重盐胁迫对植株的伤害。

2.3 茉莉酸

茉莉酸(jasmonic acid, JA)作为一种新型的植物生长调节剂,与传统植物激素中的脱落酸功能相类似,两者都具有抑制植物生长、促进叶片衰老和脱落以及促进叶片气孔关闭等功能^[68]。Yang 等人在研究光信号和植物激素对植株生长、发育及非生物胁迫的作用时也证明了 JA 和 ABA 存在协同作用,但是两者并非完全相同,在复杂的抗逆反应途径中也存在拮抗作用^[69],对于 JA 和 ABA 这种既协同又拮抗的复杂耐盐机制,仍需进一步探究。近年来诸多学者进一步证明,茉莉酸在缓解油菜植株盐胁迫效应中具有显著效果。研究结果表明,JA 主要通过影响植株体内相关氧化酶的活性来控制与胁迫相关的反应途径,进而缓解离子毒害及渗透失衡对油菜植株的影响。冯建雄等的研究也有类似的结论,试验通过对大黄油菜进行外源 JA 处理发现, $100 \mu\text{mol/L}$ 外源 JA 处理后的油菜叶片 POD、PPO、SOD 和 PAL 等活性均有明显提高,说明施用外源 JA 能够激活植株体内的防御体系,增强油菜幼苗的抗逆性^[70]。此外试验发现,施用适量的外源 JA 对

植物地上部的影响较小,与空白对照组相比差异并不显著。然而在 Farhangi - Abriz 等研究发现,外源茉莉酸处理下,油菜地下部受抑制的情况明显,植株根系的含水量基本不变,但主根生长减少,侧根生长增加^[71]。相关研究认为,这可能是因为茉莉酸诱导油菜体内的 *ERF1* 基因过度表达,*ERF1* 基因与乙烯(ETH)的形成存在密切关系,高浓度乙烯对侧根生长有促进作用,但对主根生长有抑制作用^[72]。与水杨酸促进初生根生长来提高油菜耐盐性不同的是,外源茉莉酸的施用存在严格的标准,仅在适宜的浓度下能够提高抗氧化酶的活性,减轻盐胁迫造成的油菜机体活性氧增加对生长发育的影响。JA 属于抑制型植物生长调节剂,使用不当,容易给盐胁迫下的油菜幼苗造成二次损伤,所形成的伤害往往是不可逆的。

2.4 三磷酸腺苷

三磷酸腺苷(adenosine triphosphate, ATP)是一种辅酶类物质。ATP 作为植物进行各类代谢反应所必须的能源物质,在化学能储存与转运以及蛋白质、糖、核苷酸的合成中均发挥着重要作用。前人研究发现,ATP 在调控第二信使(H_2O_2 、 Ca^{2+})参与细胞物质运输、能量代谢及适应非生物胁迫方面存在密切联系,这为使用外源 ATP 缓解盐碱地种植油菜受到的盐分抑制效应提供了充分的理论依据。赖晶等的研究进一步探究了外源 ATP 提高油菜耐盐性的深层原因,其主要从植物生理生化和分子生物学的角度对冬油菜品种陇油 8 号进行试验分析,结果表明,外源 ATP 浸种能够显著降低盐胁迫下油菜幼苗的 ROS 含量和膜损伤,提高抗氧化酶的活性和渗透调节物质的含量^[73]。油菜发生盐胁迫时所产生的离子毒害作用对机体的损伤较大,在施用外源 ATP 后,油菜叶片中的 Ca^{2+} 、 K^+ 含量明显升高, Na^+ 和 Cl^- 在机体内所占的比例大幅下降^[74],表明外源 ATP 可以通过改变油菜叶片中的离子含量,维持细胞离子稳定,进而提高植株的耐盐性。在分子水平上,油菜产生盐效应后体内还原型辅酶 II (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH)氧化酶基因(*RBOHD*、*RBOHF*)、*P5CS1* 基因、MAPK 激酶基因(*MAPK3*、*MAPK6*)、耐盐基因(*SOS1*、*NHX1*)的转录水平都有所下降,而施用外源 ATP 能够促进 NaCl 胁迫下油菜上述基因的表达水平。NADPH 氧化酶能够调节 H_2O_2 的产生,在信号转导过程中发挥作用^[75]。植物体中的 NADPH 氧

化酶同系物已被认定为产生活性氧的主要参与者,且 NADPH 氧化酶也是植物体内氧爆发的主要来源。外源 ATP 通过质膜中的 NADPH 氧化酶催化诱导机体氧爆发,进而促进 MAPK 激酶基因表达,MAP 级联途径在抗逆过程中发挥着重要作用,外源 ATP 促进 NADPH 氧化酶 1(Nox1)依赖的 ROS 产生并激活 MAPK 应激途径^[76]。MAPK 激酶途径是响应植株生长发育和抗逆信号转导方面的重要组成部分^[77]。综上所述,外源 ATP 诱导油菜相关抗逆反应发生,通过第二信使的信号转导,促进细胞质内 ROS 和 Ca^{2+} 的积累,提高抗氧化物酶的活性。此时,MAP 激酶级联途径发挥作用,清除多余的活性氧,减轻细胞膜质过氧化,并激活了耐盐基因(*SOS1*、*NHX1*)的表达,提高油菜植株的耐盐性。

3 结论与展望

外源物质在缓解油菜盐胁迫应用过程中已取得一定的成果^[78-80],在盐碱地种植过程中外源物质的施用能够改善油菜的生长发育状况。然而,现阶段的研究主要从油菜的生理生化角度出发,关于油菜如何感知外源物质释放抗逆信号以及有哪些途径参与抗逆信号的转导和响应等方面的研究还较少。外源物质缓解油菜盐胁迫的过程是一个多途径参与、复杂的抗逆过程,其中所涉及的诸多调控机理仍需进一步探究。可以肯定的是,植物对盐胁迫的响应是由耐盐相关基因表达和盐胁迫诱导耐盐信号转导决定的。随着新兴基因编辑技术^[81](CRISPR/Cas9)的广泛运用,未来将深入从基因表达和基因互作^[82]等方面来探究油菜的耐盐机制。此外,多种外源物质之间还存在协同作用和拮抗作用,外源物质之间的相互作用信号尚未完全揭示。使用外源物质缓解盐胁迫最终需要应用在大田生产上,左青松等认为,在盐分浓度属于轻度(含盐量 $<0.3\%$)或中度(含盐量 $0.3\% \sim 0.6\%$)的滨海盐碱地种植油菜依旧能够获得不错的综合效益^[83]。施用外源物质后,油菜生长受到的抑制程度减弱,促进光合作用及物质积累,对后期产量的提高具有明显效果。目前,这方面的研究主要集中在黄瓜、西红柿等果蔬类作物上,而油菜耐盐碱方面的研究并不多^[84]。另外,盐碱田经过多年的油菜种植后含盐量明显下降,说明其还具有改良土壤的优点。因此,施用外源物质缓解油菜盐胁迫的互作机理及抗逆机制是十分有潜力的研究方向。对外源物质的

作用进行分析,有助于探明不同外源物对作物的增减效益,以应用在大田(盐碱地)生产上增强油菜耐盐性和提高菜籽产量^[85]。

参考文献:

- [1] 马赞留,戴云新,蔡红海,等. 江苏滨海地区盐碱地现状及改良措施[J]. 现代园艺,2015(14):189-190.
- [2] 杨锦莲,李崇光. 优质油菜在我国南方农业中的战略地位及其发展方略[J]. 农业现代化研究,2003,24(1):57-60.
- [3] 王 新,颜繁宝. 中国油脂油料市场回顾与展望[J]. 中国油脂,2013,38(4):12-14.
- [4] Zhao S S,Zhang Q K,Liu M Y,et al. Regulation of plant responses to salt stress[J]. International Journal of Molecular Sciences,2021,22(9):4609.
- [5] 田 甜,王海江,王金刚,等. 盐胁迫下施加氮素对饲用油菜有机渗透调节物质积累的影响[J]. 草业学报,2021,30(10):125-136.
- [6] 万何平,张 浩,余 忆,等. 油菜耐盐碱研究与应用[J]. 中国农业科技导报,2022,24(12):59-67.
- [7] 侯林涛,王腾岳,荐红举,等. 甘蓝型油菜盐胁迫下幼苗鲜重和干重 QTL 定位及候选基因分析[J]. 作物学报,2017,43(2):179-189.
- [8] 万何平,余 忆,陈敬东,等. 甘蓝型油菜耐盐碱性快速鉴定方法与应用[J]. 中国油料作物学报,2023,45(4):776-784.
- [9] Zhang G F,Zhou J Z,Peng Y,et al. High-throughput phenotyping-based quantitative trait loci mapping reveals the genetic architecture of the salt stress tolerance of *Brassica napus* [J]. Plant, Cell & Environment,2023,46(2):549-566.
- [10] 贾晓红. 农作物化学调控技术应用的思考[J]. 农业技术与装备,2009(22):17-18.
- [11] 赵雅祺. 转录后基因沉默在植物改良方面的应用[J]. 种子科技,2023,41(22):30-32,66.
- [12] 王渭霞,朱廷恒,赖风香,等. CRISPR/Cas 系统在基因修饰植物及其产品检测应用中的原理和进展[J]. 中国稻米,2023,29(6):21-27.
- [13] 宗兆齐,曹守涛,吴修哲,等. 外源物质提高烟草抗非生物胁迫的研究进展[J]. 中国农学通报,2023,39(10):9-16.
- [14] 王志明,李秉柏,严海兵,等. 近 20 年江苏省海岸线和滩涂面积变化的遥感监测[J]. 江苏农业科学,2011,39(6):555-557.
- [15] Khan M N,Khan Z,Luo T,et al. Seed priming with gibberellic acid and melatonin in rapeseed: consequences for improving yield and seed quality under drought and non-stress conditions [J]. Industrial Crops and Products,2020,156:112850.
- [16] 纪振冬,周培禄,丁小飞,等. 混合盐胁迫对油菜种子萌发的影响[J]. 天津农业科学,2023,29(3):1-7.
- [17] 檀龙颜. 油菜(*Brassica napus*)种子萌发响应 NaCl 胁迫的生理学与蛋白质组学研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2014.
- [18] 王灵敏,程凯乐,梅泽宇,等. 盐引发对油菜种子萌发及幼苗形态特征的影响[J]. 塔里木大学学报,2021,33(3):55-60.
- [19] 胡 玲,高 英,李 华,等. 硼肥和包衣剂对冬油菜性状和产

- 量效益的影响[J]. 农技服务, 2021, 38(6): 30–32.
- [20] 郑经东. 土壤盐分对油菜光合、物质积累与碳氮生理的影响研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2023.
- [21] 顾逸彪, 颜佳倩, 薛张逸, 等. 耐盐性不同水稻品种根系对盐胁迫的响应差异及其机理研究[J]. 作物杂志, 2023(2): 67–76.
- [22] Wang W H, Cai L L, Long Z D, et al. Effects of non-uniform salt stress on growth, yield, and quality of tomato[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2021, 67(5): 545–556.
- [23] 陈少清. 作物根系吸水模型的研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2013.
- [24] 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]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2009, 172(4): 535–543.
- [25] 张宝涵, 刘婧怡, 尤晶晶, 等. 磷肥用量对滨海盐土油菜光合性状的干物质生产的影响[J]. 中国农学通报, 2022, 38(34): 22–26.
- [26] Zhang P F, Senge M, Dai Y Y. Effects of salinity stress at different growth stages on tomato growth, yield, and water-use efficiency[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2017, 48: 624–634.
- [27] 祝腾辉, 刘奇顺, 余格辉, 等. 油菜菌核病抗性鉴定及抗病资源筛选[J]. 湖南农业科学, 2023(5): 74–77.
- [28] 赵贤雷. 油菜花叶病毒的研究进展及其防治[J]. 生物化工, 2019, 5(5): 158–162.
- [29] 关周博, 王学芳, 董育红, 等. 密植油菜苗期和成熟期性状与产量的相关性[J]. 西北农业学报, 2014, 23(7): 62–67.
- [30] 胡宇倩, 周旋, 资涛, 等. 早熟冬油菜品种各器官干物质及养分积累特征[J]. 中国油料作物学报, 2021, 43(4): 690–699.
- [31] di Caterina R, Giuliani M, Rotunno T, et al. Influence of salt stress on seed yield and oil quality of two sunflower hybrids[J]. Annals of Applied Biology, 2007, 151(2): 145–154.
- [32] 李班, 吕莹, 杨明煊, 等. 盐碱胁迫对甘蓝型油菜生理及分子机制的影响[J]. 华北农学报, 2022, 37(3): 86–93.
- [33] 黄海, 瞿小杰, 刘金海, 等. 盐碱胁迫下不同倍性水稻 4 种转录因子家族基因的表达模式分析[J]. 河南农业科学, 2023, 52(6): 22–33.
- [34] 张自强, 白晨, 张惠忠, 等. 甜菜耐盐性形态学、生理生化特性及分子水平研究进展[J]. 作物杂志, 2020(3): 27–33.
- [35] 束红梅, 郭书巧, 巩元勇, 等. 盐胁迫对作物根系的影响及基因工程改良[J]. 分子植物育种, 2013, 11(5): 657–662.
- [36] 胡涛, 张鸽香, 郑福超, 等. 植物盐胁迫响应的研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(9): 3006–3015.
- [37] 方怡然, 薛立. 盐胁迫对植物叶绿素荧光影响的研究进展[J]. 生态科学, 2019, 38(3): 225–234.
- [38] 蔡琪琪, 王堉, 董寅壮, 等. 不同中性盐胁迫对甜菜幼苗光合作用和抗氧化酶系统的影响[J]. 作物杂志, 2022(1): 130–136.
- [39] 段文静, 孟妍君, 江丹, 等. 外源褪黑素对盐胁迫下棉花幼苗形态及抗氧化系统的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2022, 30(1): 92–104.
- [40] 潘镭文, 向春阳, 丁建文, 等. 外源水杨酸处理油菜幼苗对盐胁迫的生理响应[J]. 天津农学院学报, 2022, 29(2): 22–26.
- [41] 冯坤, 郑青松, 俞佳虹, 等. 超氧化物歧化酶的遗传特征及其在植物抗逆性中的研究进展[J]. 分子植物育种, 2017, 15(11): 4498–4505.
- [42] Dai Q L, Chen C, Feng B, et al. Effects of different NaCl concentration on the antioxidant enzymes in oilseed rape (*Brassica napus* L.) seedlings[J]. Plant Growth Regulation, 2009, 59(3): 273–278.
- [43] 吴雪霞, 查丁石, 朱宗文, 等. 外源 24-表油菜素内酯对盐胁迫下茄子种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. 植物生理学报, 2011, 47(6): 607–612.
- [44] Saeedipour S. The combined effects of salinity and foliar spray of different hormones on some biological aspects, dry matter accumulation and yield in two varieties of indica rice differing in their level of salt tolerance[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences(India Section B: Biological Sciences), 2014, 84(3): 721–733.
- [45] Pagnussat G C, Lanteri M L, Lombardo M C, et al. Nitric oxide mediates the indole acetic acid induction activation of a mitogen-activated protein kinase cascade involved in adventitious root development[J]. Plant Physiology, 2004, 135(1): 279–286.
- [46] 万华方, 卢东, 梁颖, 等. 细胞分裂素对甘蓝型油菜种皮色泽形成的影响[J]. 作物学报, 2012, 38(10): 1900–1907.
- [47] Chao H B, Guo L X, Zhao W G, et al. A major yellow-seed QTL on chromosome A09 significantly increases the oil content and reduces the fiber content of seed in *Brassica napus*[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135(4): 1293–1305.
- [48] Kutschera U, Niklas K J. The epidermal-growth-control theory of stem elongation: an old and a new perspective[J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(11): 1395–1409.
- [49] Collett C E, Harberd N P, Leyser O. Hormonal interactions in the control of *Arabidopsis* hypocotyl elongation[J]. Plant Physiology, 2000, 124(2): 553–562.
- [50] 陈光尧, 王国槐, 罗峰, 等. 外源激素对甘蓝型油菜种子萌发的影响[J]. 中国种业, 2006(12): 46–47.
- [51] 刘金娜. BRs 生物活性研究进展[J]. 现代农业科技, 2022(19): 138–143.
- [52] Krishna P, Prasad B D, Rahman T. Brassinosteroid action in plant abiotic stress tolerance[J]. Methods in Molecular Biology, 2017, 1564: 193–202.
- [53] 马梅, 刘冉, 郑春芳, 等. 油菜素内酯对盐渍下油菜幼苗生长的调控效应及其生理机制[J]. 生态学报, 2015, 35(6): 1837–1844.
- [54] Wu W L, Zhang Q, Ervin E H, et al. Physiological mechanism of enhancing salt stress tolerance of perennial ryegrass by 24-epibrassinolide[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1017.
- [55] 王涛, 唐天娇, 廖佳元, 等. 外源 ABA 提高甘蓝型油菜抗镉胁迫能力和氮素生理利用效率[J]. 植物营养与肥料学报, 2020, 26(3): 522–531.

- [56] Xiang L X, Liu C, Luo J Z, et al. A tuber mustard AP2/ERF transcription factor gene, *BjABRI*, functioning in abscisic acid and abiotic stress responses, and evolutionary trajectory of the *ABRI* homologous genes in *Brassica* species[J]. Peer J, 2018, 6: e6071.
- [57] 马永贵, 王生财. 高寒盐生植物叶片中脯氨酸(Pro)和脱落酸(ABA)含量的研究[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(23): 7100 – 7101.
- [58] 王金丽, 杜晨曦, 周华坤, 等. 外源 ABA 与植物非生物胁迫抗逆机制[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(13): 12 – 15.
- [59] Aziz A, Martin – Tanguy J, Larher F. Plasticity of polyamine metabolism associated with high osmotic stress in rape leaf discs and with ethylene treatment[J]. Plant Growth Regulation, 1997, 21(2): 153 – 163.
- [60] 王 政, 姚银安. 茉莉酸和乙烯信号途径参与了油菜菌核病防卫反应[J]. 生物学杂志, 2013, 30(1): 1 – 4, 13.
- [61] 赵丹丹, 臧 新, 田保明, 等. 菌核菌及油菜菌核病相关研究进展[J]. 河南农业科学, 2010(2): 120 – 123.
- [62] 王玖林, 耿明建, 刘武定. 外源多胺和硼对油菜苗期生长和膜质过氧化的影响[J]. 中国油料作物学报, 2006, 28(2): 217 – 219.
- [63] 刘爱荣, 张远兵, 翟从新, 等. 多胺浸种对油菜抗逆性的影响[J]. 种子, 2002(3): 20 – 23.
- [64] 沙汉景, 刘化龙, 王敬国, 等. 水杨酸调控作物耐盐性生理机制[J]. 东北农业大学学报, 2017, 48(3): 80 – 88.
- [65] 刘江波, 潘镭文, 杜 锦, 等. 水杨酸对盐胁迫下油菜幼苗光合特性的影响[J]. 天津农林科技, 2022(1): 21 – 23.
- [66] Yusuf M, Hasan S A, Ali B, et al. Effect of salicylic acid on salinity – induced changes in *Brassica juncea*[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2008, 50(9): 1096 – 1102.
- [67] 宋士清, 郭世荣, 尚庆茂, 等. 外源 SA 对盐胁迫下黄瓜幼苗的生理效应[J]. 园艺学报, 2006, 33(1): 68 – 72.
- [68] 汪新文. 茉莉酸参与植物逆境胁迫的研究进展[J]. 安徽农学通报, 2008, 14(6): 29 – 35, 24.
- [69] Yang T, Lye R, Li J H, et al. Phytochrome A and B negatively regulate salt stress tolerance of *Nicotiana tabacum* via ABA – jasmonic acid synergistic cross – talk[J]. Plant & Cell Physiology, 2018, 59(11): 2381 – 2393.
- [70] 冯建雄, 常 静, 李海平, 等. 外源茉莉酸诱导对油菜防御酶活性和 4 种物质含量及植株生长的影响[J]. 植物保护, 2021, 47(1): 128 – 134, 187.
- [71] Farhangi – Abriz S, Alaei T, Tavasolee A. Salicylic acid but not jasmonic acid improved canola root response to salinity stress[J]. Rhizosphere, 2019, 9: 69 – 71.
- [72] Lorenzo O, Piqueras R, Sánchez – Serrano J J, et al. Ethylene response factor1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense[J]. The Plant Cell, 2003, 15(1): 165 – 178.
- [73] 赖 晶, 李巧丽, 张小花, 等. 外源 ATP 对盐胁迫下油菜幼苗生长的影响[J]. 生态学杂志, 2020, 39(6): 1983 – 1993.
- [74] 梁娟红, 李巧丽, 赖 晶, 等. 外源 ATP 对盐胁迫下油菜种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2020, 38(3): 89 – 96.
- [75] Torres M A, Dangel J L. Functions of the respiratory burst oxidase in biotic interactions, abiotic stress and development[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2005, 8(4): 397 – 403.
- [76] Brown D I, Griendling K K. Nox proteins in signal transduction[J]. Free Radical Biology and Medicine, 2009, 47(9): 1239 – 1253.
- [77] Medina – Castellanos E, Esquivel – Naranjo E U, Heil M, et al. Extracellular ATP activates MAPK and ROS signaling during injury response in the fungus *Trichoderma atroviride*[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 659.
- [78] 时立波, 裴龙飞, 陈 玲, 等. 外源乙酰丙酸钾根施对油菜生长及盐碱土改良的影响[J]. 安徽农学通报, 2021, 27(15): 103 – 104, 112.
- [79] 钟雪梅, 代其林, 马明莉, 等. 外源 NO 浸种对 NaCl 胁迫下油菜种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(3): 102 – 106.
- [80] 郭怀刚, 李 芬, 金 迪, 等. 混合苏打碱胁迫对不同油菜品种幼苗生理及光合系统的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(17): 101 – 109.
- [81] 王 月. 利用 CRISPR/Cas9 技术编辑甘蓝型油菜硫苷转运蛋白 BnaGTRs 基因的研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2022.
- [82] 张文宣, 梁晓梅, 戴 成, 等. 利用 CRISPR/Cas9 技术突变 *BnaMPK6* 基因降低甘蓝型油菜的耐盐性[J]. 作物学报, 2023, 49(2): 321 – 331.
- [83] 左青松, 赵建明, 王宣山. 江苏沿海中度盐碱地油菜种植技术与施肥分析[J]. 中国农技推广, 2019, 35(增刊1): 94 – 95.
- [84] 朱建峰, 杨秀艳, 武海雯, 等. 植物种子萌发期耐盐碱性提高技术研究进展[J]. 生物技术通报, 2020, 36(2): 158 – 168.
- [85] 胡 炎, 杨 帆, 杨 宁, 等. 盐碱地资源分析及利用研究展望[J]. 土壤通报, 2023, 54(2): 489 – 494.