中国油料作物学报
Chinese Journal of Oil Crop Sciences
2026,48(5):87-100
doi:10.19802/j.issn.1007-9084.2026269

外源N-乙酰-L-半胱氨酸缓解油菜盐胁迫损伤

纪翔[1],范世航[1],胡静[1],付正伟[1],华玮[1,2*]
(1.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实验室,湖北 武汉,430062;
2.湖北洪山实验室,湖北 武汉,430070)

摘要:N-乙酰-L-半胱氨酸(N-acetylcysteine,NAC)作为含巯基的小分子化合物,可有效清除植物在非生物胁迫下过量积累的活性氧,但其在油菜盐胁迫调控中的作用尚不明确。本研究采用150 mmol/L NaCl模拟盐胁迫,通过设置0、50、100、150和200 μmol/L NAC浓度梯度进行预处理筛选,最终确定100 μmol/L为最适外源处理浓度,并系统分析了外源NAC对油菜幼苗生长表型、生理特性及胁迫响应基因表达的影响。结果表明,外源100 μmol/L NAC处理缓解了盐胁迫对油菜幼苗生长发育的抑制作用,且外源NAC处理降低了盐胁迫下地上部可溶性糖和脯氨酸的积累,并有效维持了Na^+/K^+稳态。同时,降低了地上部和地下部中MDA含量,减轻了膜脂过氧化损伤;并以组织特异性方式参与调控POD、SOD和CAT酶活性,增强活性氧清除能力。qRT-PCR分析显示,盐胁迫下,*BnRD29A*、*BnCAT2*等胁迫响应基因在油菜地上部或地下部中上调,而外源NAC处理可以有效缓解其变化幅度。综上,外源NAC通过调控渗透调节物质积累、维持离子稳态、增强抗氧化防御及胁迫响应基因表达等多重机制,协同缓解盐胁迫对油菜的损伤。

关键词:甘蓝型油菜;盐胁迫;N-乙酰-L-半胱氨酸;活性氧;离子稳态
中图分类号:S565.4　　**文献标识码:**A　　**文章编号:**1007-9084(2026)05-0087-14

Exogenous N-acetyl-L-cysteine alleviates salt-induced damage in *Brassica napus* L.

JI Xiang[1], FAN Shi-hang[1], HU Jing[1], FU Zheng-wei[1], HUA Wei[1,2*]
(1. *Oil Crops Research Institute of the Chinese Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Oil Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Wuhan* 430062, *China*; 2. *Hubei Hongshan Laboratory, Wuhan* 430070, *China*)

Abstract: N-acetyl-L-cysteine (NAC), a sulfhydryl-containing small molecule, effectively scavenges excess reactive oxygen species (ROS) that accumulate in plants under abiotic stress. However, its regulatory role in salt stress responses in rapeseed remains unclear. In this study, salt stress was imposed using 150 mmol/L NaCl, and a gradient of NAC concentrations (0, 50, 100, 150, and 200 μmol/L) was applied in pretreatment screening, leading to the identification of 100 μmol/L as the optimal exogenous concentration. The effects of exogenous NAC on growth phenotypes, physiological traits, and stress-responsive gene expression were systematically evaluated. The results demonstrated that exogenous application of 100 μmol/L NAC significantly alleviated the inhibition of seedling growth under salt stress. NAC treatment reduced the accumulation of salt-induced soluble sugars and proline in shoots and effectively maintained Na^+/K^+ homeostasis. Moreover, it decreased malondialdehyde content in both shoots and roots, thereby mitigating membrane lipid peroxidation. NAC also modulated the activities of peroxidase, superoxide dismutase, and catalase in a tissue-specific manner, thereby reinforcing ROS scavenging capacity. qRT-PCR analysis revealed that salt stress significantly upregulated stress-responsive genes such as *BnRD29A* and *BnCAT2* in shoots and/or roots, whereas exogenous NAC treatment significantly attenuated these changes. Collectively, these findings indicate that exogenous NAC alleviates salt-induced damage in rapeseed through multiple coordinat-

收稿日期:2026-08-07
基金项目:中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(Y2025QC16);国家自然科学基金(32301864)
作者简介:纪翔(2002-),男,硕士研究生,主要从事油菜耐盐机理研究,E-mail: jsc121381@163.com
*通讯作者:华玮(1977-),女,研究员,博士,从事油料作物分子改良理论研究,E-mail: huawei@oilcrops.cn

ed mechanisms, including modulation of osmolyte accumulation, maintenance of ion homeostasis, enhancement of antioxidant defense, and regulation of stress-responsive gene expression.

Key words: *Brassica napus* L.; salt stress; N-acetyl-L-cysteine; reactive oxygen species; ion homeostasis

土壤盐渍化是制约农业生产和作物高产稳产的重要非生物胁迫之一[1]。高盐环境不仅会导致植物细胞渗透势下降,引发渗透胁迫[2],还会造成Na^+等离子过量积累[3],破坏细胞离子稳态[4],并诱导活性氧过量产生[5],进而引发膜脂过氧化[6]、蛋白质失活[7]和代谢紊乱[8],最终抑制作物生长发育。油菜是我国重要的油料作物[9],也是仅次于水稻、小麦、玉米和大豆的第五大农作物,菜籽油占国产植物油总量的50%以上[10]。油菜苗期对盐胁迫较为敏感[11],盐胁迫导致其根系生长受阻、地上部生长减弱和生物量积累下降,严重影响植株正常生长及后续产量形成[12]。

植物在盐胁迫下可通过激活积累渗透调节物质、维持离子稳态和抗氧化防御系统等途径增强盐胁迫耐受性。可溶性糖和脯氨酸等渗透调节物质的积累有助于维持细胞渗透平衡[13],而Na^+和K^+的吸收、转运和区隔化则在调控离子稳态中发挥关键作用。已有研究表明,盐胁迫通常导致植物体内Na^+大量积累、K^+含量下降及Na^+/K^+比值升高,从而加剧细胞功能损伤[14]。丙二醛是膜脂过氧化的重要产物,其含量常用于反映植物细胞膜受损程度[15]。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶可有效清除过量活性氧,减轻氧化损伤[16]。

N-乙酰-L-半胱氨酸(N-acetyl-L-cysteine,NAC)是一种含巯基的小分子化合物,具有较强的抗氧化特性,在直接清除活性氧和增强细胞抗氧化能力方面发挥重要作用[17]。近年来,NAC在提高植物盐胁迫耐受性中的应用逐渐受到关注。dos Santos等综述了NAC在农业中的多重功能,指出NAC可通过直接清除活性氧和间接提高半胱氨酸及谷胱甘肽水平来缓解植物的氧化胁迫,同时还可作为重金属螯合剂降低重金属毒性[18]。基于NAC上述抗氧化与螯合的双重特性,外源NAC已被证实可有效提高植物对多种非生物胁迫的耐受能力。张欣林等在大豆上的研究表明,叶面喷施1 mmol/L NAC可显著提高盐碱胁迫下大豆幼苗的株高、根长和生物量,降低叶片和根系中活性氧及MDA含量,提高SOD、POD、CAT等抗氧化酶活性,并增强光合能力和碳水化合物积累[19],从而缓解盐碱胁迫对植株生长的抑制。在柱果铁线莲中,外源1 mmol/L NAC处理可通过调控渗透调节物质的合成、离子稳态和抗氧化酶酶活性[20],显著提高100 mmol/L NaCl胁迫下种子的萌发指标和幼苗生长。在红甜菜中,外源NAC处理可诱导总酚、类黄酮和甜菜红素含量增加,刺激部分抗氧化酶活性,并提高GSH含量[21],从而有效缓解盐胁迫的有害影响。此外,水稻中研究发现,NAC可作为活性氧清除剂抑制根尖活性氧爆发,阻断系统性活性氧信号的传播[22]。综上所述,外源NAC处理在提高作物非生物胁迫响应中具有良好的应用潜力。

然而,关于外源NAC处理对油菜盐胁迫耐受性的影响,特别是其在生长发育、渗透调节物质合成、离子稳态、抗氧化酶活性及分子调控中的作用机制,尚缺乏系统研究。因此,本研究以甘蓝型油菜品种中双6号为材料,通过外源NAC处理,系统分析其对盐胁迫下油菜幼苗生长、生理特性、Na^+和K^+平衡及盐胁迫响应标记基因表达的影响,以期阐明外源NAC在提高油菜盐胁迫耐受性中的作用机制,为油菜盐碱地资源高效利用和稳产增效提供方案。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为甘蓝型油菜品种中双6号,该品种属半冬性中熟常规种,全生育期约210 d,平均株高1.70 m,结实能力突出,品质指标符合双低油菜标准,该品种在我国长江流域油菜主产区具有广泛的代表性和适应性。N-乙酰-L-半胱氨酸(NAC)购自上海源叶生物科技有限公司,货号S20137,纯度≥99%;氯化钠(NaCl)购自国药集团化学试剂有限公司,分析纯。RNA提取试剂盒购自宝日生物(北京)技术有限公司;反转录试剂盒和荧光定量PCR试剂盒购自江苏愚公生物科技有限公司。试验于中国农业科学院油料作物研究所温室进行。

1.2 试验设计

采用霍格兰营养液水培体系进行试验。选取籽粒饱满、大小一致的油菜种子,置于底部铺垫有双层滤纸的90 mm圆形培养皿中进行种子萌发。萌发3天后挑选长势一致的油菜转移至水培盒中进行水培生长,水培液为霍格兰营养液,每3天更换一

次,连续更换3次。培养条件为24℃、光暗时间为16 h/8 h,光强 120 μmol·m^{-2}·s^{-1},相对湿度 55%~60%。

试验设置不同处理组合,分别进行正常营养液处理(CK)、正常营养液处理+NAC处理(CKN)、盐胁迫处理(SA)、盐胁迫+NAC处理(SAN),试验处理详见表1。

油菜三叶期时营养液中加入不同浓度NAC,各处理营养液3 d更换1次,五叶期时加入NaCl,终浓度为150 mmol/L,NaCl瞬时处理24 h后,分别采集叶片和根系样品,液氮速冻后置于-80℃保存,用于各项生理指标及基因表达分析;另取部分植株测定生长指标和生物量。每组处理设3次生物学重复,每组生物学重复包含10株油菜幼苗。

1.3 生长指标及生物量测定

于取样当天测定各处理油菜相关表型指标。将植株分为地上部和地下部用直尺测量下胚轴长度及主根长度,吸干表面水分后分别称取鲜重。随后于105℃杀青30 min,再于80℃烘干至恒重,测定地上部和地下部干重。

1.4 渗透调节物质含量测定

可溶性糖含量测定采用北京索莱宝科技有限公司生产的植物可溶性糖含量检测试剂盒(货号:BC0035),基于蒽酮比色法,测定620 nm处的特征吸收峰。称取新鲜油菜叶片和根系组织,加入蒸馏水研磨成匀浆,沸水浴提取后离心,取上清液定容备用。按试剂盒说明书配制反应体系,于95℃水浴反应10 min,冷却后在620 nm处测定吸光度。根据标准曲线计算样品可溶性糖含量,以每克鲜重所含葡萄糖当量表示(mg·g^{-1} FW)。所有样品均设3次技术重复。

脯氨酸含量测定采用南京建成生物工程研究所生产的脯氨酸(Pro)测定试剂盒(货号:A107-1-1),基于酸性茚三酮法:在酸性条件下,脯氨酸与茚三酮反应生成红色产物,该产物在520 nm处具有特征吸收峰,通过比色测定即可定量样本中脯氨酸的含量。称取新鲜油菜叶片和根系组织,按比例加入磺基水杨酸溶液,沸水浴提取后过滤或离心,取上清液待测。按试剂盒说明书配制反应体系,于95℃水浴反应后,加入甲苯萃取红色产物,取上层甲苯层在520 nm处测定吸光度。根据标准曲线计算样品脯氨酸含量,以每克鲜重组织中的脯氨酸质量表示(μg·g^{-1} FW)。所有样品均设3次技术重复。

1.5 离子含量测定

样品经65℃烘干至恒重后,用研磨仪粉碎并过筛。准确称取0.1 g粉末置于消化管中,加入5 mL硝酸-高氯酸混合液(4:1, *V/V*),静置过夜进行预消解。次日于电热板上逐步升温消化,待溶液变为无

表1 试验处理

Table 1 Experimental treatments

处理 Treatment	处理方法 Treatment method
CK	霍格兰营养液 Hoagland solution
CKN50	霍格兰营养液+三叶期加入 50 μmol/L NAC Hoagland solution + 50 μmol/L NAC (N-acetylcysteine) at 3-leaf stage
CKN100	霍格兰营养液+三叶期加入 100 μmol/L NAC Hoagland solution + 100 μmol/L NAC (N-acetylcysteine) at 3-leaf stage
CKN150	霍格兰营养液+三叶期加入 150 μmol/L NAC Hoagland solution + 150 μmol/L NAC (N-acetylcysteine) at 3-leaf stage
CKN200	霍格兰营养液+三叶期加入 200 μmol/L NAC Hoagland solution + 200 μmol/L NAC (N-acetylcysteine) at 3-leaf stage
SA	霍格兰营养液+五叶期加入 150 mmol/L NaCl Hoagland solution + 150 mmol/L NaCl at 5-leaf stage
SAN50	霍格兰营养液+三叶期加入 50 μmol/L NAC+五叶期加入 150 mmol/L NaCl Hoagland solution + 50 μmol/L NAC at 3-leaf stage + 150 mmol/L NaCl at 5-leaf stage
SAN100	霍格兰营养液+三叶期加入 100 μmol/L NAC+五叶期加入 150 mmol/L NaCl Hoagland solution + 100 μmol/L NAC at 3-leaf stage + 150 mmol/L NaCl at 5-leaf stage
SAN150	霍格兰营养液+三叶期加入 150 μmol/L NAC+五叶期加入 150 mmol/L NaCl Hoagland solution + 150 μmol/L NAC at 3-leaf stage + 150 mmol/L NaCl at 5-leaf stage
SAN200	霍格兰营养液+三叶期加入 200 μmol/L NAC+五叶期加入 150 mmol/L NaCl Hoagland solution + 200 μmol/L NAC at 3-leaf stage + 150 mmol/L NaCl at 5-leaf stage

色透明且不再产生棕黄色烟雾时,表明消化完全。冷却后用超纯水转移,定容至50 mL,经过0.22 μm滤膜过滤后,采用原子吸收光谱法(PinAAcle 900F, PerkinElmer)测定Na^+和K^+含量,根据标准曲线计算样品中Na^+和K^+浓度,并计算Na^+/K^+比值。所有样品均设3次重复。

1.6 丙二醛(MDA)含量测定

采用北京索莱宝科技有限公司生产的MDA含量检测试剂盒(BC6415),基于在高温酸性条件下,MDA与硫代巴比妥酸(TBA)反应生成在532 nm处有吸收峰的棕红色产物。称取新鲜油菜叶片和根系组织,加入提取液冰浴匀浆后离心取上清液,按说明书配制反应体系,于100℃水浴反应后迅速冷却,使用酶标仪在532 nm和600 nm处测定吸光度。同时测定样本提取液中的可溶性蛋白含量进行结果校正。MDA含量以每毫克蛋白计(nmol·mg^{-1} Prot),所有样品均设3次技术重复。

1.7 抗氧化酶活性测定

超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用北京索莱宝科技有限公司生产的SOD活性检测试剂盒(BC0175),基于SOD抑制氮蓝四唑的光还原反应,在560 nm处测吸光度。称取新鲜油菜叶片和根系组织,按比例加入提取液,冰浴匀浆后离心取上清液待测。按说明书配置反应体系,于25℃水浴反应20 min,使用酶标仪在560 nm处测定吸光度。同时测定样本提取液中的可溶性蛋白含量进行结果校正。SOD活性以每毫克蛋白计(U·mg^{-1} Prot),所有样品均设3次技术重复。

过氧化氢酶(CAT)活性测定采用北京索莱宝科技有限公司生产的CAT活性检测试剂盒(BC0205),基于H_2O_2在240 nm处具有特征吸收峰,CAT催化H_2O_2分解导致吸光度下降,根据吸光度的变化速率计算酶活性。称取新鲜油菜叶片和根系组织,按比例加入提取液冰浴匀浆后离心取上清液待测。按说明书配制反应体系,使用酶标仪在240 nm处连续测定吸光度,记录初始吸光值与反应后吸光值。同时测定样本提取液中的可溶性蛋白含量进行结果校正。CAT活性以每毫克蛋白计(U·mg^{-1} Prot),所有样品均设3次技术重复。

过氧化物酶(POD)活性测定采用北京索莱宝科技有限公司生产的POD活性检测试剂盒(BC0095),基于POD催化H_2O_2氧化愈创木酚生成茶褐色产物,测定该产物在470 nm处的特征吸收峰,通过吸光值的变化速率计算酶活性。称取新鲜油菜叶片和根系组织,按比例加入提取液冰浴匀浆后离心取上清液待测。按说明书配置反应体系,使用酶标仪在470 nm处连续测定吸光度,记录单位时间内吸光值的变化速率。同时测定样本提取液中的可溶性蛋白含量进行结果校正。POD活性以每毫克蛋白计(U·mg^{-1} Prot),所有样品均设3次技术重复。

1.8 RNA提取与qRT-PCR分析

采用MiniBEST Plant RNA Extraction Kit(TaKaRa)提取样品总RNA,使用DNase I去除基因组DNA污染。以提取所得RNA为模板,利用PrimeScript RT reagent Kit with gDNA Eraser(TaKaRa)反转录合成cDNA。qRT-PCR分析使用SYBR Premix Ex Taq II(TaKaRa)在LightCycler 480 II系统(Roche)上完成,反应体系总体积为20 μL,包含SYBR Premix 10 μL、上下游引物各0.4 μL、cDNA模板3.2 μL,ddH_2O补足至20 μL。反应程序设定为:95℃预变性30 s;95℃变性10 s,60℃退火延伸30 s,42个循环;熔解曲线分析。以*BnTMA7*(甘蓝型油菜中稳定表达的参考基因)为内参[23],采用$2^{-\Delta\Delta Ct}$法计算各基因的相对表达量。每份样品设置3次技术重复,以保证数据的可靠性。引物序列根据已发表的油菜基因组序列设计,经BLAST验证特异性,由北京擎科生物科技股份有限公司合成,具体序列见表2。

1.9 数据统计分析

采用Microsoft Excel 2019进行数据整理和统计分析,采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)或双因素方差分析(Two-Way ANOVA),Tukey多重比较法进行组间差异显著性检验,采用GraphPad Prism 10软件(GraphPad Software公司,美国加州圣地亚哥)进行统计分析与绘图,所有实验数据均以平均值±标准差(Mean ± SD)表示。

2 结果与分析

2.1 外源NAC对油菜生长发育的影响

为筛选最优NAC外源施用浓度,设置0、50、100、150、200 μmol/L共5个NAC浓度梯度,分别在对照(CK)和150 mmol/L NaCl胁迫(SA)下处理油菜幼苗,测定地上部鲜重、地上部干重、下胚轴长、地下部鲜重、地下部干重和根长共6个生长指标。结果显示(图1),在对照条件下,与未施用NAC的处理相比,各浓度NAC处理均不同程度提高了油菜幼苗的地上部鲜重和干重、地下部鲜重和干重、下胚轴长及根长,其中以50~150 μmol/L浓度范围的促进效应较为明显,200 μmol/L处理浓度下的促

表2 qRT-PCR引物信息

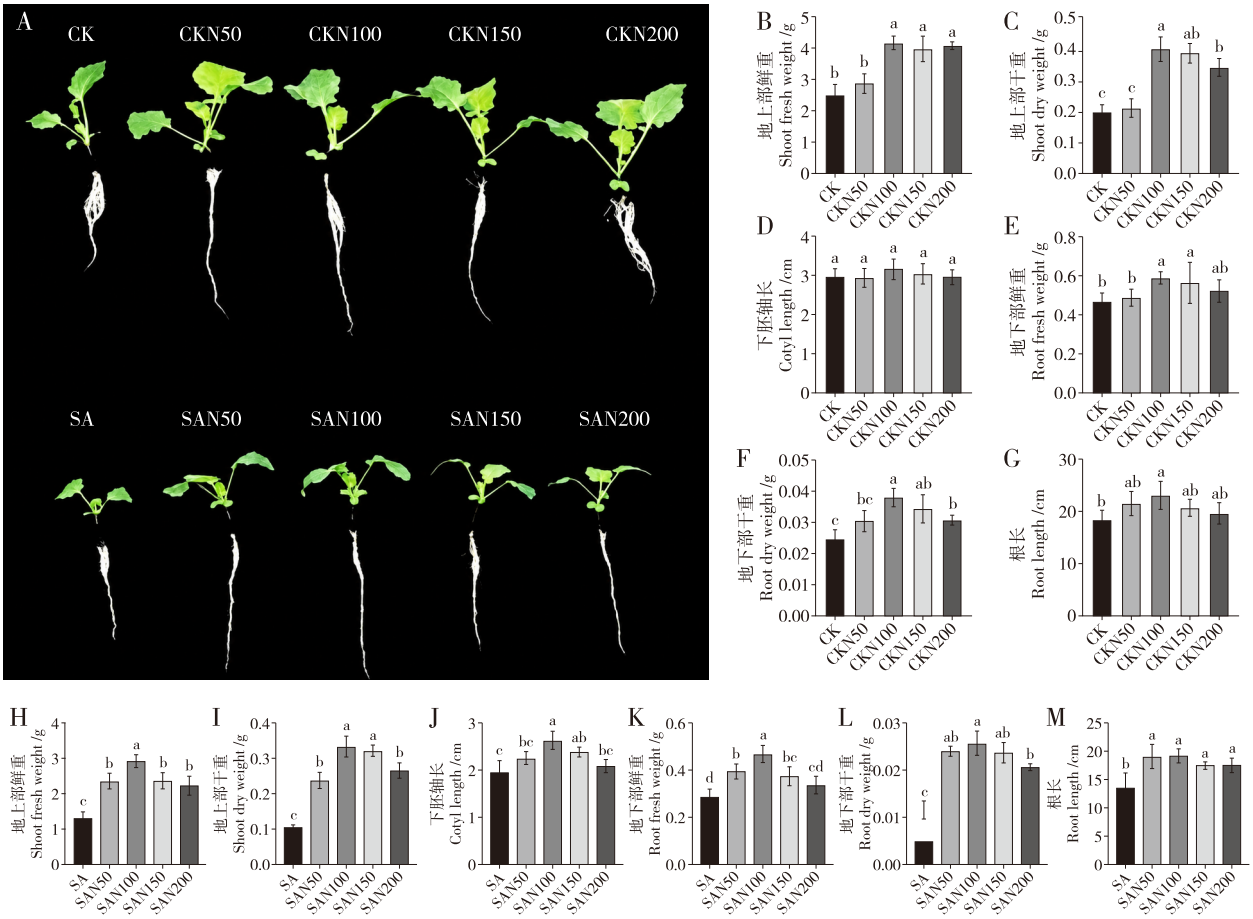
Table 2 qRT-PCR primer information

引物名称Primer	引物序列(5'-3') Primer sequences (5'-3')	碱基数 Base /nt
BnTMA7-qF	TTCCTGTGTTTTATCCATGTAGCC	24
BnTMA7-qR	CAGTCACTCTCCTACGAACATGATAG	26
BnCAT2-qF	ACTCTCTAGCCGTTGTCCCT	20
BnCAT2-qR	TCCAGAATCAGTGCCCAACC	20
BnP5CR-qF	GGGTTCATCGGAGCTGGAAA	20
BnP5CR-qR	GACTTCATGGCGATCGGGAT	20
BnNCED3-qF	CAAGCTCCCGGAGATGATCC	20
BnNCED3-qR	CAGAGGTGGAAGCAGAAGCA	20
BnDHAR1-qF	TCAGCCAACGGGTTCTTCTC	20
BnDHAR1-qR	CACCCACTTGTCGTCGTTCT	20
BnP5CSA-qF	TTGGCTCTTGGTCGCTTAGG	20
BnP5CSA-qR	GCTGAGGCTTCTGGAGATCC	20
BnRD29A-qF	GAGCCCTCCCGAAGAAACTA	20
BnRD29A-qR	TGAACACCTGGATACGAGCT	20
BnRD29B-qF	AGAAACTGCATCGCCTGTGA	20
BnRD29B-qR	AAGGGATCTTCTCCTCGGCT	20
BnP5CSB-qF	GCGCTTTCACCAAGAACGTT	20
BnP5CSB-qR	ACGAAGCCTTTGACGACCAA	20
BnLEA14-qF	CCGGGAAATTGGAAAGGGGA	20
BnLEA14-qR	ACGTCTCGAGCCAAGTTGAA	20

进效应有所减弱。其中,在100 μmol/L外源NAC处理条件下,相较于对照地上部鲜重增加67.6%,地上部干重增加101.5%,下胚轴长增加6.8%,地下部鲜重增加24.1%,地下部干重增加54.9%,根长增加26.5%(图1B-G)。在150 mmol/L NaCl盐胁迫处理下,盐胁迫显著抑制油菜的各项生长发育指标,外源施加NAC后各生长指标相较于无外源NAC添加的盐胁迫处理组,其抑制程度均得到一定程度的缓解,其中地上部鲜重和干重、下胚轴长、地下部鲜重和干重、根长均随NAC浓度的增加呈现先升后降的趋势。在100 μmol/L NAC处理时性状较为稳定和突出,相较于盐胁迫对照组地上部鲜重增加123.3%,地上部干重增加218.9%,下胚轴长增加35.1%,地下部鲜重增加63.1%,地下部干重增加108.1%,根长增加42.1%(图1H-M)。双因素方差分析等的结果表明,盐胁迫与NAC浓度对油菜幼苗地上部鲜重($P<0.0001$)、地下部鲜重($P<0.0001$)等均存在显著的交互效应,说明NAC对盐胁迫下油菜幼苗生长的促进效应依赖于盐胁迫的存在。综上分析结果表明,外源100 μmol/L NAC处理可以有效缓解盐胁迫对油菜生长发育的抑制作用。

2.2 外源NAC对渗透调节物质积累的影响

可溶性糖和脯氨酸是植物体内两类关键的渗透调节物质,其在调节细胞渗透势、维持细胞膨压方面有重要作用,是植物应对盐胁迫的重要主动适应机制。本研究测定了不同处理下油菜地上部和地下部中可溶性糖和脯氨酸的含量,结果如图2所示,可溶性糖含量在地上部和地下部变化趋势相似,均以盐胁迫处理下含量最高。在地上部,盐胁迫处理下可溶性糖含量较对照显著升高41.6%;盐胁迫下外源施用NAC后,可溶性糖含量较单独盐胁迫处理降低5.8%(图2A)。在地下部,盐胁迫处理下可溶性糖含量较对照升高6.6%;盐胁迫下外源施用NAC后,可溶性糖含量较单独盐胁迫处理降低1.4%(图2C)。双因素方差分析结果表明,地上部可溶性糖含量受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响;地下部可溶性糖含量同样受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P=0.0004$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响,说明NAC对可溶性糖积累的调控效应依赖于盐胁迫的存在。上述结果表明,盐胁迫诱导油菜地上部和地下部可溶性糖的积累,而外源NAC处



注:A:不同浓度外源NAC处理油菜幼苗的生长形态对比;B-G:不同浓度NAC处理对无盐胁迫下油菜幼苗地上部鲜重、地上部干重、下胚轴长、地下部鲜重、地下部干重、根长的影响;H-M:不同浓度NAC处理对150 mmol/L NaCl胁迫下油菜幼苗地上部鲜重、地上部干重、下胚轴长、地下部鲜重、地下部干重、根长的影响;形态指标每处理随机测量10株(n = 30);不同字母表示经双因素方差分析Tukey多重比较检验在$P < 0.0001$水平差异显著;下同

Note: A: comparison of growth morphology of rapeseed seedlings treated with exogenous NAC at different concentrations; B-G: effects of different concentrations of NAC on shoot fresh weight, shoot dry weight, hypocotyl length, root fresh weight, root dry weight, and root length of rapeseed seedlings under non-salt stress, respectively; H-M: effects of different concentrations of NAC on shoot fresh weight, shoot dry weight, hypocotyl length, root fresh weight, root dry weight, and root length of rapeseed seedlings under 150 mmol/L NaCl stress, respectively. For morphological parameters, 10 seedlings per treatment are randomly measured (n = 30). Different letters indicate significant differences among treatments ($P < 0.0001$, two-way ANOVA); Same as below

图1 NAC处理及盐胁迫下油菜幼苗的表型指标

Fig. 1 Phenotypic indicators of rapeseed seedlings under NAC treatment and salt stress

理后地上部和地下部可溶性糖含量较单独盐胁迫处理降低。脯氨酸含量在地上部和地下部表现出不同的变化趋势。在地上部,盐胁迫显著提高了脯氨酸含量,而盐胁迫下施用NAC后其含量低于单独盐胁迫处理,但高于外源NAC处理及对照(图2B),表明NAC对盐胁迫下地上部脯氨酸的积累具有一定程度的削弱效应。在地下部,与地上部相反,盐胁迫下NAC处理的脯氨酸含量高于单独盐胁迫处理,为所有处理中最高(图2D),表明NAC增强了盐胁迫诱导下地下部脯氨酸的积累。双因素方差分析结果表明,地上部脯氨酸含量受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响;地下部脯氨酸含量同样受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响,进一步证实了NAC对脯氨酸积累的调控具有组织特异性,且这种调控效应依赖于盐胁迫的强度。综上,盐胁迫可以诱导油菜地上部和地下部可溶性糖及脯氨酸的积累,而地上部可溶性糖及脯氨酸在NAC处理后下降,地下部脯氨酸进一步升高(图2D)。这表明NAC处理可以通过降低植物对渗透调节物质积累的依赖,从而更好地应

对盐胁迫。

2.3 外源NAC有效维持盐胁迫油菜Na^+/K^+离子稳态

盐胁迫下,植物细胞内Na^+积累并导致K^+流失,Na^+/K^+比值升高是离子毒害的核心标志。

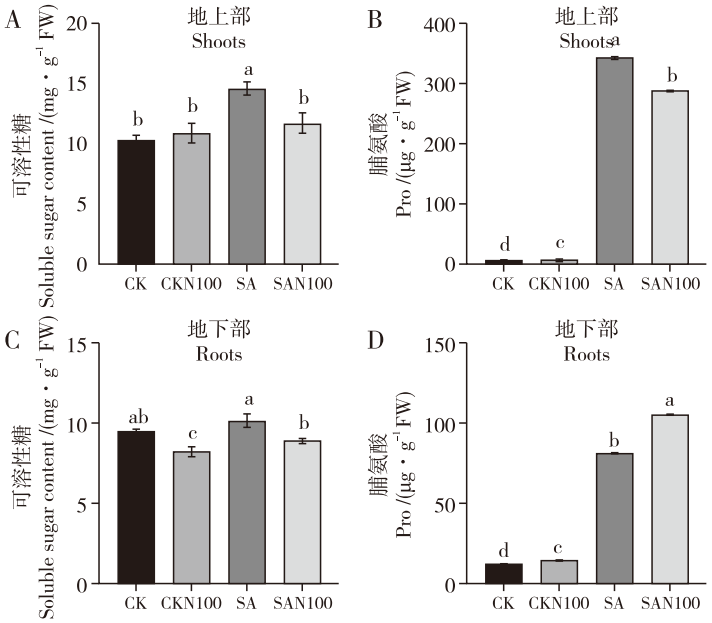
为探究外源NAC对盐胁迫下油菜离子稳态的调控作用,本研究测定了不同处理下油菜地上部和地下部中Na^+、K^+含量及Na^+/K^+比值,结果如图3所示。Na^+含量在地上部和地下部变化趋势一致,以盐胁迫处理下含量最高,盐胁迫提高了地上部和地下部的Na^+含量。而在盐胁迫下外源NAC处理后油菜幼苗体内Na^+含量在地上部和地下部均下降,其中在地上部降幅为20.4%,在地下部下降了1.4%。

双因素方差分析结果表明,地上部Na^+含量受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响;地下部Na^+含量同样受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响,说明NAC对Na^+积累的调控效应依赖于盐胁迫的存在。K^+含量在地上部和地下部表现出不同的变化趋势。在地上部,盐胁迫降低了地上部K^+含量,盐胁迫下外源NAC处理的K^+含量高于单独盐胁迫处理。在地下部,盐胁迫降低了地下部K^+含量,而外源NAC处理的K^+含量为所有处理中最高,高于对照;盐胁迫下NAC处理的K^+含量高于单独盐胁迫处理。

双因素方差分析结果还表明,地上部K^+含量受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响;地下部K^+含量同样受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响,进一步证实了NAC对K^+含量的调控同样依赖于盐胁迫的存在。Na^+/K^+比值在地上部和地下部变化趋势一致,盐胁迫提高了Na^+/K^+比值,而盐胁迫下外源NAC处理后Na^+/K^+比值降低:在地上部,降低幅度为21.1%;在地下部,降低幅度为5.4%。

双因素方差分析结果发现,地上部Na^+/K^+比值受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响;地下部的Na^+/K^+比值同样受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$),以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响。

上述结果表明,盐胁迫使油菜地上/地下部Na^+积累、K^+流失,Na^+/K^+比值升高;外源NAC处理能有效降低盐胁迫下Na^+的积累,在一定程度上恢复K^+含量,降低Na^+/K^+比值,从而维持离子稳态。

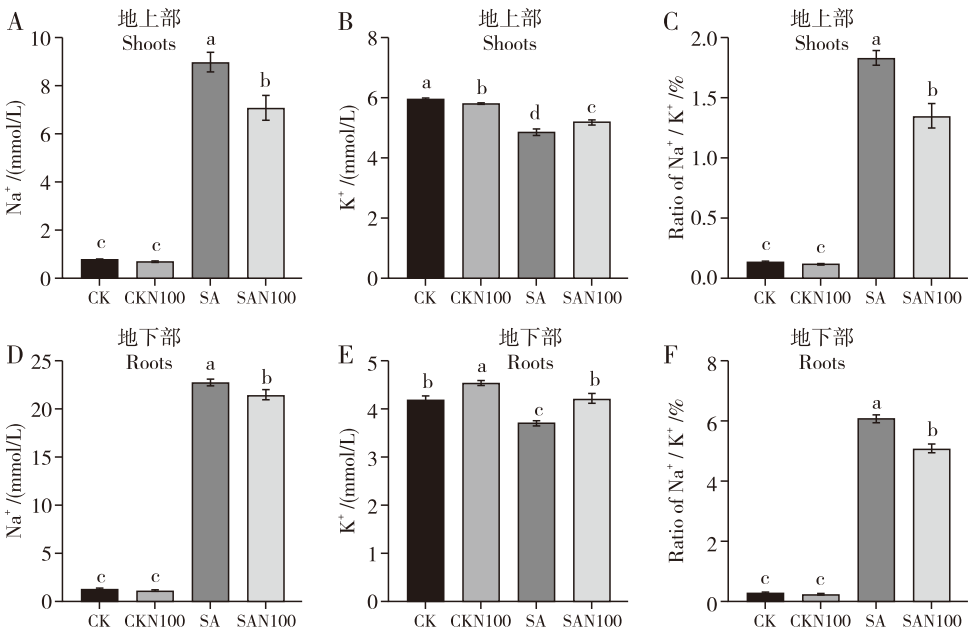


注:A、B:NAC处理对盐胁迫下油菜幼苗地上部中可溶性糖和脯氨酸含量;C、D:NAC处理对盐胁迫下油菜幼苗地下部中可溶性糖和脯氨酸含量;数据为3次生物学重复(n = 3),每次重复设3次技术重复,以平均值±标准差表示

Note: A-B: Effects of NAC treatment on soluble sugar and proline contents in shoots of rapeseed seedlings under salt stress, respectively; C-D: Effects of NAC treatment on soluble sugar and proline contents in roots of rapeseed seedlings under salt stress, respectively; Data are presented as mean ± SD (n = 3 biological replicates, each with 3 technical replicates)

图2 NAC处理及盐胁迫下油菜地上部和地下部的渗透调节物质含量

Fig. 2 Contents of osmotic adjustment substances in shoots and roots of rapeseed under NAC treatment and salt stress



注:A-C: NAC处理对盐胁迫下油菜幼苗地上部中Na^+、K^+含量及Na^+/K^+; D-F: NAC处理对盐胁迫下油菜地下部中Na^+、K^+含量及Na^+/K^+; 数据为3次生物学重复(n = 3),每次重复设3次技术重复,以平均值±标准差表示 Note: A - C: Contents of Na^+, K^+ and the Na^+/K^+ ratio in the shoots of rapeseed seedlings under salt stress after NAC treatment; D - F: Contents of Na^+, K^+ and the Na^+/K^+ ratio in the roots of rapeseed seedlings under salt stress after NAC treatment; Data are presented as mean ± SD (n = 3 biological replicates, each with 3 technical replicates)

图3 NAC处理及盐胁迫下油菜体内的离子稳态

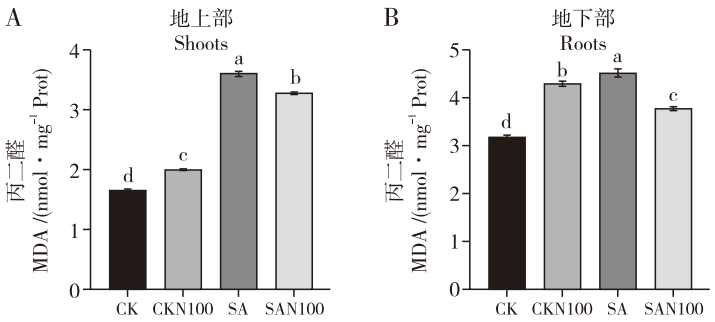
Fig. 3 Ion homeostasis in rapeseed under NAC treatment and salt stress

2.4 外源NAC对盐胁迫油菜丙二醛积累的影响

盐胁迫诱导活性氧的大量积累会导致膜脂过氧化损伤,MDA作为膜脂损伤的标志物质,其含量可以反映植物受胁迫后的损伤程度。MDA含量检测结果如图4所示,盐胁迫处理组MDA含量相较于对照组显著升高,地上部分升高约117.1%,地下部升高约42.0%。结果表明,盐胁迫严重损伤了油菜的膜脂系统。盐胁迫下外源100 μmol/L NAC处理后,其地上部MDA含量降低约9.0%,地下部降低约16.2%。双因素方差分析结果表明,地上部MDA含量受盐胁迫主效应(P<0.0001)、NAC主效应(P<0.0001)以及盐胁迫与NAC交互效应(P<0.0001)极显著影响;地下部MDA含量同样受盐胁迫主效应(P<0.0001)、NAC主效应(P<0.0001)以及盐胁迫与NAC交互效应(P<0.0001)极显著影响,说明NAC可以显著改变盐胁迫诱导的膜脂过氧化损伤程度,这在统计学上证实外源NAC对盐胁迫损伤具有缓解效应。综上,外源NAC可以一定程度上缓解盐胁迫对油菜地上部和地下部膜脂系统造成的破坏程度。

2.5 外源NAC调控盐胁迫下油菜抗氧化酶活性存在组织特异性

POD、SOD和CAT是植物活性氧清除系统中的关键抗氧化酶,其活性变化可综合反映植物对氧化胁迫的响应程度。本研究进一步检测了盐胁迫下外源NAC对油菜幼苗叶片和根系中SOD、POD和CAT活性的影响(图5)。POD活性在地上部和地下部呈现出相反的变化趋势。在地上部,单独施用NAC提高了POD活性,较对照提升88.4%,表明地上部中POD对外源NAC本身具有较强的响应能力;盐胁迫处理下POD活性较对照提升47.0%,而盐胁迫下外源施用NAC后,POD活性进一步提升,较单独盐胁迫处理增加3.7%(图5A)。在地下部,所有处理组POD活性均低于对照,其中盐胁迫下NAC处理为所有处理中最低(图5D)。表明在地上部盐胁迫和NAC处理均能诱导POD活性升高且二者具有协同效应,而在地下部二者均抑制POD活性,NAC甚至加剧了这种抑制作用。双因素方差分析结果表明,地上部POD活性受盐胁迫主效应(P<0.0001)、NAC主效应(P<0.0001)以及盐胁迫与NAC交互效应(P<0.0001)极显著影响;地下部POD活性同样受盐胁迫主效应(P<0.0001)、NAC主效应(P<0.0001)以及盐胁迫与NAC交互效应(P<0.0001)极显著影响,说明NAC对POD活性的调控效应依赖于盐胁迫的存在,二者具有显著的协同交互作用,这在统计学上证实了NAC能够显著改变盐

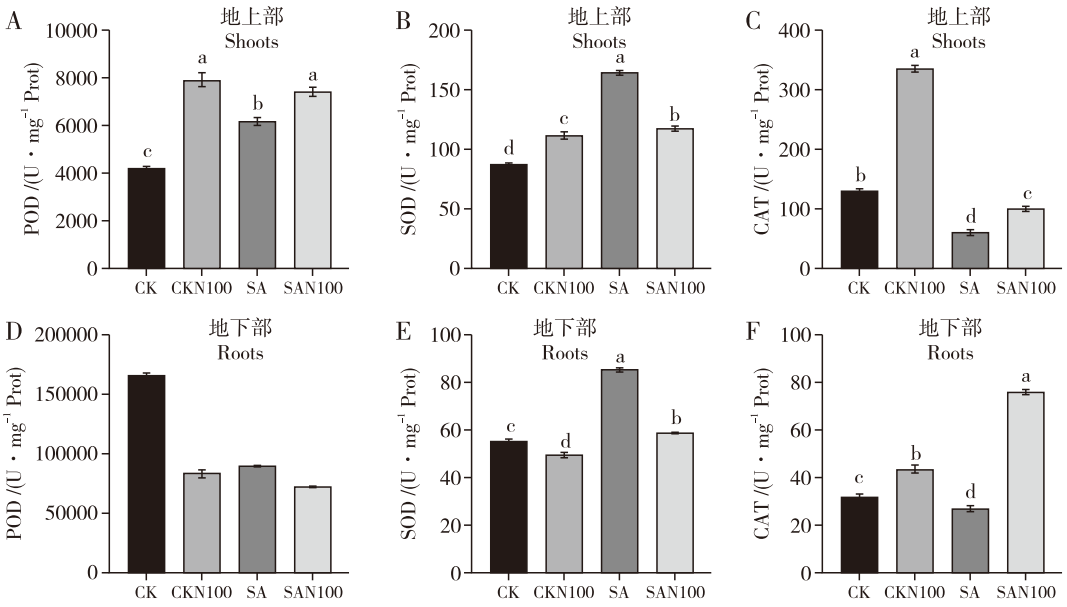


注:A:NAC处理对不同处理下油菜幼苗地上部MDA含量的影响;B: NAC处理对不同处理下油菜幼苗地下部MDA含量的影响;数据为3次生物学重复(n = 3),每次重复设3次技术重复,以平均值±标准差表示

Note: A: Effect of exogenous NAC treatment on MDA content in the shoots of rapeseed seedlings under different experimental treatments; B: Effect of exogenous NAC treatment on MDA content in the roots of rapeseed seedlings under different experimental treatments; Data are presented as mean ± SD (n = 3 biological replicates, each with 3 technical replicates);

图4 NAC处理及盐胁迫下油菜的丙二醛含量

Fig. 4 MDA content in rapeseed under NAC treatment and salt stress



注:A-C:分别表示NAC处理对盐胁迫下油菜幼苗地上部中POD、SOD和CAT的酶活性的影响;D-F:分别表示NAC处理对盐胁迫下油菜地下部中POD、SOD和CAT的酶活性的影响;数据为3次生物学重复(n = 3),每次重复设3次技术重复。下同

Note: A – C: Effects of NAC treatment on the activities of POD, SOD and CAT in the shoots of rapeseed seedlings under salt stress; D – F: Effects of NAC treatment on the activities of POD, SOD and CAT in seedling roots under salt stress; Data are presented as mean ± SD (n = 3 biological replicates, each with 3 technical replicates); Same as below

图5 NAC处理及盐胁迫下油菜的抗氧化酶活性

Fig. 5 Antioxidant enzyme activities of rapeseed under NAC treatment and salt stress

胁迫下POD活性的组织特异性响应程度。SOD活性在地上部和地下部的变化趋势基本一致,均以单独盐胁迫处理最高。在地上部,盐胁迫处理下SOD活性较对照提升约87.7%,盐胁迫下外源NAC处理较对照提升约34.2%,但较单独盐胁迫处理降低约28.5%(图5B)。在地下部,盐胁迫处理较对照提升约53.6%,盐胁迫下外源NAC处理较对照提升约5.9%,但较单独盐胁迫处理降低约31.1%(图5E)。双因素方差分析结果表明,地上部SOD活性受盐胁迫主效应(P<0.0001)、NAC主效应(P<0.0001)以及盐胁迫与NAC交互效应(P<0.0001)极显著影响;地下部SOD活性同样受盐胁迫主效应(P<0.0001)、NAC主效应(P<0.0001)以及盐胁迫与NAC交互效应(P<0.0001)极显著影响,说明NAC对SOD活性的调控效应依赖于盐胁迫的存在,二者具有显著的协同交互作用,这在统计学上证实了NAC能够显著改变盐胁迫下SOD活性的响应程度。CAT活性在地上部和地下部表现出不同的响应模式。在地上部,

盐胁迫抑制了CAT活性,较对照降低19.6%;单独施用NAC使CAT活性较对照提升约22.8%;盐胁迫下外源NAC处理的CAT活性在所有处理中最高,较对照提升约39.3%,较单独盐胁迫处理提升约73.4%(图5C)。在地下部,盐胁迫同样抑制了CAT活性,较对照降低约28.6%;外源NAC处理较对照提升约35.7%;盐胁迫下外源NAC处理较单独盐胁迫处理提升约18.2%(图5F)。双因素方差分析结果表明,地上部CAT活性受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响;地下部CAT活性同样受盐胁迫主效应($P<0.0001$)、NAC主效应($P<0.0001$)以及盐胁迫与NAC交互效应($P<0.0001$)极显著影响,说明NAC对CAT活性的调控效应依赖于盐胁迫的存在,二者具有显著的协同交互作用,这在统计学上证实了NAC能够显著改变盐胁迫下CAT活性的组织特异性响应程度。综上,NAC并非简单统一增强或抑制抗氧化系统,而是根据组织类型和酶特性实施差异化精准调控从而帮助植物应对盐胁迫。

2.6 外源NAC对盐胁迫响应基因的转录调控

为探究外源NAC缓解盐胁迫的分子机制,本研究利用qRT-PCR检测了盐胁迫下外源NAC处理对油菜叶片和根系中9个胁迫响应基因表达量的影响(图6)。

*BnRD29A*基因在地下部中受盐胁迫诱导表达量上升,而外源NAC处理后其表达量较盐胁迫处理下降(图6A)。*BnRD29B*同为逆境响应标记基因,在地上部中受盐胁迫诱导表达,外源NAC处理后其表达量降低(图6B)。*BnLEA14*表达量在地上部和地下部中均受盐胁迫诱导上调,外源NAC处理后其表达量在地上部和地下部中均较盐胁迫处理有所下降(图6I)。*BnCAT2*在地上部和地下部中均受盐胁迫影响表达量上升,外源NAC处理后其表达量在两种组织中均低于盐胁迫处理(图6F),表明当NAC作为抗氧化剂直接清除活性氧后,植物对过氧化氢清除酶的需求相应降低。*BnNCED3*编码ABA合成的关键限速酶,在地下部中受盐胁迫诱导表达上调,而外源NAC处理后其表达量较盐胁迫处理下降(图6C),这可能与NAC通过维持细胞能量代谢,从而降

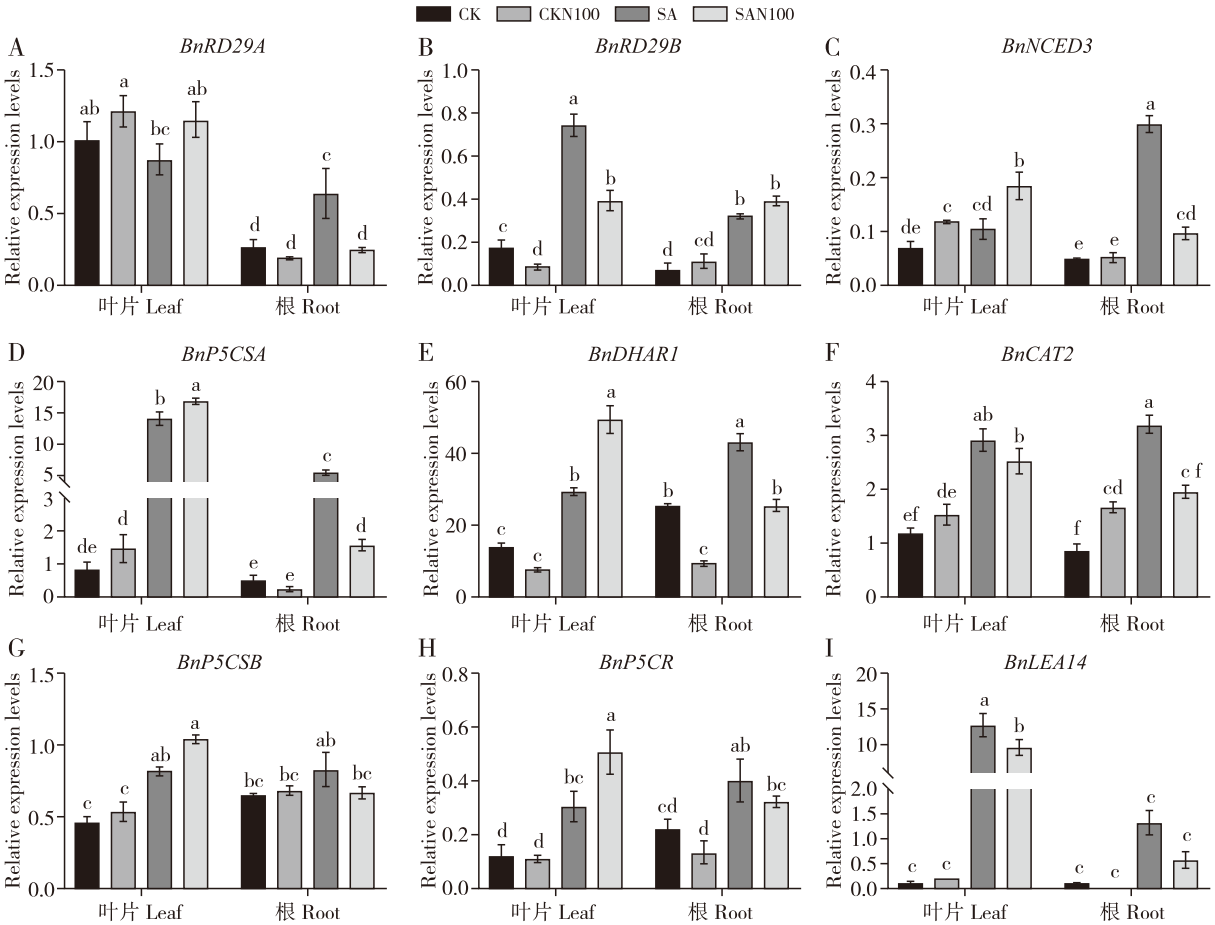


图6 NAC处理及盐胁迫下油菜幼苗胁迫相关基因表达分析

Fig. 6 Expression of stress-related genes in rapeseed seedlings under NAC treatment and salt stress

低了ABA大量合成的需求有关。

双因素方差分析对基因表达量数据的交互效应检验表明,盐胁迫与NAC对*BnRD29A*、*BnRD29B*等基因的表达量均存在显著交互效应(P<0.0001),进一步证实了NAC对胁迫响应基因的调控具有胁迫依赖性。综上,外源NAC处理后,盐胁迫诱导上调的基因表达量在对应组织中均下降,表明NAC能有效缓解盐胁迫。这一趋势提示,NAC可以通过直接清除活性氧和维持细胞能量代谢等途径,降低植物对逆境防御基因的转录需求,使植物从胁迫应激状态向恢复生长状态转换。

3 讨论

本研究发现外源NAC处理能够显著缓解盐胁迫对油菜幼苗生长的抑制作用,在150 mmol/L NaCl胁迫下,外源100 μmol/L NAC可提高油菜幼苗的地上部与地下部鲜重和干重、下胚轴长及根长,这一保护效应与前人在柱果铁线莲种子萌发[20]和水稻移栽损伤[17]中的观察结果一致。盐胁迫下MDA含量显著升高[24],表明膜脂过氧化损伤严重;外源NAC处理后MDA积累降低,证实NAC作为活性氧清除剂有效减轻了膜脂过氧化损伤。

在抗氧化酶层面,与对照相比POD活性在地上部和地下部呈相反变化趋势——地上部盐胁迫和NAC均诱导POD活性升高,而地下部二者均抑制POD活性,这与Meng等发现盐胁迫下油菜地上部和地下部的抗氧化防御反应存在时空差异一致[25],Meng等的转录组分析揭示了盐胁迫下油菜地上部和地下部抗氧化基因表达的差异,本研究在24 h时间点上从酶活性层面验证了这一趋势。但该研究未涉及如NAC等外源物质的处理,本研究进一步发现外源NAC介入后POD活性在地上部维持较高水平、在地下部降低,表明NAC对POD的调控同样具有组织特异性。甘蓝型油菜作为异源四倍体[26]物种,其基因组冗余性[27]可能导致地上部和地下部在胁迫信号感知及基因表达调控上存在差异,这可能是POD活性呈相反变化趋势的内在原因;SOD活性在地上部和地下部的变化趋势基本一致,均以盐胁迫处理组的诱导效应最为显著,外源NAC处理后SOD活性降低,表明NAC对盐胁迫诱导的SOD过度激活具有一定削弱效应;CAT活性在地上部和地下部的变化趋势不同,地上部盐胁迫抑制CAT活性,外源NAC处理后可提高其活性,表明NAC缓解了盐胁迫对CAT的抑制。地下部盐胁迫下NAC处理的CAT活性最高,这一差异可能是因为根系作为胁迫的第一感知器官,其CAT活性对NAC的响应更为敏感,而地上部则可能受系统性信号延迟调控。与水稻[17]和红甜菜[21]中NAC普遍激活抗氧化酶不同,本研究中CAT活性呈地上部抑制、地下部超诱导的差异化模式,进一步体现了甘蓝型油菜组织特异性响应的独特性。NAC作为谷胱甘肽前体,可能通过补充细胞内GSH库来维持CAT活性状态。前人研究证实,NAC浸种可显著提高水稻幼苗CAT活性[17],在红甜菜中NAC与NaCl联合处理同样刺激了CAT等抗氧化酶活性[21]。

渗透调节方面,盐胁迫显著提高了可溶性糖含量,NAC处理削弱了这一积累效应,与Li等在小麦中观察到的NAC逆转甲基乙二醛诱导的渗透调节物质积累的现象一致[28];脯氨酸含量则呈现组织特异性——地上部NAC削弱其积累,地下部反而增强,这种“地上部下调、地下部上调”的现象与郭宝生在大豆中的观察相符[29],可能反映了植物在NAC处理下的资源重分配策略。然而,甘蓝型油菜作为油料作物,其碳代谢分配模式不同于大豆、小麦等作物,生育前期光合产物需为后期种子油脂积累储备碳源[30],基于这一物种特异性NAC处理后地上部脯氨酸积累下调可能不仅是胁迫缓解的结果,更可能反映了油菜优先保障地上部光合碳代谢、将渗透调节更多交由根系承担的组织分工策略。离子稳态方面,Na^+/K^+是衡量植物耐盐性的关键指标,维持其正常比例对植物保持离子稳态至关重要[3]。本研究中,NAC处理显著降低了Na^+含量和Na^+/K^+、提高了K^+含量。然而,本研究仅测定了Na^+和K^+的稳态含量,对于区分NAC降低Na^+积累的具体途径即抑制根系Na^+内流、促进Na^+液泡区隔化,还是加速Na^+向地上部外排方面尚有不足。从生理层面推测,NAC可能通过保护质膜和液泡膜完整性来维持离子转运蛋白的活性,从而间接促进Na^+的外排或区隔化;同时,NAC作为谷胱甘肽前体,可能通过补充细胞内GSH库减轻膜脂过氧化损伤,维持膜系统的正常功能,为离子转运提供必要的结构基础,且甘蓝型油菜相较于其他作物具有更强的Na^+区隔化能力[31],这与其液泡膜Na^+/H^+逆向转运蛋白(NHX)家族基因的拷贝数扩增有关[32],提示本研究中NAC对Na^+/K^+稳态的维持效应可能正是通过协同增强这一油菜特有能力来实现的。后续可通过测定根系Na^+实时流速,结合不同离子转运途径的抑制剂处理,进一步明确NAC降低Na^+积累的具体途径。

qRT-PCR结果显示,盐胁迫处理下*BnRD29A*、*BnRD29B*、*BnLEA14*等基因表达量均上调,而外源NAC处理后这些基因表达量均较盐胁迫处理下降。盐胁迫下上述基因的协同上调构成了植物从信号感知、防御执行到代谢支撑的系统性响应,而NAC处理后的普遍下调则从转录水平上反映了胁迫强度的缓解。与上述生理指标的组织特异性一致,基因表达层面的下调在地上部和地下部中虽趋势相同,但下调幅度存在差异——地上部响应更为显著,这可能与NAC在地上部中更高效地清除活性氧有关。具体而言,*BnRD29A*[33]和*BnRD29B*[34]作为早期响应标记启动防御信号,*BnLEA14*[35]则保护细胞免受脱水损伤,而*BnCAT2*[36]负责清除代谢过程中产生的过量H_2O_2;与此同时,*BnNCED3*[37]的激活促进了ABA信号放大,*BnP5CSA*[38]、*BnP5CSB*[38]及*BnP5CR*[39]则协同促进脯氨酸积累以进行渗透调节,*BnDHAR1*则通过维持抗坏血酸-谷胱甘肽循环的运转支撑上述防御体系的氧化还原环境。当外源NAC介入后,其一方面作为活性氧清除剂直接减轻了氧化胁迫,另一方面作为谷胱甘肽前体增强了细胞的整体抗氧化容量,使得上述防御通路不再需要维持高水平的转录输出。上述基因在NAC处理后的普遍下调表明,NAC通过缓解胁迫信号强度,降低了植物对胁迫防御、ABA信号启动、渗透调节及氧化还原平衡维持等相关基因的转录激活需求,使植物从应激防御状态向恢复生长状态转换。

本研究主要考察了外源NAC处理对盐胁迫下油菜幼苗短期响应的调控效应,其长期施用效果及对植株后续生长发育的影响尚不明确,有待进一步探究。综合生理、生化和分子数据,盐胁迫抑制油菜幼苗生长发育,同时诱导渗透调节物质积累、破坏Na^+/K^+稳态、激活抗氧化酶活性,并上调胁迫响应基因表达;外源NAC介入后,通过直接清除活性氧和作为GSH前体增强抗氧化容量,上述响应依次逆转,渗透调节物质积累减少、Na^+/K^+稳态恢复、抗氧化酶需求降低、防御基因(*BnRD29A*、*BnNCED3*、*BnP5CSA*等)下调,最终将资源从防御转向生长恢复。上述结果表明,NAC通过清除活性氧和作为谷胱甘肽前体增强抗氧化能力,降低了植物对防御机制的转录需求,从而促进植株从应激状态转向恢复生长。

4 结论

通过表型与生理指标测定、离子含量分析及胁迫响应基因表达检测,本研究发现150 mmol/L NaCl处理能显著抑制中双6号油菜幼苗生长,导致下胚轴长、根长及地上部和地下部生物量下降,增加可溶性糖积累,破坏Na^+和K^+稳态,同时加剧膜脂过氧化。外源100 μmol/L NAC处理可有效缓解盐胁迫对油菜幼苗的伤害,表现为地上部和地下部鲜重、干重、下胚轴长及根长均提高。在生理层面,NAC有效降低了盐胁迫下MDA的积累,减轻了膜脂过氧化损伤;同时以组织特异性调控方式提高POD、SOD和CAT活性,并通过维持Na^+/K^+稳态来缓解离子毒害。此外,NAC对盐胁迫下植株的渗透调节发挥了积极的调控作用,并下调了*BnRD29A*、*BnNCED3*、*BnP5CSA*等胁迫响应基因的表达。上述结果表明,NAC通过清除活性氧和增强植物细胞抗氧化能力,降低了植物对防御机制相关基因的转录需求,从而促进油菜幼苗从应激防御状态转向恢复生长。该结果为NAC作为植物耐盐性施加剂在盐碱地作物栽培中的应用提供了理论依据,也为油菜耐盐性遗传改良和绿色栽培技术的研发提供了新的思路。

参考文献:

[1] 张彤, 齐麟. 植物抗旱机理研究进展[J]. 湖北农业科学, 2005, 44(4): 107-110. DOI:10.3969/j.issn.0439-8114.2005.04.037.

[2] 王瑛, 朱雅婧, 郑国清, 等. 棉花应答盐碱胁迫机制研究进展[J]. 河南农业, 2022(15): 51-53. DOI:10.15904/j.cnki.hnny.2022.15.007.

[3] 龙卫华, 高建芹, 胡茂龙, 等. 盐胁迫下不同耐盐性油菜阳离子积累特征[J]. 中国油料作物学报, 2016, 38(5): 592-597. DOI: 10.7505/j. issn. 1007-9084.2016.05.008.

[4] 张越, 魏秋杨, 王鑫宇, 等. 29个黄瓜品种萌发期耐盐碱性分析[J]. 中国瓜菜, 2026, 39(3): 75-83. DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2025.0591.

[5] Hasanuzzaman M, Raihan M R H, Masud A A C, et al. Regulation of reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under salinity[J]. Int J Mol Sci, 2021, 22(17): 9326. DOI:10.3390/ijms22179326.

[6] 王雪萍, 张然, 董笛, 等. $NaHCO_3$胁迫对长穗偃麦草幼苗生长及生理指标的影响[J]. 草原与草坪, 2026, 46(3): 232-240. DOI:10.13817/j.cnki.cyycp.2026.03.025.

[7] 孟叶, 张纯, 沈海俊. 硒镁纳米颗粒的制备及其抗菌效果评价[J]. 江苏大学学报: 医学版, 2025, 35(4): 355-360. DOI:10.13312/j.issn.1671-7783.y240041.

[8] 王康君, 樊继伟, 陈凤, 等. 植物对盐胁迫的响应及耐盐调控的研究进展[J]. 江西农业学报, 2018, 30(12): 31-40. DOI:10.19386/j.cnki.jxnyxb.2018.12.07.

[9] 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. DOI: 10.13304/j.nykjdb.2022.0970.

[10] 何棱, 曾长立, 南建军, 等. 油菜EMS诱变群体萌发期耐盐突变体筛选与鉴定[J]. 江汉大学学报: 自然科学版, 2025, 53(5): 16-22. DOI: 10.16389/j. cnki. cn42-1737/n.2025.05.002.

[11] 丁娟, 黄镇, 张学贤, 等. 甘蓝型油菜苗期生长阶段对NaCl胁迫的生理响应[J]. 西北植物学报, 2014, 34(11): 2270-2276. DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2014.11.2270.

[12] 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.

[13] 高健, 王亚梁, 孙磊, 等. 2, 4-表油菜素内酯缓解水稻花期高温胁迫的生理机制[J]. 中国稻米, 2019, 25(3): 70-74. DOI: 10.3969/j.issn.1006-8082.2019.03.015.

[14] 廖小龙, 王兴胜, 陈勇, 等. 杨属植物HKT基因家族成员鉴定与盐胁迫下的表达模式分析[J]. 浙江农业学报, 2025, 37(10): 2104-2115.

[15] 赵利强, 何秋莉, 曹立媛, 等. 富钙水对4个草莓品种品质及抗逆性的影响[J]. 南方农业, 2026, 20(9): 22-27. DOI: 10.19415/j.cnki.1673-890x.2026.09.005.

[16] 李鑫淳, 徐传涛, 王杰, 等. 烟草靶斑病病原菌与烟草互作分子机制及防治技术研究进展[J]. 植物医学, 2026, 5(1): 30-40. DOI: 10.13718/j.cnki.zwyx.2026.01.003.

[17] He W J, Zhong Q Y, He B, et al. N-acetylcysteine priming alleviates the transplanting injury of machine-transplanted rice by comprehensively promoting antioxidant and photosynthetic systems[J]. Plants, 2022, 11(10): 1311. DOI: 10.3390/plants11101311.

[18] dos Santos L N, do N Cavalcante L, Rocha D C, et al. N-acetylcysteine in agriculture: new insights into its effects for sustainable crop management[J]. PhytoFrontiers™, 2025, 5(1): 5-16. DOI: 10.1094/phytofr-10-24-0115-rvw.

[19] 张欣林, 李思琪, 国爽, 等. N-乙酰-L-半胱氨酸缓解盐碱胁迫对大豆幼苗生长抑制[J]. 大豆科学, 2025, 44(1): 96-105. DOI: 10.11861/j.issn.1000-9841.2025.01.0096.

[20] 唐茜, 张妍, 邓美伶, 等. N-乙酰半胱氨酸对盐胁迫下柱果铁线莲种子萌发和幼苗生长的促进效应[J]. 山东农业科学, 2023, 55(3): 42-50. DOI: 10.14083/j.issn.1001-4942.2023.03.007.

[21] Colak N. The effect of exogenous N-acetylcysteine on the phenolic profile and antioxidant enzyme activities in two betalainic red beet (Beta vulgaris L.) leaves under salt stress[J]. Acta Physiol Plant, 2024, 46(9): 81. DOI: 10.1007/s11738-024-03713-0.

[22] Wang H Q, Zhao X Y, Xuan W, et al. Rice roots avoid asymmetric heavy metal and salinity stress *via* an RBOH-ROS-auxin signaling cascade[J]. Mol Plant, 2023, 16(10): 1678-1694. DOI: 10.1016/j.molp.2023.09.007.

[23] Fan S H, Liu H F, Liu J, et al. Systematic analysis of the DNA methylase and demethylase gene families in rapeseed (*Brassica napus* L.) and their expression variations after salt and heat stresses[J]. Int J Mol Sci, 2020, 21(3): 953. DOI: 10.3390/ijms21030953.

[24] 陶文楷, 郝明灼, 刘佳琪, 等. 金叶斯蒂芬冬青与原种斯蒂芬冬青耐盐性比较分析[J]. 北方园艺, 2024(11): 49-55. DOI: 10.11937/bfyy.20233911.

[25] Meng X M, Lei L, Wang W R, et al. Transcriptomic analysis suggests shoots and roots-specific antioxidant responses to early-/ long-term salt stress in *Brassica napus*[J]. Antioxidants, 2026, 15(6): 708. DOI: 10.3390/antiox15060708.

[26] 李媛媛, 沈金雄, 王同华, 等. 利用SRAP、SSR和AFLP标记构建甘蓝型油菜遗传连锁图谱[J]. 中国农业科学, 2007, 40(6): 1118-1126. DOI: 10.3321/j.issn:0578-1752.2007.06.005.

[27] 李利霞, 陈碧云, 闫贵欣, 等. 中国油菜种质资源研究利用策略与进展[J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(1): 1-19. DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20200109005.

[28] Li Z G, Duan X Q, Min X, et al. Methylglyoxal as a novel signal molecule induces the salt tolerance of wheat by regulating the glyoxalase system, the antioxidant system, and osmolytes[J]. Protoplasma, 2017, 254(5): 1995-2006. DOI: 10.1007/s00709-017-1094-z.

[29] 郭宝生. 中野1号大豆耐盐生理及遗传差异分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2004.

[30] 张晓龙, 张振华, 宋海星, 等. 不同氮效率油菜品种碳素累积转运差异及其对油分形成的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(18): 3542-3550. DOI: 10.3864/j.issn.0578-1752.2016.18.008.

[31] Zhou T, Yue C P, Liu Y, et al. Multiomics reveal pivotal roles of sodium translocation and compartmentation in regulating salinity resistance in allotetraploid rapeseed[J]. J Exp Bot, 2021, 72(15): 5687-5708. DOI: 10.1093/jxb/erab215.

[32] Yue C P, Han L, Sun S S, et al. Genome-wide identification of the cation/proton antiporter (CPA) gene family and functional characterization of the key member BnaA05.NHX2 in allotetraploid rapeseed[J]. Gene, 2024, 894: 148025. DOI: 10.1016/j.gene.2023.148025.

[33] Dai Q L, Zhang L L, Jiang S J, et al. Improved salt tolerance in *Brassica napus* L. overexpressing a synthetic *Deinococcus* stress-resistant module DICW[J]. Int J Mol Sci, 2025, 26(6): 2500. DOI: 10.3390/ijms26062500.

[34] 黄若兰, 李帅, 蔡兆琴, 等. LEA蛋白在逆境胁迫下的研究进展[J]. 作物杂志, 2025(4): 1-8. DOI: 10.16035/j.issn.1001-7283.2025.04.001.

[35] Liang Y, Xiong Z Y, Zheng J X, et al. Genome-wide identification, structural analysis and new insights into late embryogenesis abundant (LEA) gene family formation pattern in *Brassica napus*[J]. Sci Rep, 2016, 6: 24265. DOI:10.1038/srep24265.

[36] Raza A, Su W, Gao A, et al. Catalase (CAT) gene family in rapeseed (*Brassica napus* L.): genome-wide analysis, identification, and expression pattern in response to multiple hormones and abiotic stress conditions[J]. Int J Mol Sci, 2021, 22(8): 4281. DOI: 10.3390/ijms22084281.

[37] Zou Z W, Liu F, Huang S L, et al. BnTX1 - *BnNCED3* interaction contributes to the ABA biosynthesis response in the *Brassica napus* - *Leptosphaeria maculans* pathosystem[J]. Plant Pathol, 2024, 73(7): 1859-1873. DOI: 10.1111/ppa.13926.

[38] 王翠平, 华学军, 林彬, 等. 甘蓝型油菜脯氨酸合成相关同源基因的进化和差异表达分析[J]. 作物学报, 2017, 43(10): 1480-1488. DOI:10.3724/SP.J.1006.2017.01480.

[39] 张天宇, 王越, 刘影, 等. 油菜脯氨酸代谢基因家族的生物信息学分析与核心成员鉴定[J]. 作物学报, 2022, 48(8): 1977-1995. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2022.14131.

(责任编辑:郭学兰)