

# 十字花科作物耐盐种质研究现状及展望

王洁 孟秋峰 任锡亮 高天一 安学君 黄芸萍

(宁波市农业科学研究院,浙江宁波 315040)

**摘要** 盐胁迫是严重影响作物生长发育的主要非生物胁迫之一。植物在盐胁迫下会产生一系列生理生化变化,创制改良耐盐种质、培育耐盐品种是提高农作物耐盐性的有效手段。十字花科作物是重要的蔬菜和经济作物。本文系统总结了近年来国内外十字花科作物耐盐性研究的相关进展,主要包括耐盐种质鉴定方法及技术、耐盐种质筛选、耐盐分子机理等,以为十字花科作物耐盐种质创制和新品种选育提供有益的参考。

**关键词** 十字花科作物;耐盐性;种质筛选;耐盐分子机理

**中图分类号** S637 **文献标识码** A **文章编号** 1007-5739(2019)12-0060-02

**Research Advances and Prospects of Salt-tolerance Germplasm in Brassicaceae Crops**  
**WANG Jie MENG Qiu-feng REN Xi-liang GAO Tian-yi AN Xue-jun HUANG Yun-ping**  
 (Ningbo Academy of Agricultural Science, Ningbo Zhejiang 315040)

**Abstract** Salt stress is one of an abiotic stresses that affects severely the growth and development of the crops. Under salts tress, a series of physiological and biochemical changes can occur in plants. Breeding improved salt-tolerance germplasm and varieties is an effective means to improve the salt tolerance of crops. Brassicaceae crops are important vegetables and cash crops. In this article, we systematically summarized the recent advances of salt tolerance in Brassicaceae crops at home and abroad, including the techniques of salt-tolerance germplasm identification, the screening of salt-tolerance germplasm and the molecular mechanism of salt tolerant, in order to provide valuable references for developing salt-tolerance germplasm and genetic breeding in Brassicaceae crops.

**Key words** Brassicaceae crops; salt tolerance; germplasm screening; molecular mechanism of salt-tolerance identification

土壤盐碱化严重影响作物生产、环境健康和经济发展,是制约现代农业可持续发展的主要因素之一。盐碱地在世界范围内分布很广,据联合国教科文组织(United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization)与联合国粮食及农业组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations)不完全统计,全球盐碱化土地总面积约 9.5 亿  $\text{hm}^2$ , 约占世界陆地总面积的 10%。我国盐碱(渍)地面积约为 9 913 万  $\text{hm}^2$ , 是世界盐碱地大国之一,其中严重盐渍化土壤大约 3 666.7 万  $\text{hm}^2$ , 主要分布在包括东北、西北、华北和滨海地区在内的 17 个省份<sup>[1]</sup>。浙江省作为我国东部沿海的省份,共有滩涂资源 26.067 万  $\text{hm}^2$ , 其中绝大部分仍未脱盐,甚至还不断遭受盐渍危害<sup>[2]</sup>。

十字花科作物广泛分布于全世界,主产于北温带,特别是地中海地区,我国也有广泛的种植。该科主产蔬菜和油料作物,少数供药用、观赏和作饲料。十字花科蔬菜种类很多,主要有白菜类、甘蓝类、芥菜类、萝卜类等;油料作物主要为油菜。十字花科植物富含芥子苷、脂肪酸、生物碱、硫苷类等成分,具有重要的营养价值和药用价值。

面对日益增长的人口数量和盐碱地面积,十字花科作物耐盐育种研究已成为该科作物遗传育种研究的重要方向之一。本文就国内外开展的十字花科作物种质耐盐性鉴定方法和技术、耐盐种质筛选、耐盐性的遗传和分子机理以及未来研究的展望等进行综述,以为为进一步开展十字花科作物的耐盐育种研究提供参考。

## 1 十字花科作物种质耐盐性评价体系

### 1.1 评价时期

植物生长周期主要包括萌发期、营养生长期和生殖生

长期。盐害会对植物生长发育造成不利影响,而植物的耐盐程度也因不同发育阶段而存在差异。在植物生长发育过程中,最脆弱的时期是萌发期和幼苗期。植物在盐胁迫环境下能否顺利萌发以及幼苗期能否顺利生长,在一定程度上能反映其耐盐性。徐芬芬等<sup>[3]</sup>用不同浓度的 NaCl 胁迫处理萌发期的萝卜种子,在一定程度上探明了盐胁迫对萝卜种子萌发的影响。梅 燮等<sup>[4]</sup>研究了不同强度的盐胁迫对萝卜幼苗的影响,发现随盐分的升高,叶片鲜重、地上部鲜重等 7 个指标出现明显下降。杨 飞等<sup>[5]</sup>以 13 个不结球白菜品种与 6 个结球白菜品种种子为试验材料,研究了不同浓度 NaCl 胁迫处理对种子发芽和幼苗生长的影响,发现低浓度 NaCl 胁迫对白菜种子萌发和幼苗生长存在一定的促进作用,随着 NaCl 胁迫浓度的升高,种子发芽时间推迟,种子发芽率、发芽势及幼苗生长情况等呈显著下降趋势。刘自刚等<sup>[6]</sup>采用 NaCl 模拟胁迫法研究发现,盐胁迫对白菜型冬油菜种子萌发和幼苗的生理特征、离子稳态、光合特性等都产生了严重的影响。大量研究表明,种子萌发及幼苗期是十字花科作物耐盐性评价的常用时期。

### 1.2 植物材料培养方法

很多研究发现,钠离子和氯离子在盐渍化土壤中占有较高的比例。因此,植物耐盐评价常常采用 NaCl 处理模拟盐胁迫。在植物材料的培养上,有人工基质培养、沙培、水培、采集盐渍土壤盆栽、无菌苗培养基培养等。采用水培的方法可以对盐分及其他营养成分进行严格控制,便于各试验组之间的分析比较,是许多研究人员普遍接受的方法。但也有人认为水培条件下的试验结果存在质疑<sup>[7]</sup>。

### 1.3 评价指标

盐胁迫对植物的影响主要体现在 2 个方面,一是对植物生长发育的影响,二是对植物生理生化代谢方面的影响。植物生长发育评价指标主要有种子萌发(包括发芽率、发芽

**基金项目** 宁波市科技局自然科学基金项目(2017C10023)。

**作者简介** 王洁(1988-),女,山东济宁人,博士,助理研究员,从事蔬菜遗传育种研究工作。

**收稿日期** 2019-03-07

势、发芽指数、活力指数等方面)、苗期根长、苗高、鲜重、干重、植物存活率、植物生物量等。生理生化指标主要有细胞膜通透性、光合作用参数、丙二醛含量、抗氧化物、内源有机渗透调节剂等<sup>[8]</sup>。

#### 1.4 综合评价策略

植物耐盐性是多种生理过程总体反应的结果,不同植物在不同生长时期的耐盐性都存在差异,因而任何单一指标都不能有效且准确地评价其耐盐性。因此,采用多项指标对植物耐盐性进行综合评价是相对比较科学合理的。植物耐盐性综合评价方法有很多,主要有主成分分析法、相关分析法、隶属函数法、主成分赋分权重法、回归分析及通径分析法等。实际应用中大多采用多种方法进行综合评价<sup>[9]</sup>。

### 2 十字花科作物耐盐种质筛选

不同品种的十字花科作物抗盐性差异较大,筛选和利用耐盐种质对耐盐品种选育和改良盐碱土壤环境具有重要意义。目前,关于十字花科蔬菜种质资源耐盐性评价方面的研究主要集中在油菜、白菜、萝卜、芥菜等少数常见的蔬菜作物上。梅 燊等<sup>[10]</sup>通过对比清水浸种和对应的盐分溶液浸种发现,清水浸种的方式能提高高盐胁迫下种子的发芽指标。在发芽期对萝卜进行不同浓度的盐分处理(0.2%~1.0%)后,发现低盐分浓度(0.2%、0.4%)对萝卜种子生长的各个指标影响不大,在0.2%盐分浓度下还能对萝卜发芽生长产生一定的促进作用;但高盐分严重抑制种子生长,并且随着盐分浓度增大,抑制作用逐渐增强。通过综合比较,6个萝卜品种发芽期耐盐性为新夏圆白>W1029=夏圆白>南洋白荔枝=春一点红>四季红3号。崔世友等<sup>[11]</sup>通过实地测定滩涂上生长的叶用芥菜的根际土壤电导率,鉴定出了强耐盐的叶用芥菜材料,其耐盐性强于大麦等耐盐性较强的作物,可在EC1:5 直达2.366 mS/cm的滨海盐土上生长。王治红等<sup>[12]</sup>以6个耐盐性不同的白菜型冬油菜种子为材料,研究不同冬油菜种子萌发时的耐盐能力,发现135~180 mmol/L 盐浓度是耐盐性鉴定的适宜范围,发芽指数、活力指数、胚芽长和鲜重对盐胁迫最为敏感。用隶属函数法对6个品种的耐盐性进行综合评价,耐盐性强弱顺序依次为ky-1>ky-10-191>平油1号>ky-NDJ>10-191>NDJ。徐芬芬等<sup>[13]</sup>采用水培的方法研究了30个目前我国广泛栽培的不结球白菜品种种子萌发期的耐盐性,结果表明,耐盐指数位于前3位的品种分别为四倍体矮脚黄、秦白二号和北京小杂56。从耐盐等级分析结果可以看出,四倍体矮脚黄为高耐盐品种,秦白二号、北京小杂56为耐盐品种,上海鸡毛菜、郑研小包23、丰抗90等10个品种为中等耐盐品种,郑白小包头、美味四季小白菜、精品四月白、新优抗70等14个品种为盐敏感品种,而矮抗青、改良605和日本绿宝等3个品种为高敏感品种。朱孔志等<sup>[14]</sup>通过在江苏沿海滩涂盐碱地中低产田种植5个双低油菜品种,比较不同油菜品种间的生物学特性、越冬特性以及产量等农艺性状,筛选出适合在盐碱地高产栽培且适合机械化作业的3个油菜品种,分别是沪油39、苏油6号和浙油51。同时研究发现,二次分枝数与产量存在极显著相关,这对耐盐油菜品种理想株型的构建、筛选及机械化推广具有非常重要的意义。

### 3 十字花科作物耐盐分子机理研究

随着分子生物学技术的快速发展,科学家们越来越关注对十字花科作物耐盐性的遗传及分子机理的研究。Memon<sup>[15]</sup>研究发现,S44基因有助于增强不接球白菜的耐盐性并通过同源克隆的方法获得了长度为294 bp的S44基因。此外,研究还发现,ALA能够促进S44基因的表达,且根的表达量高于叶片。杜 坤等<sup>[16]</sup>使用农杆菌介导的油菜下胚轴转化方法,将来自巴西旱稻的OsLTP基因导入到甘蓝型油菜中,发现在100、200 mmol/L NaCl处理下,转基因植株的生物量、叶片抗氧化酶活性、叶绿素积累量和PS II活性均比对照植株高,而叶片MDA含量比对照低,认为外源OsLTP基因通过保持叶片中PS II的活性、提高抗氧化酶活性、维持叶绿素的积累等途径来提高转基因甘蓝型油菜的耐盐水平。徐俊芝<sup>[17]</sup>开展了油菜素内酯(BR)诱导下AOX1a基因对芥菜抗盐性的调控机理的研究,发现芥菜DET1、DET2、DWF1、DWF4基因的相对表达量不受AOX1a基因的影响,推测芥菜BR的生物合成不受AOX1a表达的调控。孙小川<sup>[18]</sup>利用高通量测序鉴定到71个盐胁迫响应miRNAs及其581个靶基因,其中miR414-CIPK21、miR396-APX1、miR398-CSD1和miR397-LACs等miRNAs参与了萝卜盐胁迫响应过程。进一步结合miRNAs、转录组与蛋白组信息初步提出了萝卜肉质根盐胁迫响应的分子机制。遭遇盐胁迫时,植物感受到胁迫信号并通过一系列信号途径(钙离子信号途径等)将胁迫信号进行传递,进而激活下游胁迫响应机制的表达。在这个过程中,MYB、AP2/ERF、NAC、bZIP和bHLH等转录因子主要起到了调控下游胁迫响应基因的表达。胁迫响应基因参与应对盐胁迫造成的活性氧伤害、渗透胁迫、离子不平衡等一系列伤害。另外,一些miRNA也通过在转录后水平调节胁迫相关基因的表达在萝卜盐胁迫响应中发挥作用。皮明雪<sup>[19]</sup>通过在甘蓝型油菜中过表达BnTR1基因发现,过表达BnTR1可以在一定程度上提高甘蓝型油菜的耐盐性,并通过一系列试验结果推测,BnTR1可能与其互作蛋白CRT1b、CAT2和CIPK9共同作用,通过抗氧化酶系统清除ROS来增强甘蓝型油菜的耐盐性。贺亚军等<sup>[20]</sup>采用TASSEL 5.0软件,在最优模型下对307份甘蓝型油菜材料耐盐各性状的相对值分别与SNP标记进行全基因组关联分析。利用油菜基因组数据库,在显著SNP位点侧翼序列200 kb范围内提取基因,共检测到225个与耐盐性状显著关联的SNP位点,筛选出50个可能与油菜耐盐性有关的候选基因。这些候选基因主要包括转录因子MYB、WRKY、ABI1、bZIP、ERF1、CZF1、XERICO等以及一些下游受转录因子调控的不同功能基因NHX1、PTR3、CAT1、HKT、CAX1、ACER、STH、STO等,为揭示甘蓝型油菜耐盐遗传机制提供了非常有价值的信息。

### 4 问题与展望

盐碱地是我国可供开发利用的宝贵资源,农业开发利用潜力巨大。盐碱地开发利用的主要途径是土壤改良和耐盐品种的选育,而耐盐种质资源的挖掘与创新利用是耐盐品种选育的基础和关键。目前,无论是对十字花科作物耐盐种质的评价还是耐盐机理的研究,其深度和广度都与水稻等

(下转第63页)

## 2.4 定植

茄子定植前,为了避免损伤秧苗根系,可在起苗前 3~4 d 浇透水 1 次,起苗尽量多带土。定植宜在温度适宜、没有风的晴天进行,定植深度要求秧苗的子叶与土表相平,之后回土、浇定根水。定植密度结合栽植的茄子品种特性而定,熟期偏早的品种应适当增加定植密度,晚熟品种可通过适当增大株行距等降低定植密度;此外,种植密度与土壤肥力也有很大关系,土壤肥沃的地块适当稀植,土壤肥力稍低的地块种植密度可以适当增加。畦面上双行栽植,早熟、晚熟品种栽植的株行距分别在 50 cm×40 cm、75 cm×45 cm 左右。

## 2.5 科学管理

定植后约 2 周,结合浅中耕除草,培小土,少量施肥作提苗肥,施入稀释的人粪肥 7.5~15.0 t/hm<sup>2</sup>。当茄子植株根茄开始坐果时,摘除下部侧枝,避免繁茂的枝叶消耗太多养分,此时未封行,可适当深耕、除草、追肥,追肥宜重(施硫酸钾复合肥 75 kg/hm<sup>2</sup>);茄子生长中后期,果实大量收获,为了满足植株对养分的需求,每收获 2 次施入复合肥 225~300 kg/hm<sup>2</sup>,并喷适量的磷酸二氢钾稀释溶液等作为叶面肥。

定植后初期,茄子对水分需求量不大,控制田间适当处于干旱状态,以更好地分化花芽。待根茄果实坐稳后,逐渐增加浇水量,确保土壤湿润,田间有积水时应及时排走。

茄子植株的枝叶长势旺盛,为了避免过多的枝叶与果实争夺营养,应及时清理无效枝条、老叶;当茄子植株高度达到 40 cm 左右时开始吊枝,吊绳要固定牢固,以避免果实重量增加时坠地。

(上接第 61 页)

主要粮食作物之间存在较大的差距。主要表现:①目前,在实验室条件下进行耐盐鉴定基本以单盐或混合盐碱进行胁迫,与野外环境存在很大差异,实验室的研究结果很难在实际环境中得到应用;②鉴定技术和鉴定标准集中在发芽期至苗期,缺乏统一规范的十字花科作物全生育期耐盐性鉴定技术规程;③耐盐相关的 QTL 定位和基因克隆较少,可直接应用于十字花科蔬菜耐盐品种选育及应用的较少;④耐盐分子机理研究不够深入。针对以上问题,对十字花科作物耐盐种质的创新和利用提出以下建议:①模拟真实的试验条件,为种质资源筛选鉴定及引种栽培提供准确的依据;②加快耐盐性评价体系的建立与鉴定技术标准的制订,构建融合多种技术方法的精准鉴定技术体系;③对现有种质资源进行深度精准挖掘,筛选创制突变体,开展耐盐分子机制和耐盐基因挖掘研究;④加快传统育种与分子育种的融合,利用分子生物技术手段,在全基因组序列的基础上开展大规模分子靶点的发掘,加速耐盐核心种质创制及新品种选育。

## 5 参考文献

- [1] 郑素珊,高琛,黄龙生.盐碱地改良研究[J].河北林业科技,2014(3):74.
- [2] 黄伟,毛小报,陈灵敏,等.浙江省盐碱地开发利用概况及政策建议[J].浙江农业科学,2012,1(1):1-3.
- [3] 徐芬芬,徐秀芳.NaCl 胁迫对萝卜种子萌发的影响[J].东北农业科学,2012,37(4):48-50.
- [4] 梅燧,祖艳侠,吴永成,等.萝卜幼苗在盐胁迫下的生理响应研究[J].中国农学通报,2015,31(10):49-53.

## 2.6 病虫害防治

**2.6.1 棉疫病.**选择抗病能力强的茄子品种种植;栽植地选择在地势较高处;一旦在田间发现病茄果,及时将其清理出去并集中销毁处理;适当增加磷肥、钾肥的施入量,促使植株长势健壮,提高植株抗性水平;前 3 年不可与茄科作物轮作。棉疫病一旦在田间大发生,则难以进行有效的防治,但是在刚发生时选择 25%甲霜灵可湿性粉剂 1 000 倍液、63%~65%杀毒矾 M8 可湿性粉剂 400 倍液等进行防治,每隔 1 周左右防治 1 次,连防 3 次。

**2.6.2 褐纹病.**茄子发生褐纹病后,可选择 48%~52%代森锰锌可湿性粉剂 500 倍液、48%~52%异菌脲可湿性粉剂 600 倍液等进行防治,具体的防治频次可结合天气等情况确定,一般每隔 1 周左右防治 1 次,连防 3 次即可。药剂选择要注意交替使用,以确保防治效果。

**2.6.3 蚜虫.**蚜虫对黄色表现出一定的趋向性,可以在茄园内放黄板诱杀,也可选择敌敌畏烟熏剂进行熏蒸,或者选择 10%吡虫啉可湿性粉剂 2 000 倍液等进行喷雾防治。

**2.6.4 茶黄螨.**茄子发生茶黄螨后,可选择 2%~3%天王星乳油 2 600 倍液、72%~75%克螨特乳油 2 500 倍液进行喷雾防治。

## 3 参考文献

- [1] 刘国权.茄子高产栽培技术[J].农业科技与信息,2010,15(5):22.
- [2] 刘会平,李秀敏,王俊花,等.秋茄子高产栽培技术[J].现代农村科技,2005(5):11.
- [3] 王成军,王天河.茄子高产栽培技术[J].吉林农业,2001,15(8):16.
- [4] 吴和性,袁建明,李长根.茄子高产栽培技术[J].安徽农学通报,2011,17(10):182-183.
- [5] 杨飞,郭海波,吴菊,等.NaCl 胁迫对白菜种子萌发及幼苗生长的影响[J].北方园艺,2014(1):26-29.
- [6] 刘自刚,王志江,方圆,等.NaCl 胁迫对白菜型冬油菜种子萌发和幼苗生理的影响[J].中国油料作物学报,2017,39(3):351-359.
- [7] SCHLEIFF U. Analysis of water supply of plants under saline soil conditions and conclusions for research on crop salt tolerance[J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2010, 194(1):1-8.
- [8] 张相锋,杨晓斌,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.
- [9] 郭远,王文成,徐颖莹,等.植物耐盐评价方法综述[J].江苏农业科学,2017,45(23):18-23.
- [10] 梅燧,祖艳侠,顾闽峰,等.盐胁迫对不同萝卜品种种子发芽及幼苗生长的影响[J].江苏农业科学,2013,41(3):125-128.
- [11] 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.
- [12] 王治红,刘自刚,孙万仓,等.NaCl 和 Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 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.
- [13] 徐芬芬,俞晓凤,韩金多.不结球白菜耐盐品种筛选[J].河南农业科学,2016,45(11):87-91.
- [14] 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.
- [15] MEMON S A. ALA 促进不结球白菜耐盐机理的研究[D].南京:南京农业大学,2008.
- [16] 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.
- [17] 徐俊芝.BR 诱导下 *AOX1a* 基因对芥菜抗盐性的调控机理[D].郑州:河南农业大学,2015.
- [18] 孙小川.应用生物组学分析鉴定萝卜盐胁迫响应相关基因与 *miRNA* [D].南京:南京农业大学,2016.
- [19] 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.
- [20] 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.