

植物耐盐机理的研究进展

曾玲玲¹, 季生栋¹, 王俊强¹, 张成亮², 赵 刚³

(1. 黑龙江省农业科学院齐齐哈尔分院, 黑龙江齐齐哈尔 161041; 2. 黑龙江省农业科学院成果产业处, 黑龙江哈尔滨 150086; 3. 泰来县种子管理站, 黑龙江泰来 162400)

摘要: 对近年来植物耐盐机理的研究进展作了概述, 阐明了盐分对植物的伤害, 综述了植物的耐盐机理, 并展望了今后植物耐盐的研究方向。

关键词: 植物; 耐盐机理; 离子区域化

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2009)05-0156-04

Advances on the Mechanism of Plant Salt Tolerance

ZENG Ling ling¹, JI Sheng-dong¹, WANG Jun-qiang¹, ZHAO Gang²

(1. Qiqihar Swb-academy of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Qiqihar, Heilongjiang 161041; 2. Achievement Department of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086; 3. Seed Management Station of Tailai Country, Tailai, Heilongjiang 162400)

Abstract: The research of the mechanisms of salt tolerance in plants in recent years was summarized. The different hams in plants were elucidated. This paper provided an overview of the mechanisms of salt tolerance in plants. The prospects of further directions of research on salt tolerance in plants were submitted.

Key words: plant; mechanism of salt resistance; ionic compartmentation

土壤盐渍化严重影响着植物的生长与发育, 制约着农业生产。据报道, 全世界盐碱地面积约 9.54 亿 hm^2 。中国盐渍土面积大, 类型多样, 现代盐渍化土壤面积约 3 693.3 万 hm^2 , 残余盐渍化土壤约 4 486.7 万 hm^2 , 潜在盐渍化土壤为 1 733.3 万 hm^2 , 各类盐碱地面积总计 9 913.3 万 hm^2 [1]。盐碱胁迫给农业生产造成的损失仅次于干旱, 使农业生产的可持续发展受到威胁, 因此在人口不断增加, 耕地日趋减少和淡水资源不足的情况下, 了解植物耐盐机理、开发利用耐盐植物资源、培育耐盐作物、有效控制和利用盐碱土, 对农业发展、粮食安全、生态环境等有重要意义。近年来, 生物技术的飞速发展及其在农业中的广泛应用, 为植物抗盐研究提供了新思路和新方法, 转基因技术可以打破物种间的生殖隔离障碍, 拓宽植物资源的遗传背景, 被更多的科学家所青睐。但由于对植物耐盐机理的了解还不够深入, 因此到目前为止尚未培育出一种能在盐碱地上高产的作物品种。因此, 本文就盐分对植物的伤害作用及植物耐盐机理方面的研究作以综述, 以便

为深入研究植物的耐盐机制及耐盐植物选育研究提供参考。

1 土壤盐分过多对植物的危害

1.1 生理干旱

土壤中可溶性盐类盐分过多, 降低土壤溶液的渗透势, 植物根系吸水困难, 甚至植株体内水分有外渗的危险, 形成生理干旱。一般植物在土壤含盐量达 0.20% ~ 0.25% 时, 吸水困难, 高于 0.40% 时就外渗脱水 [2]。

离子的毒害作用是盐分本身对植物产生的一种危害。是由离子竞争性吸收造成植物体内离子平衡失调所致。

土壤中某种离子浓度过高就会使植物过多地吸收该离子而减少其它离子的吸收。造成某种离子在体内积累而使植物受害。具有竞争性吸收的离子有: Na^+ 与 K^+ ; Na^+ 与 Ca^{2+} ; HPO_4^{2-} 与 Cl^- 和 SO_4^{2-} 等。

1.2 生理代谢紊乱

盐分过多会抑制叶绿素生物合成和各种酶的产生, 最终使植物的光合能力下降 [3]。盐分过多会降低植株体内蛋白质的合成速率, 相对加速贮藏蛋白质的水解, 造成植株体内氨基酸积累, 并转化为丁二胺、戊二胺及游离氨, 当这些物质积累到一定程度时, 就会对植物细胞造成毒害 [4]。

收稿日期: 2009-02-16
第一作者简介: 曾玲玲 (1982-) 女, 黑龙江省密山市人, 硕士, 主要从事土壤肥料方面的研究。E-mail: zengling_8225@163.com。

2 植物的耐盐机制

2.1 拒盐机制

降低地上部盐分浓度是植物耐盐的重要机理之一,植物拒盐是缓解盐胁迫的重要方式。所谓拒盐,即不让外界盐分进入体内,从而避免盐分胁迫,它主要依靠细胞对盐的不透性来适应盐渍化环境。有些植物可通过细胞质膜的调节降低根细胞对某些离子的透性而“拒绝”一部分离子进入细胞^[5-9]。根对盐的过滤作用是最重要的拒盐机制,可阻止 80% 的盐分通过蒸腾流从根表面进入茎^[7],有一类植物往往通过缩短生长周期,避开高盐分季节或者使盐敏感时期处于低盐季节来避免盐害^[8,9]。作物拒盐涉及以下过程:

2.1.1 作物根部对离子的选择性吸收 尤其是 Na^+/K^+ 的选择吸收,作物根吸收的 Na^+ 向地上部特别是叶片和籽粒的运输选择性降低,而 K^+ 运输选择性增强。许多植物的延伸组织中含有较高浓度的 K^+ 可能与该植物的抗盐性有很大关系^[10]。所有植物在一定程度上都具有选择吸收 Na^+ 或 K^+ 的功能。Glenn 等^[11] 证明,在很多盐生植物中,选择吸收 K^+ 与植物的抗盐性密切相关。

2.1.2 作物把吸收的 Na^+ 贮存封闭于根、茎基部、节、叶鞘等处薄壁细胞的中央液泡中,阻止 Na^+ 向叶片运输。耐盐植物芦苇茎基韧皮部能从木质部汁液中转运 Na^+ 运至根部并积累,从而有效的抑制 Na^+ 向地上部运输^[12]。大豆茎基部能从木质部汁液中强烈吸收并累积 Na^+ ,这种对 Na^+ 的截留是由于其茎基部微管组织细胞对 Na^+ 具有累积作用^[13]。以上研究同时表明,大豆和芦苇的茎基部是拒 Na^+ 的主要部位。而大麦和红花菜豆的拒 Na^+ 部位主要在根部^[14,15]。

2.1.3 吸收的 Na^+ 在木质部向上运输过程中被木质部或韧皮部传递细胞吸收,被分泌到韧皮部中运回根部,再分泌到环境中。有试验表明,盐胁迫下耐盐性强的小麦品种根和叶的细胞膜透性增加较少,伤害率低^[16]。

2.2 离子区域化

盐分胁迫下,多数作物都存在着离子区域化现象。盐生植物和非盐生植物的离子区域化功能不同,盐生植物一般将吸收的盐离子通过跨膜运输积累在液泡中,与细胞质隔离开,细胞的渗透势降低而吸收水分,使细胞质免受盐离子对代谢造成的伤害。而非盐生植物一般尽量减少对有害盐离子的吸收,同时将吸收的盐离子输送到老的组织储存起来,以牺牲老的组织为代价,保护幼嫩组织^[17]。或者是在细胞质中合成有机小分子物质以平衡内外渗透势。离子区域化依赖于离子的跨膜运输,有以下三种方式:

2.2.1 质子泵 细胞膜或液泡膜上的 H^+ -ATPase、

H^+ -PPase 两种质子泵通过水解 ATP 或焦磷酸(PPi)产生能量将 H^+ 进行定向运输^[18],将其泵出细胞形成跨膜电势梯度,这样,与质子泵活动紧密相联,在细胞膜和液泡膜上的 Na^+/H^+ 逆向运输载体就会顺电势梯度将 Na^+ 运入胞内,同样机制又将之运入液泡内,降低液泡内渗透势^[19]。

2.2.2 离子通道和离子载体 所谓离子通道是膜上的一种由蛋白质构成的选择性孔,其开放和闭合是有化学信号或是还击功能信号来控制离子;离子载体也是由蛋白质构成,通过蛋白构象的变化来完成与离子(或其它有机物质)的结合与释放,从而达到跨膜运输的目的^[20]。两者与质子泵的区别是不需要酶蛋白的生化反应来提供能量。 K^+ 的运输一般是通过离子通道和载体进行的。

2.2.3 Na^+/H^+ 逆向运输载体 在细胞膜和液泡膜上都有分布,其活动与质子泵的活动紧密相连^[19]。高盐环境下, Na^+/H^+ 逆向运输载体的合成与活动都会受到抑制,但可以通过提高细胞膜上不饱和脂肪酸含量来消除这种影响^[21]。 Na^+/H^+ 逆向运输载体保证了 Na^+ 在液泡中的区域化,大大降低了液泡的渗透势,减轻了 Na^+ 对细胞质的伤害,与盐生植物的抗盐性有很大关系。Apse 等运用转基因方法使 Na^+/H^+ 逆向运输载体在拟南芥中过量表达,结果转基因植物能在 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 环境下生存,说明了 Na^+/H^+ 逆向运输载体和无机离子的区域化对植物抗盐的重要性^[22]。

2.3 渗透调节

渗透调节是作物适应盐胁迫的主要生理机制之一。在盐胁迫下,植物细胞通过渗透调节降低胞内水势,使水分的跨膜运输朝着有利于细胞生长的方向流动^[23]。Berstein 指出,大部分作物在盐渍条件下都能在渗透上适应并且保持水分流入植物体的梯度^[24]。参与细胞内渗透调节的物质有两类:外来的无机离子和细胞内合成的有机亲和物质。一般由无机离子和有机亲和物质共同参与。从植株整体水平或整个细胞角度来看,有机物质在渗透调节中的比重比无机离子小得多,但它们的作用不容忽视。盐生植物主要以无机离子调节,而非盐植物则主要以合成有机亲和物质为主^[25]。有机物质和无机离子协同作用,保证了一系列生理活动的需要。

参与渗透调节的无机离子主要有 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- ,不同植物对离子的选择性不同。有些作物选择 K^+ 而排斥 Na^+ ,有些作物选择 Na^+ 而排斥 K^+ 。有的作物体内含有大量的 Na^+ ,而且高含量的 Na^+ 很可能与这些作物的耐盐能力是密切相关的。在这些作物中, K^+ 只占总阳离子的 4%,而 Na^+/K^+ 可达到 30^[26]。Hajibagheri 等^[27] 报道一些非盐生植物由于体内积累了

大量的 K^{+} , 抗盐能力显著提高。双子叶植物的无机渗透调节剂以 Na^{+} 和 Cl^{-} 占主导地位, 单子叶禾本科植物以 K^{+} 占主导地位^[28]。关于 Cl^{-} 在渗透调节中的作用还有争议, 有人认为它可能是作为平衡 Na^{+} 或 K^{+} 电荷的物质被动进入细胞内, 也有人认为 Cl^{-} 可以促进作物的渗透调节, 如抗旱耐盐的胡杨受盐胁迫后能将 Cl^{-} 区域化于液泡中, 并在根皮层细胞发现了大量富含 Cl^{-} 的小液泡^[29]。一些耐盐作物液泡中的 Cl^{-} 含量可达 $25 \sim 150 \text{ mmol} \cdot L^{-1}$ [30,31]。

植物自身合成的有机小分子物质有: 脯氨酸、甜菜碱、多胺、甘油醇、山梨醇和肌醇以及一些多糖分子。这些物质有许多相似的特性, 它们极性电荷少, 溶解度高, 分子表面有较厚的水化层, 不仅可以维持细胞的膨压, 而且还能稳定细胞质中酶分子的活性结构象, 保护其不受盐离子的直接伤害^[32]。一般认为, 脯氨酸的作用是平衡液泡中的高浓度盐分, 避免细胞质脱水, 同时, 脯氨酸可以增加蛋白质的可溶性, 减少可溶性蛋白质的沉淀。另外脯氨酸的存在可以消除蛋白质分解初期产生的氨, 防止其它有毒氨基酸的积累。但关于脯氨酸与盐胁迫之间的关系迄今仍有争议。有实验报道, 脯氨酸积累与耐盐程度成负相关^[33-34], 因而认为脯氨酸积累可能是植物受到盐害的结果^[35]。然而, 更多的研究者认为, 脯氨酸积累是植物为了对抗盐胁迫而采取的一种保护性措施^[36-37]。

甜菜碱的积累有利于提高耐盐性是没有争议的, 甜菜碱多数积累在细胞质中, 形成高渗透势, 与液泡中的盐分保持平衡, 有利于稳定 Rubisco 的构象并保持酶处于有功能的状态。从而部分抵消了高盐浓度对植株的有害影响^[38]。以保证作物在盐渍环境中能正常生活。许多高等植物, 尤其是藜科和禾本科植物, 在受到水/ 盐胁迫时积累大量甜菜碱。甜菜碱作为渗透剂、酶的保护剂, 在一定程度上保持盐胁迫下细胞膜的完整性。

甘露醇、山梨醇和肌醇都属于多元醇, 因含多个羟基, 亲水性强, 能有效的维持细胞膨压, 从而起到抗盐作用^[39,40]。

3 展望

植物的耐盐性状是由多基因控制的数量性状, 研究者已从多种角度、多种植物上对耐盐机理进行了大量研究, 但由于其机制十分复杂, 目前没有统一的机理解释所有植物对盐的适应性, 因此植物抗盐中的许多重要问题仍有待探索。近年来, 已分离和克隆了一些与耐盐相关的基因, 并转化获得了一批高耐盐性的转基因植物, 展示出诱人的前景。但仍有很多与抗盐有关的基因未被发现, 并且很难将如此多的外源基因同时转入到一种植物中进行表达调控, 随着人们对植物

耐盐机理的深入研究和生物技术的快速发展, 将培育出能用于生产的耐盐作物品种, 广泛用于盐碱地的开发和利用。

参考文献:

[1] 刘小京, 刘孟雨. 盐生植物利用与区域农业可持续发展[M] . 北京: 气象出版社, 2002: 1-9.

[2] 姜小丽, 秦毓茜. 植物的盐害及提高植物耐盐性的途径[J] . 安徽农业科学, 2007, 35(19): 5697-5698.

[3] Maslenkova L T, Zanev Y, Popova L P. Adaptation to salinity as monitored by PSII oxygen evolving reactions in barley thylakoids [J] . Plant Physiology, 1993, 142: 629-634.

[4] 杨晓慧, 蒋卫杰, 魏琨, 等. 植物对盐胁迫的反应及其抗盐机理研究进展[J] . 山东农业大学学报(自然科学版), 2006, 37(2): 302-305.

[5] Cheesee M. Mechanisms of salinity tolerance in plant[J] . Plant Physiology, 1988, 87: 541-550.

[6] 赵可夫. 盐生植物[J] . 植物学通报, 1997, 14(4): 1-12.

[7] 李艳华, 杨敏生, 王海英, 等. 树木抗盐生理研究进展[J] . 河北林果研究, 2000, 15(2): 189-196.

[8] 马焕成. 植物抗盐生理研究[J] . 西南林学院学报, 1995, 15(1): 59-64.

[9] 章文华. 植物的抗盐生理和盐害的防治[J] . 植物生理学通讯, 1997, 33(6): 479-479.

[10] Khatun S, Flowers T J. Effects of salinity on seed set in rice[J] . Plant, Cell and Environment, 1995, 18: 61-87.

[11] Glenn E P, Watson M C O, Leary J W, et al. Comparison of salt tolerance and osmotic adjustment of low-sodium and high-sodium subspecies of the C4 halophyte *Atriplex canescens*[J] . Plant, Cell and Environment, 1992, 15: 711-718.

[12] Mateushita N, Matoh T. Characterization of Na^{+} exclusion mechanisms of salt-tolerant reed plants in comparison with salt-sensitive rice plants[J] . Physiologia Plantarum, 1991, 83: 170-176.

[13] 商学芳. 不同基因型玉米对盐胁迫的敏感性及其耐盐机理研究[D] . 山东: 山东农业大学, 2007.

[14] 刘友良. 植物水分逆境生理[M] . 北京: 农业出版社, 1992.

[15] Nassery H. The loss of potassium and sodium from excised barley and bean roots[J] . New Phytol, 1972, 71(1): 269-274.

[16] 朱建峰, 田增荣, 余铃. 小麦耐盐性基因型差异研究[J] . 甘肃农业科技, 1996(8): 7-8.

[17] Cheeseman J M. Mechanisms of salinity tolerance in plants[J] . Plant Physiology, 1988, 87: 547-550.

[18] Michelet B, Boutry M. The plasma membrane H^{+} -ATPase. A highly regulated enzyme with multiple physiological functions[J] . Plant Physiology, 1995, 108: 1-6.

[19] Volkmar K M, Hu Y, Steppuhn H. Physiological responses of plants to salinity: a review[J] . Can J Plant Science, 1998, 78: 19-27.

[20] Hedrich R, Schroed J L. The physiology of ion channels and electrogenic pumps in higher plants[J] . Plant Physiol, 1989, 40: 539-556.

[21] Allakhverdiev S I, Nishiyama Y, Suzuki I, et al. Genetic engineering of the unsaturation of fatty acids in membrane lipids alters the tolerance of *Synechocystis* to salt stress[J] . PNAS, 1999, 96(10): 5862-5867.

[22] Apte M P, Aharon G S, Snedden W A, et al. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na^{+}/H^{+} antiporter in *Arabidopsis*[J] . Science, 1999, 285: 1256-1258.

[23] 朱振贤. 几种主要造林树种盐胁迫响应及耐盐机理研究[D] . 南京: 南京林业大学, 2007.

[24] Bernstein L. Osmotic adjustment of plants to saline media[J] . Amer J Bot, 1991, 48: 909-918.

[25] 赵可夫. 植物抗盐生理[M] . 北京: 中国科学技术出版社, 1993: 22-24.

[26] 许祥明, 叶和春, 李国风. 植物抗盐机理的研究进展[J] . 应用与环境生物学报, 2000, 6(4): 79-87.

[27] Hajbagheri M A, Yeo A R, Flowers T J, et al. Salinity resistance in Zea mays: fluxes of potassium, sodium and chloride, cytoplasmic concentrations and microsomal membrane lipids[J] . Plant, Cell and Environment, 1989, 12: 753-757.

[28] 赵可夫, 范海. 盐胁迫下盐生植物与泌盐植物的渗透调节物质及其贡献的比较研究[J] . 应用与环境生物学报, 2000, 6(2): 99-105.

[29] Fung L E, Ma H G, Wang S S. X-ray microanalysis of ion distribution in salt tolerant and salt intolerant poplar genotypes[J] . Beijing Forestry University, 1996, 5(2): 23-30.

[30] Flowers T, Yeo A. Ion relations of Plants under drought and salinity [J] . Plant Physiol, 1986, 13: 75-91.

[31] Cheeseman J. Mechanims of salinity tolerance in plants[J] . Plant Physiol, 1998, 87: 104-108.

[32] Smirnoff G, Tholke B, Popp M. The compatibility of D-pinitol and ID-Formethyl-Mucosinitol with malate dehydrogenase activity[J] . Bot Acta, 1990, 103: 270-273.

[33] Haro R, Baneulos M A, Quintero F J et al. Genetic basis of sodium exclusion and sodium tolerance in yeast. A model for plants[J] . Physiol Plant, 1993, 89: 868-874.

[34] Petrusa L M, Winicoll L. Proline status in salt tolerant and salt sensitive alfalfa cell lines and plants in response to NaCl[J] . Plant Physiol Biochem, 1997, 35: 303-310.

[35] Soussi M, Ocana A, Liuch C. Effects of salt stress on growth, photosynthesis and nitrogen fixation in chick-pea(Cicer arietinum L.)[J] . J Exp Bot, 1998, 49: 1329-337.

[36] Sanaday Y, Veda H, Kuribayashi K, et al. Novel light-dark change of proline levels in halophyte (Mesembryanthemum crystallinum L.) and glycophytes (Hordeum vulgare L. and Triticum aestivum L.) leaves and roots under salt stress[J] . Plant Cell Physiol, 1995, 36 (6): 965-970.

[37] Santacruz A, Acosta M, Rus A, et al. Short-term salt tolerance mechanisms in differentially salt tolerant tomato species[J] . Plant Physiol Biochem, 1999, 37(1): 65-71.

[38] 陈洁, 林栖凤. 植物耐盐生理及耐盐机理研究进展[J] . 海南大学学报自然科学版, 2003, 21(2): 177-182.

[39] 刘凤华, 孙仲序, 崔德才, 等. 细菌 mtl-D 基因的克隆及在转基因八里庄杨中的表达[J] . 遗传学报, 2000, 27(5): 428-433.

[40] 王慧中, 黄大年, 鲁瑞芳, 等. 转mtlD/gutD 双价基因水稻的耐盐性[J] . 科学通报, 2000, 45(7): 724-729.

(上接第 155 页)

[7] 王东, 于振文, 王旭东. 硫酸肥对冬小麦硫素吸收分配和产量的影响[J] . 作物学报, 2003, 29(5): 791-793.

[8] 马春英, 李雁鸣. 不同种类硫酸肥对冬小麦光合性能和子粒产量性状的影响[J] . 华北农学报, 2004, 19(1): 67-70.

[9] 谢瑞芝. 植物硫素营养研究进展[J] . 中国农学通报, 2002, 18(2): 65-69.

[10] 陈纺, 陈行春, 鲁剑巍, 等. 钾、硫配施对作物产量与品质的影响[J] . 土壤通报, 1994, 25(5): 216-218.

[11] 王才斌, 李安东. 花生硫营养研究综述[J] . 中国油料, 1996, 18(3): 76-78.

[12] 曹仪植, 宋占午. 植物生理学[M] . 兰州: 兰州大学出版社, 1998.

[13] Pasrich N S, Aulakh M S. Studies on the absorption and transformation of sulphur[J] . Sulphur in Agric, 1991(11): 17-23.

[14] Smith I K, Lee L A. Translocation of sulfate in soybean[J] . Plant Physiol., 1988, 86: 798-802.

[15] Sunarpi, Anderson J W. Distribution and redistribution of sulphur supplied as sulphate to root during vegetative growth of soybean[J] . Plant Physiol., 1996, 110: 1151-1157.

[16] Schneider A, Schatten T, Rermenberg H. Exchange between phloem and xylem during long distance transport of glutathione in spruce trees (Picea abies)[J] . J. E. B., 1994, 45: 457-462.

[17] 刘勤, 曹志洪. 磷硒交互作用对水稻硒吸收累积的影响[J] . 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2003(4): 67-70.

[18] 刘存辉, 董树亭, 胡昌浩. 高产夏玉米施用硫酸肥对矿质元素吸收影响的研究[J] . 玉米科学, 2002, 1(3): 82-86.

[19] 马友华. 硒硫相互作用对烤烟吸收硒的影响[J] . 南京农业大学学报, 2001, 24(1): 55-58.

[20] 王东, 于振文, 王旭东. 硫酸肥对冬小麦硫素吸收分配和产量的影响[J] . 作物学报, 2003, 29(5): 791-793.

[21] Sexton P J, Naeve S L, Paek N C, et al. Soybean sulfur and nitrogen balance under varying levels of available sulfur[J] . Crop Science, 1998, 38(4): 975-982.

[22] 祁葆滋. 硫营养对小麦、玉米碳氮代谢中几项生理参数的影响[J] . 作物学报, 1989, 15(1): 31-35.

[23] 陈纺, 鲁剑巍, 宁昌会, 等. 湖北省硫酸肥施用效果初探[J] . 土壤肥料, 1997(3): 12-14.

[24] 刘存辉, 董树亭. 硫素营养对高产夏玉米施用效应研究[J] . 山东农业大学学报, 2001, 32(1): 11-16.

[25] 李玉颖. 大豆需硫特性及硫对大豆生理效应的影响[J] . 黑龙江农业科学, 1998(5): 12-15.

[26] 刘崇群. 土壤硫素和硫酸肥施用问题[J] . 土壤学进展, 1981(9): 11-19.

[27] 范业成, 叶厚专. 江西硫酸肥效及其影响因素的研究[J] . 土壤通报, 1994, 25(3): 135-137.

[28] Friedrich J W, Schrader L E. Sulfur deprivation and nitrogen metabolism in maize Seedlings[J] . Plant Physiol, 1978, 61: 900-903.

[29] Fismes J, Vong P C, Bucken A. Use of labeled sulphur-35 for tracing sulphur transfers in developing pods of field-grown oilseed Rape common[J] . Soil Sci. Plant Anal, 1999, 30: 221-234.

[30] Joshi N L, Mali P G, Saxena A. Effects of nitrogen and sulfur application on yield and fatty acid composition of Mustard (Brassica juncea L.) oil[J] . J. Agr. & crop sci., 1998, 180: 59-63.