姚丹丹,宋喜霞,姜卫东,等.亚麻耐盐碱性研究进展[J].黑龙江农业科学,2024(12):103-109.

亚麻耐盐碱性研究进展

姚丹丹1,宋喜霞1,姜卫东1,孙中义2,康庆华1

(1. 黑龙江省农业科学院 经济作物研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086; 2. 黑龙江省农业科学院 生物技术研究所, 黑龙江 哈尔滨 150023)

摘要:土壤盐碱化严重威胁农业生产,亚麻作为一种重要的经济作物,其耐盐碱特性备受关注。本研究通过查阅国内外相关文献,综合分析亚麻耐盐碱的特性表现、机制研究、种质资源筛选、育种进展,以及在盐碱地种植的实际应用等方面。深入探讨亚麻对盐碱胁迫的响应机制和耐盐碱能力的提升途径。部分亚麻品种能够在轻度至中度盐碱环境下生长,但生长速度较正常土壤条件下有所减缓。随着盐碱程度的增加,亚麻的株高、分枝数和生物量等指标明显下降。在盐碱胁迫下与亚麻耐盐碱相关基因的表达水平发生显著变化。不同品种的亚麻在耐盐碱能力上存在较大差异。目前,已确定了若干耐盐碱能力较强的亚麻品种,这些品种在盐碱地种植中具有更大的潜力。虽然亚麻耐盐碱研究已取得一定成果,但仍面临诸多挑战。亚麻耐盐碱机制尚未完全明确,育种技术有待进一步提高,且环境因素对亚麻耐盐碱性影响较大。未来需要深入研究耐盐碱机制,创新育种技术,加强多学科合作,加大耐盐碱亚麻品种的推广应用,以实现亚麻在盐碱地的高效种植和盐碱地的可持续开发利用,为农业可持续发展做出贡献。

关键词:亚麻;耐盐碱;生理机制;分子机制;研究进展

土壤盐碱化泛滥对世界农业生产力构成严重威胁,土壤盐碱浓度过度升高会干扰作物正常的生长发育进程,最终导致作物产量和品质下降[1-3]。导致土壤盐碱化的主要因素包括气候变化、地质因素、水文条件以及人类活动,特别是过度灌溉[4-5]。通过培育耐盐碱作物、改进作物种植模式以利用和修复盐碱化土壤势在必行。亚麻作为一种典型的经济作物,具有耐盐碱、耐寒、耐旱等特性,可以适应不同的劣质生态环境,且在盐碱地修复方面作用显著,目前被大力推广种植[6-7]。近年来,人们开始筛选耐盐碱亚麻种质资源,鉴定盐碱胁迫相关的基因,逐步揭示亚麻耐盐碱的生理机制。

我国面临亚麻原料严重短缺的难题。同时,土壤盐碱化问题突出,对农业生产造成严重威胁。为解决这些问题,因势利导加大亚麻耐盐碱的研究力度具有重要意义。目前,部分学者已开始筛选耐盐碱亚麻种质资源,鉴定盐碱胁迫相关的基因,逐步揭示亚麻耐盐碱的生理机制^[8-9]。但整体研究仍处于不断探索的阶段。通过对耐盐碱、耐旱的亚麻种质的筛选与创新,亚麻在适应盐碱土壤方面取得了一定进展^[10-11]。然而,距离大规模

应用于盐碱地种植仍有一定距离。一方面,耐盐碱亚麻种质的筛选和创新面临技术难题,需要投入大量的时间和精力。另一方面,如何确保亚麻在盐碱地种植中的产量和品质也是一个挑战。本文综述了亚麻抗盐碱胁迫的研究动态,从盐碱单一胁迫、复合胁迫等方面对亚麻的生理、分子作用机制、耐盐碱品种选育等进行阐述,期望为亚麻耐盐碱品种的培育和优异种质的推广应用提供理论参考,同时,也为盐碱地的治理和利用提供了新的思路和方法。

1 盐碱胁迫对亚麻生长的危害

1.1 对亚麻种子萌发及苗期的影响

盐碱胁迫显著影响亚麻种子的萌发过程,高浓度的盐碱环境会破坏种子的细胞结构,影响种子的吸水和呼吸作用,从而抑制种子的萌发[12]。轻度的盐碱胁迫可能对发芽率和发芽势影响较小,但随着盐碱浓度的增加,抑制作用会逐渐增强。盐碱胁迫会抑制亚麻幼苗的生长,包括株高、根长和鲜重等指标[13]。高浓度的盐碱环境会破坏植物细胞的渗透压平衡,导致植物失水,影响细胞的分裂和伸长,从而抑制幼苗的生长。盐碱胁

收稿日期:2024-06-05

基金项目:财政部、农业农村部:国家麻类产业技术体系项目(CARS-16-E04);黑龙江省农业科学院农业科技创新跨越工程(CX24ZH03)。

第一作者:姚丹丹(1996—),女,硕士,研究实习员,从事亚麻遗传育种研究。E-mail:1597047282@qq.com。

通信作者:康庆华(1974-),女,硕士,研究员,从事亚麻遗传育种研究。E-mail:kang_qinghua@126.com。

迫还会影响植物的光合作用,降低叶绿素含量,减 少光合产物的积累,进一步影响幼苗的生长[14]。 于莹等[15]以不同浓度中性盐、碱性盐及混合盐溶 液对 16 份亚麻品种做萌发期耐盐性鉴定。结果 显示,不同亚麻品种对中性盐和碱性盐的耐受能 力不同,高浓度盐胁迫下发芽率变异程度大。李 枭等[16]将30份亚麻品种置于13个盐浓度梯度 的胁迫环境中,通过分析不同指标的变化来确定 胁迫浓度。结果表明,随着 NaCl 溶液浓度升高, 亚麻生长受到明显抑制。根长和芽长对盐浓度极 度敏感, NaCl 溶液浓度在 100 mmol•L⁻¹以下, 芽 长降为对照的33%~79%,根长降为对照的18%~ 71%。当 NaCl 溶液浓度达 175 mmol·L⁻¹时,根 长和芽长几乎被完全抑制。郭媛等[17]研究发现, 10 个亚麻品种的种子萌发情况会随着离子浓度 的升高而出现不同程度的下降。其中,低浓度的 中性盐和碱性盐胁迫对这 10 个亚麻品种发芽的 影响较小,甚至对部分亚麻品种的发芽有促进作 用。然而,复合盐碱胁迫对这10个亚麻品种发芽 的影响较大,高浓度的复合盐碱胁迫会严重抑制种 子萌发。郭栋良等[18]研究发现复合盐碱胁迫对芽 长的抑制作用要大于对发芽率的抑制作用,种子 大小和千粒重与亚麻耐盐碱能力无相关性。

1.2 对亚麻生殖生长的影响

植物在萌发、幼苗、开花和成熟等不同生长阶段呈现出程度各异的耐盐碱性,并且不同生长阶段的耐盐碱性之间不存在显著的相关性[19-20]。 其原因首先在于不同生长阶段耐盐碱基因的表达存在差别,耐盐碱基因的表达存在差别,耐盐碱基因的表达会随着植物的生长和分化而不断变化;其次,在不同的作物生长阶段,起到主导作用的抗性机制也不尽相同。相关研究结果表明,耐盐碱性最为关键的时期是发芽期和苗期,然后是生殖生长期[21]。

在亚麻的生殖生长阶段,盐碱胁迫会带来诸多不良影响。一方面,盐碱胁迫会对花芽分化产生阻碍作用,使得花芽的形成过程减缓,花粉发育也会在盐碱胁迫下受到极大干扰,进而影响其传播和受精的能力,使得结实率显著降低[22]。另一方面,盐碱胁迫还会严重影响亚麻纤维的品质和产量。纤维长度会因盐碱胁迫而缩短,纤维的强度也会降低,使其在使用过程中更容易断裂,甚至导致纤维的产量大幅减少[23]。郭瑞等[24]利用中性盐和碱性盐混合模拟不同强度的盐、碱胁迫条

件,对亚麻进行了14 d 胁迫处理,测定其地上部 分和根生长速率、光合特征、离子平衡及有机渗透 调节物质积累等生理指标。间接反映了盐碱胁迫 对亚麻生殖产生的影响,如碱胁迫造成叶绿体破 坏、光合色素含量下降等可能会影响到亚麻生殖 过程中的能量供应和物质积累。郭媛等[25]研究 了盐碱胁迫对亚麻苗期生长及阳离子吸收和分配 的特点。苗期的生长状况与后续的生殖发育密切 相关。研究发现盐碱胁迫不同程度抑制了亚麻幼 苗的生长,碱性盐胁迫比中性盐胁迫的抑制更严重, 这可能会进一步影响到亚麻成年植株的生殖能力。 焦德志等[26]在综述中提到碱胁迫会使亚麻叶片中 叶绿素含量下降,并且直接影响亚麻根系的牛长 发育,阻碍其对土壤中矿物质的吸收等。这些因 素都会对亚麻的生殖过程产生不利影响,比如影 响花粉的形成、柱头的可授性、种子的发育等。

2 亚麻耐盐碱生理机制研究

2.1 盐碱胁迫对亚麻抗氧化系统的影响

盐碱胁迫是限制作物自然分布与种植的关键 环境因素之一。当土壤中的盐碱浓度过高时,会 致使植物的成活率与生产力显著下降。耐盐碱植 物在适应盐碱胁迫的过程中,其生理结构和生化 指标会产生不同程度的改变[27]。在盐碱胁迫下, 植物体内会产生大量的活性氧(ROS),如超氧阴 离子自由基 $(O_2^-\bullet)$ 、过氧化氢 (H_2O_2) 和羟自由基 (•OH)等,这些 ROS 会对细胞造成氧化损伤,破 坏细胞膜结构、影响蛋白质和核酸的功能,从而抑 制植物的生长和发育。为了应对盐碱胁迫诱导的 氧化胁迫,植物进化出了一套复杂的抗氧化系统, 包括抗氧化酶和非酶抗氧化物质,以清除过多的 ROS,维持细胞内的氧化还原平衡。正因如此,渗 透调节能力、光合能力、膜稳定性以及抗氧化酶活 性等,均成为评价植物耐盐碱能力的重要指 标[28]。王卫国等[9]以3种纤维亚麻无菌苗为材 料进行EMS诱变与盐胁迫正交试验及愈伤组织 培养。结果表明,0.025%EMS处理2或4h,搭 配 100 或 150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理 12 h 可提升 脯氨酸等活性,处理 4 h 加 150 mmol·L⁻¹ NaCl 后愈伤组织具一定耐盐性。Li 等[29] 采用不同浓 度的 NaCl 对亚麻品种 C71 和 C116 幼苗进行胁 迫,结果显示,在盐胁迫下,亚麻的株高和根长受 到抑制,且 C116 的生长状况不如 C71,在不同盐 胁迫浓度下, 抗性材料 C116 的渗透调节物质如

可溶性糖和脯氨酸的浓度高于敏感材料 C71,且清除活性氧(ROS)能力强,并通过抑制盐胁迫下的生长来维持更高的抗氧化酶活性以平衡盐胁迫。

2.2 盐碱胁迫对亚麻渗透调节的影响

在盐碱环境下,亚麻细胞内的渗透势会降低。一方面,亚麻会主动积累一些无机离子,如 Na⁺、K⁺和 Cl⁻等,这些离子在细胞内浓度升高,有助于平衡外界高盐高碱环境造成的高渗透压,保持细胞的膨压,让细胞不至于过度失水萎缩^[30]。另一方面,亚麻还会积累有机溶质。通过大量积累像脯氨酸这种有机溶质,不仅可以调节细胞内的渗透平衡,而且脯氨酸还对蛋白质和细胞膜等生物大分子有一定的保护作用,减轻盐碱胁迫对这些结构的损伤。同时,可溶性糖含量也会增加,可以降低细胞内的水势,增强亚麻对盐碱环境中水分的吸收能力,维持细胞正常的生理代谢^[31]。

盐碱胁迫还会引发植物细胞膜转运、组成、渗 透性、离子通量等一系列的变化,致使细胞膜无法 正常发挥功能,细胞内的代谢和生理功能也都遭 受不同程度的损害[32]。刘风等[33]研究发现,在盐 胁迫的条件下,耐盐野生亚麻愈伤组织中,SOD、 CAT和POD的活性都高于敏感型种质,MDA 的变化幅度小于敏感型种质。耐盐种质在盐胁迫 的情况下,对膜细胞造成的损伤较小,具备较强的 保护酶修复能力。McHughen[34]以亚麻品种 McGregor 体外培养的耐盐细胞系(STS-II)作为 材料,对亚麻品种 McGregor 在正常土壤和盐渍 土壤中两代再生后代的耐盐性能展开了研究。结 果显示,在盐碱化的土壤条件下,耐盐细胞系在所 有测定的参数上都优于对照。这说明离体细胞选 择的耐盐机制在整株植物中同样是活跃的,性状 遗传稳定,且具有种子传递性。郝卫平等[35]研究 以两种中性盐混合模拟盐胁迫,PEG-6000模拟 水胁迫,探究亚麻在不同胁迫下的变化。结果显 示, 盐胁迫较水胁迫明显抑制亚麻生长。水与低 盐胁迫对光合特性影响小,高盐时有光抑制。盐 胁迫更易促可溶性碳水化合物积累。

2.3 盐碱胁迫对亚麻离子平衡的影响

盐碱胁迫会打破植物正常的离子平衡。盐碱 土中含有高浓度的盐离子,如钠离子(Na⁺)、氯离子(Cl⁻)等。在胁迫环境下,植物根系对这些离 子的吸收选择性降低。大量的 Na⁺会被吸收进 人植株体内,使得细胞内的 Na⁺浓度大幅上升。 这会对植物产生离子毒害,干扰细胞内的生理代谢。同时,由于 Na⁺ 竞争,钾离子(K⁺)吸收减少。而 K⁺ 对亚麻维持细胞的渗透压、酶的活性等生理过程非常重要。过多的 Na⁺还会置换细胞膜上的 Ca²⁺,破坏细胞膜的稳定性和完整性。为了应对这种情况,植物会启动自身的离子平衡调节机制^[36]。郭瑞等^[24]研究表明,碱胁迫使亚麻地上部分 Na⁺浓度增高、破坏叶绿体等。碱胁迫下 Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 在根中下降明显。郭媛等^[25]混合两种中性盐和两种碱性盐分别模拟盐胁迫和碱胁迫。试验发现在中性盐胁迫下,地上部分K⁺吸收增加,而根系 K⁺吸收减少。在碱性盐胁迫下,根系和地上部分对 K⁺的吸收减弱。

3 亚麻耐盐碱分子作用机制

亚麻的抗盐碱胁迫能力与耐盐碱基因有着极为紧密的联系。深入挖掘亚麻耐盐基因,可以明确揭示其在耐盐过程中发挥的具体分子功能,对全面阐释亚麻抗盐碱胁迫的复杂机理意义重大。借助基因工程技术,将野生亚麻特有的耐盐碱抗性基因转入普通亚麻品种,能有效改变亚麻的遗传特性,极大缩短耐盐碱亚麻育种的漫长过程,有望培育出抗盐碱能力出色的亚麻新品种[37-38]。

3.1 亚麻耐盐碱功能基因定位

近年来,大量与亚麻耐盐碱相关的基因被成 功克隆和鉴定出来。这些基因涉及渗透调节、离 子平衡、抗氧化防御以及信号转导等多个过程。 已确定的相关基因位点主要有参与离子转运的基 因(如 HKT 基因家族)及参与渗透调节的基因 (如脯氨酸合成相关基因)等[39-41]。于莹等[42]从 处于盐碱胁迫下的亚麻幼苗中成功克隆出亚麻生 长素蛋白基因 LuGLP1-13。通过盐碱胁迫诱导 亚麻 Luglp1-13 基因的表达,为进一步探究 Luglp1-13 基因的功能以及亚麻耐盐碱的分子机 制提供了理论依据。之后运用生物信息学方法对 亚麻中 MAPK 基因与盐碱胁迫的关系展开研 究,从亚麻基因组中预测出 20 个 MAPK 基因, 其中有5个基因的表达受到盐碱胁迫的显著影 响[43]。盐离子的吸收和转运过程与离子转运相 关基因紧密相连,其中 Na+/K+逆转运蛋白基因 (NHX)和高亲 K^+ 转运蛋白基因(HKT)属于关 键基因[44-45]。一些基因编码的离子转运蛋白可 以将过多的 Na⁺ 排出细胞或区隔化到液泡中,从 而降低细胞内的 Na+浓度,减轻盐碱胁迫的伤 害^[46]。盐碱胁迫会促使亚麻中耐盐碱基因的表达,其表达调控机制牵涉到转录因子、表观遗传修饰以及非编码 RNA 等多个层面。邓倩等^[47]运用半定量 RT-PCR 方法研究了耐盐基因 NHX 在 3 个纤维亚麻品种盐胁迫下的表达状况。结果表明,在盐胁迫的条件下,3 个纤维亚麻品种的 NHX 基因表达均呈现上调趋势。

3.2 亚麻耐盐碱基因组学研究

转录组学、蛋白质组学和代谢组学等组学技 术的应用,为深入了解亚麻耐盐碱机制提供了更 全面的视角。转录组学研究可以揭示在盐碱胁迫 下亚麻基因表达的变化模式,发现新的耐盐碱相 关基因和调控网络。蛋白质组学研究可以鉴定出 响应盐碱胁迫的差异表达蛋白质,进一步揭示亚 麻耐盐碱的分子机制[48-49]。代谢组学研究则可 以分析亚麻在盐碱胁迫下代谢产物的变化,了解 代谢途径的调整和适应策略。Yu 等[50]从 CK、AS、 AS2 和 NSS 文库中分离出已知和新的 Lus-miRNA, 经差异表达谱分析筛选出部分用于预测靶基因, 其中 29 个 miRNA 靶标对在特定胁迫下呈逆向 表达模式, miR398a 和 miR530 分别靶向相关基 因,表明二者及其靶标可能参与亚麻的盐碱胁迫 反应。Yu[51]剖析亚麻在 AS2、NSS 和 AS 胁迫下 的基因表达谱,分析五类基因表达模式,发现 WRKY 等关键调控基因家族有差异表达,提供了 耐盐碱胁迫的潜在标记候选基因。Amraee^[52]用 MSAP 技术探究盐度和 24-epBL 对亚麻胞嘧啶 DNA 甲基化的影响。NaCl(150 mm)胁迫下, CCGG 序列总甲基化降低,24-epiBL 在调节盐胁 迫反应中起关键作用。Li^[53]借助 GWAS 挖掘亚 麻发芽期耐盐性相关基因,评估200份亚麻种质 在发芽期的耐盐性,确定相关 QTL,筛选出 268 个 候选基因,其中编码谷胱甘肽 S-转移酶(GST)的 Lus10033213 具有重要作用。

4 亚麻耐盐碱品种选育及资源筛选

传统的亚麻育种方法主要包括杂交育种和选择育种。通过对不同亚麻品种进行杂交和筛选,选育出具有较高耐盐碱能力的品种。盐碱胁迫往往伴随植物的整个生长周期。在实际生产中,保障作物植株的整体完整性与健壮性,是实现作物高产稳产的基础。因此,确保亚麻种子在盐碱胁迫下能够正常发芽,是其后续生长发育的关键因素。研究亚麻在整个生育期表现出的良好耐盐碱

能力,是保障亚麻高产稳产的重要方面[54-56]。

部分学者从不同地区收集了大量的亚麻种质 资源,包括野生种和栽培种,这些资源为耐盐碱品 种选育提供了丰富的基因库。郭栋良等[18]以国 内外 185 份亚麻种质为材料,在复合盐碱胁迫下 利用隶属函数法进行耐盐碱性综合评价,获得 10 份 高耐盐碱种质,19份高敏种质,筛选出高耐盐碱 品种 Mures 可作为优良品种推广种植。通过种 子萌发试验、苗期耐盐性测试等方法对收集到的 种质资源进行耐盐碱性评估。研究发现,不同亚 麻品种在盐碱胁迫下的表现存在显著差异,为筛 选耐盐碱品种提供了依据。赵东晓等[57]对8个 油用亚麻品种在不同盐胁迫下的种子萌发状况进 行研究,结果发现张亚3号在萌发期的耐盐性最 为突出。张艳萍等[58]以10份油用亚麻种质资源 作为材料,采用 300 mmol·L⁻¹ NaCl 溶液进行处 理,分析了该胁迫对油用亚麻种质资源成活率、株 高、生长速率、地上干重、地下干重、叶绿素、丙二 醛、脯氨酸、过氧化物酶和超氧化物歧化酶所产生 的影响。研究结果显示,轮选 1 号、陇亚 10 号、 DYMS 和 R40 的耐盐性较强,而且油用亚麻种质 资源在苗期和萌发期的耐盐性并非完全一致。王 伟等[59]测定了 NaCl 胁迫下亚麻幼苗叶绿素、脯 氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白和甜菜碱的含量,结 果表明,在 250 mmol·L ⁻¹ 盐胁迫后, HIZ019 和 天鑫3号幼苗的脯氨酸含量显著高于其他品种, YOI303 和 YOI254 幼苗的可溶性糖含量显著高 于其他品种。

目前,耐盐碱胁迫鉴定方法主要分为盆栽鉴定和大田鉴定。盆栽鉴定具有时间短、容量大、重复性强、干扰因素少等优点,然而其筛选结果或许无法完全适用于实际生产。大田鉴定更贴近实际生产,具有较高的应用价值,但容易受到环境、气候等因素的影响[60-62]。故而,将盆栽鉴定与大田鉴定相结合是未来研究的重点方向。夏尊民等[63]通过小区引种试验和大面积生产试验,在pH为8.48、总盐0.268%的条件下,对10个引进的油用亚麻品种展开了耐盐碱、耐旱评价。其种子产量1100~1200 kg·hm²,原茎产量2500 kg·hm²,株高65 cm以上,工艺长50 cm以上,10 个引进的油用亚麻品种农业综合效益较高。宋鑫玲等[64]在大庆地区实现亚麻规模化种植,结合大庆土壤特性,开展亚麻萌发期耐盐性研究,结果表明,在

120 mmol·L⁻¹复合盐胁迫下,参试的 16 份亚麻资源发芽势和发芽率呈多样性表现,方差分析筛选出瑞典 5038 和华光 1 号耐盐性较强。宋淑敏^[65]在大庆星火牧场的盐碱化农田上进行了亚麻新品种双亚 13 号的繁育。该品种种子产量675 kg·hm⁻²,原茎产量4500 kg·hm⁻²,表明双亚 13 号具有高产和耐盐碱的优良特性。李冬等^[66]研究发现亚麻耐受的土壤盐含量小于0.2%,因此可选择地下水位低、土壤含盐量小于0.2%的农田种植亚麻。

5 缓解盐碱胁迫对亚麻损害的措施

5.1 施用外源植物生长调节物质

作物在吸收土壤中盐碱离子过程中容易发生 毒性反应,导致其生长受到影响,最终影响作物产 量[67]。通过添加不同的外源物质,或将土壤中的 盐碱转化为不可吸收的形式,提高作物的耐受性, 是农业生产中利用盐碱耕地的有效方法也是一种 有价值的方法[26]。Hussein 等[68] 研究发现 L-半 胱氨酸(Cys)是一种在植物生长发育中很有前途 的硫醇氨基酸。叶面喷施半胱氨酸可减轻 NaCl 胁迫对亚麻的不利影响,增强了 NaCl 胁迫植物 的生长性状、光合色素、氨基氮、总酚和新多肽。 Yadav 等[69]确定了赤霉酸和 Ca2+ 可以减轻盐胁 迫对亚麻生长和生理生化过程的不利影响。给亚 麻单独或组合施用 GA3 和 Ca2+ 均可以改善以氯 化物为主的盐胁迫下亚麻的生理生化反应,从而 有助于更好地了解亚麻抵御胁迫的潜在耐受机 制。Emam^[70]利用酵母处理通过积累一些渗透保 护剂(例如游离氨基酸,尤其是脯氨酸)来减轻盐 胁迫,这与提高抗坏血酸、谷胱甘肽和总酚含量方 面的防御系统有关。酵母处理还可以刺激一些抗 氧化酶的活性,防止膜过氧化,从而提高发芽能 力,并改善严重盐胁迫下的幼苗生长。

5.2 种植技术

在亚麻种植过程中,除了其本身的耐盐碱胁 迫以及施用外源物来缓解盐碱胁迫外,一定的种 植手段在缓解盐碱胁迫方面也起着至关重要的作 用。不同的灌水方式、施肥、播种量、行距以及亚 麻在地块的分布,在一定程度上均会缓解盐碱胁 迫对亚麻的危害。盐碱地亚麻高产栽培措施中, 土壤是基础,种子是前提,肥料是关键,水分是保 障,田间管理要及时[71]。在具体实际生产中如果 选用小麦茬种植亚麻,小麦收获后及时进行伏翻 伏耙;选用玉米和大豆茬,收获后进行秋翻整地。 经伏翻和秋翻的地块,在第二年春季播种前要顶浆耙、耢、压连续作业保墒。同时亚麻是一种喜欢冷凉的作物,各个生育期要求的气温较低。亚麻种子的发芽最低温度为 $1\sim3$ \mathbb{C} ,但是发芽缓慢,容易发生病害。在我国北方地区,一般当平均气温稳定在 $7\sim8$ \mathbb{C} 时就可以播种。在适宜的水分条件下 $7\sim9$ d 就可以出苗。

可以根据当地的气温条件及品种特点选择适宜的播种期。根据不同品种的适宜播种量,在盐碱地种植时可以加大 $10\%\sim15\%$ 的播种量。重视有机肥的使用,施用 $2\,000\sim3\,000\,k$ g• $(667\,m^2)^{-1}$ 的有机肥,配合 N $1.5\,k$ g• $(667\,m^2)^{-1}$ 、 $P_2\,O_5\,3.\,3\,k$ g• $(667\,m^2)^{-1}$ 和 $K_2\,O\,3.\,0\,k$ g• $(667\,m^2)^{-1}$ 。播种前可以用 2%的复硝钾水剂拌种,拌种可在播种前 $4\sim5$ d 按种子量的 $0.\,2\%$ 进行。在亚麻苗高 $15\sim20\,c$ m 时,可使用植物生长调节剂促进亚麻生长,用 2%的复硝钾稀释 $2\,000\,e$ 6液,喷施 $40\,k$ g• $(667\,m^2)^{-1}$,也可以喷施 $0.\,05\%$ 乙酰水杨酸促进生长。

6 研究展望

综上所述,近年来在亚麻耐盐碱方面的研究 取得了显著进展,从生理生化机制到分子水平的 基因研究,再到品种选育和栽培措施的优化,对提 高亚麻在盐碱地的适应性和产量提供了有力的支 持。然而,亚麻耐盐碱研究仍然存在一些问题需 要进一步研究解决。例如,对于亚麻耐盐碱的复 杂调控网络还需要更深入的解析,耐盐碱基因的 协同作用机制尚不明确,在实际生产中如何更好 地将各项研究成果进行集成应用仍需探索。未来 的研究应加强多学科交叉合作,综合运用现代生 物技术和传统育种方法,培育出更具耐盐碱能力 的亚麻品种,并探索更加科学合理的盐碱地栽培 管理方案,为充分开发利用盐碱地资源,保障亚麻 产业的可持续发展做出更大的贡献。

参考文献:

- [1] 田昌玉,李志杰,林治安,等. 影响盐碱土持续利用主要环境 因子演变[1],农业环境与发展,1998,15(2):34-35.
- [2] 刘婧怡,李雪玲,金前.农业土壤盐碱化修复治理研究进展 [J].土壤科学,2023(3):122-126.
- [3] 刘庚炜,高雅琪,邵泽璇,等.土壤盐渍化修复技术研究进展 [J]. 黑龙江农业科学,2024(1):99-107.
- [4] 张巍,冯玉杰. 松嫩平原盐碱土理化性质与生态恢复[J]. 土壤学报,2009,46(1):169-172.
- [5] 柳菲. 民勤绿洲土壤水盐特征及其与地下水的关系[D]. 兰州. 兰州大学, 2019.
- [6] 党占海. 胡麻产业现状及其发展对策[J]. 农产品加工,2008 (7);20-21.

- [7] 杨志强,周伟,张诗琪,等.植物耐盐碱机理研究进展[J].河南农业,2023(18);56-58,62.
- [8] 葛春辉. 亚麻胚性愈伤的诱导及耐盐愈伤的生理生化特性 [D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2007.
- [9] 王卫国,邓倩,计巧灵,等. EMS 诱变和 NaCl 胁迫的正交实 验及耐盐纤维亚麻种质的筛选[J]. 生物技术通报,2016,32 (6),103-110.
- [10] 李文婷,姜丽,计巧灵,等. 盐胁迫下两个亚麻品种幼苗的 生理生化特性[J]. 生物技术,2009,19(2):26-29.
- [11] 王红梅,金忠民,孙雪巍,等. 盐胁迫对亚麻幼苗生长的影响 [17],齐齐哈尔大学学报(自然科学版),2005,21(4),87-89.
- [12] 胡泽光,郭云汉,乌朝鲁门,等. 植物对盐碱胁迫的适应机制及其耐盐碱能力提高途径[J]. 现代农业,2023(3):92-95.
- [13] 戴睿. 盐碱胁迫对植物生长的影响及应对措施[J]. 现代农业科技.2019(23).58.
- [14] 王波,宋凤斌,张金才.植物耐盐性研究进展[J].农业系统 科学与综合研究,2007,23(2),212-216.
- [15] 于莹,程莉莉,赵东升,等.亚麻品种萌发期耐盐性鉴定 [J].黑龙江农业科学,2015(1):1-5.
- [16] 李泉,郭栋良,李恭泽,等.亚麻萌发期耐盐鉴定体系优化 及 150 份种质耐盐性综合评价[J]. 新疆农业科学,2022,59(6):1438-1449.
- [17] 郭媛,邱财生,龙松华,等.盐碱胁迫对不同地区亚麻主栽 品种种子萌发的影响[J].种子,2013,32(12):1-5.
- [18] 郭栋良,江海霞,钟俐,等.不同地区亚麻萌发期耐盐碱性遗传多样性分析[J].新疆大学学报(自然科学版),2018,35(3);360-365.
- [19] 朱虹,祖元刚,王文杰,等. 盐碱地的植被恢复与盐碱地改良方法的评述[1],吉林林业科技,2007,36(5);14-21,27.
- [20] 何凌仙子,贾志清,刘涛,等. 植物适应逆境胁迫研究进展[J]. 世界林业研究,2018,31(2):13-18.
- [21] 付莉,孙玉峰,褚继芳,等. 耐盐碱植物研究概述[J]. 林业 科技,2001,26(4):16-17.
- [22] 李玉环. 亚麻耐盐突变体的筛选及种质耐盐性的评价 [D]. 乌鲁木齐:新疆大学,2017.
- [23] 杨伟,王坚强,刘勇,等. 植物盐胁迫研究进展[J]. 园艺与种苗,2018,38(5):55-57.
- [24] 郭瑞,李峰,周际,等.亚麻响应盐、碱胁迫的生理特征[J].
- 植物生态学报,2016,40(1):69-79. [25] 郭媛,邱财生,龙松华,等. 盐碱胁迫对亚麻苗期生长及阳离子
- 吸收和分配的影响[J].中国麻业科学,2015,37(5):254-258. [26] 焦德志,赵泽龙,盐碱胁迫对植物形态和生理生化影响及植物响应的研究进展[J].江苏农业科学,2019,47(20):1-4.
- [27] 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.
- [28] 王佺珍,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.
- [29] LI Y D, CHEN J, LI X, et al. Adaptive response and transcriptomic analysis of flax (*Linum usitatissimum L.*) seedlings to salt stress[J]. Genes, 2022, 13(10): 1904.
- [30] 毛恋, 芦建国, 江海燕. 植物响应盐碱胁迫的机制[J]. 分子植物育种, 2020, 18(10): 3441-3448.
- [31] 张金林,李惠茹,郭姝媛,等. 高等植物适应盐逆境研究进展[J]. 草业学报,2015,24(12):220-236.
- [32] 麻莹. 盐碱混合胁迫下抗碱盐生植物碱地肤的渗透调节及

- 其离子平衡特点[D]. 长春:东北师范大学,2007.
- [33] 刘风,赵玮. 野生胡麻愈伤组织诱导及其对 NaCl 胁迫的生理响应[J]. 甘肃农业科技,2018,49(6):1-6.
- [34] McHUGHEN A. Salt tolerance through increased vigor in a flax line (STS-II) selected for salt tolerance in vitro[J]. TAG. Theoretical and Applied Genetics. Theoretische und Angewandte Genetik, 1987, 74(6): 727-732.
- [35] 郝卫平,龚道枝,顾峰雪,等.亚麻(Linum usitatissimum L.)幼苗对等渗透势水和盐胁迫的生理响应[J]. 东北师大学报(自然科学版),2013,45(4):119-123.
- [36] 高永生,王锁民,宫海军,等. 盐胁迫下植物离子转运的分子生物学研究[J]. 草业学报,2003,12(5):18-25.
- [37] 赵玮,赵利,张建平,等. 转录组及代谢组联合解析胡麻根部对 盐胁迫的响应机制[J]. 草业科学,2022,39(6):1151-1164.
- [38] 赵东晓,杜建勋,董亚茹,等.常压室温等离子体对 NaCl 胁 迫下胡麻种子萌发及幼苗生理特性的影响[J]. 核农学报, 2018,32(8),1466-1476.
- [39] 高媛媛,张保龙,杨郁文,等.海蓬子中高亲和钾离子转运体 SbHKT1 基因的克隆、表达及生物信息学分析[J]. 基因组学与应用生物学,2010,29(4):646-652.
- [40] 化烨,才华,柏锡,等.植物耐盐基因工程研究进展[J].东 北农业大学学报,2010,41(10):150-156.
- [41] YAŞAR M. Sensitivity of different flax (*Linum usitatissimum* L₂) genotypes to salinity determined by GE biplot[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2023, 30(4): 103592.
- [42] 于莹,程莉莉,袁红梅,等.亚麻类萌发素蛋白基因 LuGLP1-13 的克隆及盐碱胁迫下的表达模式分析[C]//2016 年全国青年作物栽培与生理学术研讨会论文集.泰安,2016,109.
- [43] 于莹,陈宏宇,程莉莉,等.亚麻 MAPK 基因克隆及盐碱胁迫 下的表达分析[J]. 东北农业大学学报,2015,46(3);21-28.
- [44] 任仲海,马秀灵,赵彦修,等. Na⁺/H⁺逆向转运蛋白和植物耐盐性[J]. 生物工程学报,2002,18(1):16-19.
- [45] 赵东升,吴建忠,黄文功,等.亚麻耐盐碱 ISSR 标记反应体系的建立[J]. 中国麻业科学,2012,34(5);201-204.
- [46] 康庆华,许修宏,李柱钢,等.亚麻单倍体抗逆基因的转化 [J].中国麻业科学,2006,28(6):291-296.
- [48] 熊军波. 紫花苜蓿响应盐胁迫的蛋白质组研究[D]. 北京: 中国农业科学院,2011.
- [49] 张恒,郑宝江,宋保华,等. 植物盐胁迫应答蛋白质组学分析[1]. 生态学报,2011,31(22);6936-6946.
- [50] YU Y, WU G W, YUAN H M, et al. Identification and characterization of miRNAs and targets in flax (*Linum usitatissimum*) under saline, alkaline, and saline-alkaline stresses[J]. BMC Plant Biology, 2016, 16(1): 124.
- [51] YU Y, HUANG W G, CHEN H Y, et al. Identification of differentially expressed genes in flax (*Linum usitatissimum* L.) under saline-alkaline stress by digital gene expression[J]. Gene, 2014, 549(1): 113-122.
- [52] AMRAEE L, RAHMANI F, ABDOLLAHI MANDOULAKANI B. 24-Epibrassinolide alters DNA cytosine methylation of *Linum usitatissimum* L. under salinity stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 139: 478-484.
- [53] LIX, GUO DL, XUE M, et al. Genome-wide association

- study of salt tolerance at the seed germination stage in flax (*Linum usitatissimum L.*)[J]. Genes, 2022, 13(3): 486.
- [54] 李海萍. 盐胁迫及外源物质对植物抗盐性影响的研究进展 [J]. 青海农技推广,2018(4):48-50.
- [55] 刘国花. 植物抗盐机理研究进展[J]. 安徽农业科学,2006,34(23);6111-6112.
- [56] 朱虹,祖元刚,王文杰,等. 逆境胁迫条件下脯氨酸对植物 生长的影响[J]. 东北林业大学学报,2009,37(4):86-89.
- [57] 赵东晓,董亚茹,孙景诗,等.不同品种油用亚麻种子萌发期耐盐性鉴定[J],山东农业科学,2020,52(6);33-37.
- [58] 张艳萍,叶春雷,赵瑛,等.不同胡麻资源苗期耐盐性评价 及鉴定指标筛选[J].甘肃农业科技,2022,53(8);58-64.
- [59] 王伟,邓倩,计巧灵. NaCl 胁迫对 6 种纤维亚麻幼苗生化 特性的影响[J]. 中国农学通报,2013,29(18);84-88.
- [60] 葛春辉,计巧灵,王雪华,等.亚麻耐盐性愈伤组织的生理 生化特性[J].植物研究,2008,28(5):603-607.
- [61] 张磊,侯云鹏,王立春.盐碱胁迫对植物的影响及提高植物耐盐碱性的方法[J].东北农业科学,2018,43(4):11-16.
- [62] 韩承伟. 大庆地区不同亚麻品种的性状研究[D]. 北京:中国农业科学院:2013.
- [63] 夏尊民,催宝玉,孙秀英,等. 盐渍化土壤条件下油用亚麻引种试验[J]. 中国麻业科学,2010,32(1):15-19,23.

- [64] 宋鑫玲,王晓楠,孙宇峰,等.亚麻种质资源萌发期耐盐性鉴定研究[J].黑龙江科学,2022,13(8):14-16,20.
- [65] 宋淑敏. 盐渍化土壤条件下亚麻新品种双亚 13 号原种繁育[J]. 种子, 2010, 29(3):119-120.
- [66] 李冬,叶力勤,刘春芳,等.亚(胡)麻耐盐能力的研究[J]. 宁夏农林科技,1997,38(2):37-38.
- [67] 王雷,郭岩,杨淑华.非生物胁迫与环境适应性育种的现状及 对策[J].中国科学:生命科学,2021,51(10):1424-1434.
- [68] HUSSEIN H A A, ALSHAMMARI S O. Cysteine mitigates the effect of NaCl salt toxicity in flax (*Linum usitatissimum L.*) plants by modulating antioxidant systems [J]. Scientific Reports, 2022, 12(1): 11359.
- [69] YADAV N, KUMAR A, SAWARIYA M, et al. Effect of GA₃ and calcium on growth, biochemical, and fatty acid composition of linseed under chloride-dominated salinity [J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2024, 31(11): 16958-16971.
- [70] EMAM M. Efficiency of yeast in enhancement of the oxidative defense system in salt-stressed flax seedlings[J]. Acta Biologica Hungarica, 2013, 64(1): 118-130.
- [71] 徐丽珍. 盐碱土地区亚麻高产栽培技术的研究[J]. 中国麻作,1999,21(1):22-25.

Research Progress on Salt and Alkali Tolerance of Flax

YAO Dandan¹, SONG Xixia¹, JIANG Weidong¹, SUN Zhongyi², KANG Qinghua¹

(1. Institute of Industrial Crop, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China; 2. Institute of Biotechnology, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150023, China)

Abstract: Soil salinization seriously threatens agricultural production. Flax, as an important economic crop, its salt-tolerant and alkali-tolerant characteristics have attracted much attention. This research aims to comprehensively review the research progress of flax's tolerance to salt and alkali, providing a theoretical basis for improving the adaptability of flax in saline-alkali soil and promoting the development and utilization of saline-alkali land. By consulting relevant domestic and foreign literature, a comprehensive analysis was conducted on aspects such as the characteristic performance, mechanism research, germplasm resource screening, breeding progress of flax's tolerance to salt and alkali, and practical application in planting in saline-alkali land. The response mechanism of flax to salt-alkali stress and the ways to enhance its salt and alkali tolerance were deeply discussed. Some flax varieties can grow in mild to moderate saline-alkali environments, but the growth rate slows down compared to normal soil conditions. With the increase of salinity and alkalinity, indicators such as plant height, branch number, and biomass of flax decrease significantly. Under salt-alkali stress, the expression levels of genes related to flax's salt and alkali tolerance change significantly. Different varieties of flax have significant differences in salt and alkali tolerance. Currently, several flax varieties with strong salt and alkali tolerance have been identified, and these varieties have greater potential in planting in saline-alkali land. Some progress has been made in the research of flax's salt and alkali tolerance, but it still faces many challenges. The mechanism of flax's salt and alkali tolerance is not yet fully clear, breeding techniques need to be further improved, and environmental factors have a great influence on flax's salt and alkali tolerance. In the future, it is necessary to conduct in-depth research on the salt and alkali tolerance mechanism, innovate breeding techniques, strengthen multidisciplinary cooperation, increase the promotion and application of salt and alkalitolerant flax varieties, to achieve efficient planting of flax in saline-alkali land and the sustainable development and utilization of saline-alkali land, and contribute to the sustainable development of agriculture.

Keywords; flax; salt tolerance; physiological mechanism; molecular mechanism; research progress