

绿豆耐盐性研究进展

时会影, 范保杰, 刘长友, 王彦, 王 坤, 张志肖, 苏秋竹, 沈颖超, 田 静
(河北省农林科学院粮油作物研究所 / 河北省遗传育种实验室, 石家庄 050035)

摘要: 绿豆 [*Vigna radiata* (Linn.) Wilczek] 是我国重要的杂粮作物之一, 具有生育期短、适应环境能力强等优良特性。开展绿豆耐盐胁迫研究, 筛选耐盐种质资源, 培育耐盐品种, 对于盐渍化土地利用具有重要的实践意义。本文主要从绿豆耐盐鉴定方法和评价指标、耐盐种质资源筛选与鉴定、耐盐性相关基因挖掘以及提高耐盐性的途径等几个方面, 综述了国内外最新相关研究进展, 同时指出绿豆耐盐性研究中存在的问题, 提出“建立绿豆耐盐性鉴定评价技术标准, 强化绿豆种质的收集与耐盐性鉴定评价, 加强绿豆耐盐基因资源的挖掘和利用, 加强绿豆耐盐新品种培育”是未来重点研究方向, 为今后开展绿豆耐盐性研究、高效培育耐盐性强、综合性状优良的绿豆品种提供理论参考。

关键词: 绿豆; 盐胁迫; 种质资源; 耐盐基因

Research Progress of Salt Tolerance in Mungbean (*Vigna radiata* L.)

SHI Hui-ying, FAN Bao-jie, LIU Chang-you, WANG Yan, WANG Shen, ZHANG Zhi-xiao,
SU Qiu-zhu, SHEN Ying-chao, TIAN Jing

(Institute of Cereal and Oil Crops, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences/Hebei
Laboratory of Crop Genetic and Breeding, Shijiazhuang 050035)

Abstract: Mungbean [*Vigna radiata* (Linn.) Wilczek] is one of the most important grain crops in china, which has a short life cycle and strong adaptability to the environment . Salt stress has become one of the main environmental factors that result in the stunted growth and yield losses in mungbean. Understanding of the tolerance mechanism under salt stress conditions and screening and breeding for salt-tolerant mungbean cultivars would become of interest to increase the use ratio of saline-alkali land. This review summaries the research progress of the identification methods and evaluation indexes of mungbean salt tolerance, the identification and screening of salt-tolerant germplasm, the discovery of salt-tolerant genes, and the strategies to improve salt tolerance. Moreover, we pointed out the problems existing in the study of salt tolerance in mungbean, and proposed that “establishing technical standards for the identification and evaluation of salt tolerance in mungbean, strengthening the collection, identification and evaluation of mungbean germplasm resources, strengthening the excavation and utilization of salt-tolerance genes, and strengthening the breeding of salt-tolerant new varieties ” are the most important directions in the future research , which aims to provide a reference for future research and breeding highly salt-tolerant mungbean varieties with elite agronomic traits.

Key words: mungbean; salinity stress; germplasm resources; salt-tolerant gene

收稿日期: 2022-04-11 修回日期: 2022-05-04 网络出版日期: 2022-07-05

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220411002>

第一作者研究方向为食用豆遗传育种, E-mail: 1561669595@qq.com

通信作者: 田静, 研究方向为食用豆遗传育种, E-mail: nkytianjing@163.com

基金项目: 国家食用豆产业技术体系 (CARS-08-G03); 河北省杂粮杂豆种业科技创新团队 (21326305D); 河北省现代产业技术体系杂粮杂豆创新团队 (HBCT2018070203); 河北省农林科学院科技创新专项 (2022KJCXXZ-LYS-17)

Foundation projects: China Agriculture Research System of MOF and MARA (CARS-08-G03); Hebei Seed Science and Technology Innovation Team of Coarse Cereals and Food Legumes (21326305D); Hebei Agriculture Research System-Innovation Team of Coarse Cereals and Food Legume (HBCT2018070203); Innovation Special Project of Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences (2022KJCXXZ-LYS-17)

盐胁迫是限制作物生长的主要非生物胁迫之一,目前全球有100多个国家超过8亿 hm^2 土地存在土壤盐渍化问题^[1]。土壤盐渍化面积以每年10%的速度增长,预计到2050年50%以上的耕地将面临盐渍化^[2]。土壤盐渍化严重影响作物生长发育,导致产量和品质下降。我国盐渍地分布范围广、面积大、类型复杂,总面积约9913万 hm^2 ,占世界盐渍地总面积的1/10,主要发生在干旱、半干旱和半湿润地区。绿豆(*Vigna radiata* L.)是我国重要的杂粮作物,具有耐贫瘠、抗旱、适应环境能力强等优良特性,种植发展潜力大,是盐碱地改良和边际土地利用的优良作物之一。本文从绿豆耐盐鉴定方法和评价指标、耐盐种质资源筛选、耐盐基因挖掘以及提高耐盐性的途径等方面综述了绿豆耐盐碱性研究进展,旨在为今后绿豆耐盐碱研究和新品种选育提供参考。

1 绿豆耐盐鉴定方法的研究

建立准确、高效的绿豆耐盐鉴定体系是选育耐盐品种的关键。绿豆不同生长阶段对盐耐受性不同,鉴定方法也有差异,根据生长阶段可分为萌发期和苗期鉴定方法。盐胁迫下种子能否萌发是植物生长的前提^[3],种子萌发期是对盐胁迫比较敏感的时期,直接影响植株后期的生长发育和形态建成过程。萌发期耐盐鉴定主要使用培养皿在光照培养箱中进行,通过在培养皿中添加不同浓度盐碱溶液,隔天用移液枪更换相应浓度盐溶液进行胁迫处理^[4-7]。萌发期盐胁迫可以在短时间内对大量种质资源进行鉴定,具有效率高、周期短的特点,因此大多数研究主要集中于萌发期^[4-7]。苗期耐盐鉴定方法主要有田间栽培法、营养液水培法、基质栽培法、组织培养法^[8]。目前绿豆苗期耐盐鉴定主要通过对接培养基浇灌不同浓度盐溶液模拟盐碱条件,根据植株盐害症状和受害程度,鉴定不同种质耐盐性的强弱^[9-10]。

不同研究者使用不同种类的盐溶液进行耐盐性鉴定,按照所用物质可以分为单一盐碱胁迫和混合盐碱胁迫。多数研究者使用单一盐溶液(如 NaCl 、 Na_2SO_4 、 Na_2CO_3),尤其是中性盐 NaCl 作为盐碱胁迫,例如,樊瑞莘等^[11]、刘永惠等^[12]、孟庆俊等^[13]发现单一 NaCl 溶液处理绿豆种子,低浓度起促进作用,高浓度则相反。王乐政等^[14]通过比较6种不同浓度 NaCl 溶液对绿豆萌发的影响,表明1.2% NaCl 浓度胁迫能较好反映萌发期的耐盐差异。刘顺平^[15]研究也得到类似结论,即绿豆种子萌发能

耐受的 NaCl 浓度为200 mmol/L 以下。Le等^[16]研究得出与 Na^+ 相比, NaCl 和 Cl^- 对绿豆生长发育影响更大。研究发现绿豆对不同种类盐胁迫的耐受能力不同, NaCl 为400 mmol/L , Na_2SO_4 为200 mmol/L , Na_2CO_3 为75 mmol/L ,且碱性盐胁迫对绿豆种子萌发和幼苗生长的伤害比中性盐胁迫的伤害大^[17-18]。此外,也有研究者选用混合盐碱胁迫进行耐盐鉴定,如于崧等^[4]利用 NaHCO_3 与 Na_2CO_3 的摩尔比为9:1的50 mmol/L 混合盐碱溶液模拟盐碱环境,对不同基因型绿豆萌发期的耐盐性进行分析。另外,殷丽华等^[19]在100 mmol/L 盐离子浓度的混合盐碱胁迫下进行绿豆萌发期耐盐鉴定试验。通过以上分析可以看出,绿豆对不同种类盐分胁迫响应不同,且与单一盐溶液胁迫下确定的盐最适浓度范围相比,混合盐碱胁迫所用的浓度一般较低。

绿豆耐盐性评价常用的数据分析方法主要有胁迫差数、胁迫系数、聚类分析法、主成分分析法、隶属函数值法等^[4,9,20-21]。其中,主成分分析将多个评价指标转换为几个代表性强的指标,明显降低了各个指标的重叠以及数据的冗余性,并根据综合指标全面评价品种的耐盐性;隶属函数分析以主成分分析的综合指标为基础,将各个指标的测定值转换为隶属函数,可以有效弥补单一指标的局限性^[9]。由此可见,隶属函数值法和主成分分析法是可靠、有效的综合评价方法,大豆^[22]、玉米^[23]、小麦^[24]均用此方法做过耐盐性评价。

2 绿豆耐盐性评价指标

耐盐性鉴定的关键是选择合适的评价指标,而评价指标的选择和耐盐鉴定时期有关。不同植物的耐盐性评价一般选用不同的形态或生理生化指标,同一作物不同时期的评价指标也有差异^[4]。

2.1 萌发期耐盐性评价指标

萌发期耐盐性主要从萌动前期和萌动后期进行评价,萌动前期主要通过评价发芽势、发芽率、活力指数、发芽指数、相对盐害率等指标,而萌动后期一般通过测定一些与生长发育有关的形态指标(如胚根长、胚芽长、胚根鲜重、胚芽鲜重等)来评价种子的耐盐能力^[5,25]。研究表明,随着盐浓度的增加,绿豆发芽率、发芽势和相对发芽率显著降低,相对盐害率随盐浓度的升高而加大,这些指标可用于鉴定不同种质的耐盐性^[5-7]。此外,活力指数、胚根鲜重、胚根干重、根冠比作为绿豆耐盐性鉴定指标也被大量学者引用^[4-6]。

2.2 幼苗耐盐性评价指标

2.2.1 形态学指标 盐胁迫影响各种生理和代谢过程,并与胁迫的严重程度及其持续时间有关^[26]。盐胁迫通过降低种子发芽率、根和芽长度、幼苗活力等,最终降低植物产量^[27-28]。而植物通过使其形态、生理系统适应环境变化来应对不同逆境,以确保其在变化的条件下得以生存^[29]。盐胁迫对绿豆最明显的伤害就是抑制生长,主要体现在植物外部形态和生长量的差异上,可以通过株高、根长、根冠比、根体积、地上部和地下部鲜重以及干重等生长量的变化衡量植物耐盐能力^[30-31]。例如,袁典等^[6]对根冠比、胚芽和胚根的长度、鲜重、干重等进行分析,研究了 28 个绿豆品种的萌发特性。根据植株受害程度及盐害症状^[32]将绿豆耐盐性划分为 5 个等级(表 1)。

表 1 绿豆耐盐性分级标准

Table 1 The grade standard of salt tolerance in mungbean

等级	耐盐性	植株表型特征
Grade	Salt tolerance	Plant symptom
1	高耐盐	生长基本正常,没有出现盐害症状
3	耐盐	生长基本正常,少数叶片出现青枯或卷缩
5	中耐盐	大部分叶片出现青枯或卷缩,少部分植株死亡
7	敏感	生长严重受阻,大部分植株死亡
9	高敏感	严重受害,植株几乎全部死亡或接近死亡

2.2.2 生理生化指标 盐胁迫除了对植物生长产生影响外,还会破坏细胞膜结构,导致大量活性氧产生,形成离子危害、渗透胁迫、氧化胁迫、高 pH 胁迫等,影响植物的正常生长^[33-34]。因此研究植物耐盐性除了调查形态学指标外,还要分析测定光合色素含量、叶片相对含水量、脯氨酸含量、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、丙二醛含量以及相关保护酶活性等相关生理生化指标^[35](表 2)。这些生理生化指标的筛选为缺乏合适耐盐标记的绿豆选择耐逆基因型提供了基本平台^[36]。

目前大多数研究者主要对盐胁迫下绿豆的形态指标进行分析,而对生理生化指标研究相对较少,无法全面准确筛选耐盐品种。因此,亟需扩大筛选指标范围,明确具有广泛应用性的主要鉴定指标,还需加强盐胁迫对绿豆生理生化影响的机制研究,为绿豆耐盐鉴定评价提供支持。

表 2 绿豆耐盐性评价指标

Table 2 The evaluation index of salt tolerance in mungbean

指标类型	指标	参考文献
Index type	Index	References
形态学指标	发芽率、发芽势、发芽指数	[4-7, 14-15, 37-38]
Morphological	下胚轴长	[37-38]
index	根长、芽长、根重、芽重	[4-6, 37-39]
	活力指数、根冠比	[4-6, 37]
	地上部鲜重、地下部鲜重	[6, 9, 37]
	根表面积、根体积	[9]
生理生化指标	叶绿素	[40-41]
Physiological	丙二醛、脯氨酸	[39-42]
and biochemical	可溶性糖	[40]
index	相对电导率	[4-6, 40]
	抗氧化酶活性	[41-42]

3 绿豆耐盐种质资源筛选与鉴定

植物耐盐性受多种因素影响,耐盐能力是多种代谢的综合表现^[43],近年来,人们一直尝试通过各种手段培育耐盐作物。我国绿豆种质资源丰富,鉴定编目的绿豆种质资源约 5072 份,但创新的耐盐种质极少^[37,44]。由于盐胁迫的复杂性并且缺乏合适的技术导入理想的抗性基因,在开发耐盐绿豆品种方面进展缓慢。近年来,国内外研究者先后筛选到一些绿豆耐盐和盐敏感种质^[4-5, 9-10, 37, 39-40, 42, 45-50](表 3)。其中,胡亮亮等^[9]对 346 份国内外绿豆种质资源进行苗期耐盐性研究,测定了株高、鲜重、干重、根长等形态指标,筛选出苗期耐盐种质 10 份。孙振雷等^[10]研究得出鹦哥绿抗盐性优于大明绿。徐宁等^[37]利用混合碱胁迫,通过隶属函数值法综合评价,将 34 份绿豆种质资源划分为 4 类,并筛选到 9 份芽期耐碱种质。Schrawat 等^[39]分析得出 ET-528960、TCR86、PLM380、PLM562、PLM891、IC615、WGG37 为耐盐种质。何瑞超^[40]研究了 19 份绿豆种质资源的 30 个形态学性状以及萌发期耐盐性,发现广育密荚 9760、鑫绿 1 号、厚绿 1 号和大明绿豆具有较高的耐盐性,小明绿豆与东北绿豆属于盐敏感种质。Rohman 等^[42]通过比较 13 种不同基因型绿豆的形态和生理生化指标,筛选到 3 份耐盐种质。焦广音等^[44]从 1199 份绿豆种质资源中获得 180 份芽期和 16 份苗期耐盐种质。Alharby 等^[45]通过对 3 个干旱和半干旱基因型绿豆外源施加 NaCl,认为干旱基因型绿豆(AEM-96、NCM-1、CM-6)对盐胁迫耐受性更强。通过分析绿豆品种

Pusa vishal 和 Pusa ratn 在春季和夏季播种受盐胁迫的影响,发现夏播绿豆比春播受盐胁迫影响更为严重,且品种 Pusa vishal 的耐盐性更强^[46]。通过比较 30 个不同基因型绿豆的形态与生理生化指标,于崧等^[4,47]鉴定出 5 个芽期和 4 个苗期高度耐盐碱品种。袁典等^[48]通过分析 5 个绿豆品种芽期耐盐性强弱,发现 1015-38 耐盐性最好,潍绿 52500 耐盐性

最差。Ahmed^[49]对 5 个绿豆品种进行 3 个生长阶段(营养生长期、开花期、种子灌浆期)的耐盐性试验,结果显示 NM-92 受盐胁迫影响较小,具有一定的抗盐能力。Manasa 等^[50]分别用 150 mmol/L 和 300 mmol/L NaCl 胁迫检测绿豆幼苗和全株水平的耐盐性,鉴定出 EC693357、58、66、71 和 ML1299 为耐盐种质。

表 3 绿豆耐盐品种筛选评价

Table 3 The screening and evaluation of salt-tolerant varieties in mungbean

时期 Period	处理条件 Treatment	品种 Varieties	评价结果 Evaluation	参考文献 Reference
芽期 Germination period	25、50、75、100 mmol/L 混合盐碱(NaHCO ₃ 和 Na ₂ CO ₃ 的摩尔比9:1)	中绿9号、吉绿6号、吉绿5号、吉绿7号、绿丰 2号 公绿1号、中绿6号、洮绿3号、榆林绿豆、绿丰 3号、绿丰5号、冀绿7号	耐盐 盐敏感	[4]
芽期 Germination period	20、40、60、80 mmol/L Na ₂ CO ₃	HN1023-7-2 辽绿 PB-02	耐盐 盐敏感	[5]
芽期 Germination period	NaHCO ₃ :Na ₂ CO ₃ (摩 尔比)为9:1	白绿11号、河南黑绿豆、吉9346、吉绿6号、吉绿 9号、LD063、白绿6号、冀绿7号、清水河绿豆 潍绿7号	耐碱 碱敏感	[37]
芽期 Germination period		ET-528960、TCR86、PLM380、PLM562、 PLM891、IC615、WGG37 IC2056、IC10492、PLM32、K851、BB92R	耐盐 盐敏感	[39]
芽期 Germination period	1% NaCl 溶液	广育密荚 9760、鑫绿 1 号、厚绿 1 号、大明绿豆 小明绿豆、东北绿豆	耐盐 盐敏感	[40]
芽期 Germination period	0、50、80、120 mmol/L NaCl	BD-10588、BD-6894、IR-01 BD-6887、BD-10741	耐盐 盐敏感	[42]
芽期 Germination period	0-250 mmol/L NaCl	AEM-96、NCM-1、CM-6 NFM-92、NM93、NFM-6	耐盐 盐敏感	[45]
芽期 Germination period	100、140、170、210、240 mmol/L NaCl	1015-38 潍绿 52500	耐盐 盐敏感	[48]
苗期 Seedling period	150 mmol/L NaCl	C04125、C06130、C06393、C06299、C06303、 C06342、C03279、C03609、C01752、C06270 C06206、C02077、C05935、C06242、C05930、 C05929、C06231、C06300、C06221、C06289	耐盐 盐敏感	[9]
苗期 Seedling period	0、0.2%、0.4%、0.6%、 0.8% Na ₂ CO ₃	鹦哥绿 大明绿	耐盐 盐敏感	[10]
苗期 Seedling period	50、75 mmol/L NaCl	Pusa vishal Pusa ratn	耐盐 盐敏感	[46]
苗期 Seedling period	0.6% NaHCO ₃	中绿9号、绿丰2号、吉绿9号、洮绿3号 洮绿5号、中绿1号、明绿豆	耐盐 盐敏感	[47]
苗期 Seedling period	4、8、12 dS/m EC	NM-92 245/7、241/11、NM-51、6601	耐盐 盐敏感	[49]
苗期 Seedling period	150、300 mmol/L NaCl	EC693357、58、66、71、ML1299	耐盐	[50]

4 绿豆耐盐性相关基因的挖掘

植物耐盐性是受多基因控制的数量性状^[51]。近年来,已经鉴定出大量参与盐胁迫响应的基因,如大豆 *GmPAOI*^[52]、*GmTGL*^[53], 谷子 *SiPHGPX*、*SiLEA14*^[54], 马铃薯 *StDREB2*、*StDWF4*^[55], 玉米 *ZmNSA1*、*ZmHKT1*、*ZmHAK4*^[56], 水稻 *OsRAB1*、*OsAKT1*、*OsTPC1* 等^[57], 绿豆中耐盐胁迫也有相关研究报道^[42, 51, 58-59]。例如, Sehrawat 等^[39]开发了一些与耐盐性相关的分子标记,可用于识别 QTL 位点或重要候选基因。Breria 等^[60]通过基因分型测序获得了 5288 个 SNP 标记,可用于挖掘与绿豆耐盐胁迫相关的基因,并在 7 号和 9 号染色体上鉴定了相关的 SNP,其中 *Vradi07g01630* 和 *Vradi09g09510* 编码的蛋白质可能具有耐盐胁迫相关的功能。另有许多绿豆基因参与耐盐胁迫应答,如 *VrUBC1* 基因编码 E2 泛素结合酶,通过调节 ABA 相关基因,并且可能通过与新型 RING E3 连接酶互作,增强植物渗透胁迫耐受性^[61]。*VrDREB2A* 基因可以增强拟南芥对于干旱和高盐胁迫的耐受性^[62]。*VrNHX1* 编码液泡 Na^+/H^+ 转运蛋白,在拟南芥中异位表达 *VrNHX1* 增强了拟南芥的耐盐性^[63]。已有研究表明 *DIR* 基因在抵御生物和非生物胁迫方面发挥作用^[64-65]。绿豆中有 37 个 *VrDIR* 基因,这些基因在不同组织中表现出不同的表达模式,并响应盐和干旱胁迫^[66]。另有 *VrHSF* 基因可能与提高绿豆非生物胁迫耐受性有关^[67]。朱雪天等^[68]和张文慧等^[69]分别通过绿豆 *SOD* 和 *DOF* 基因的生物学分析及盐胁迫下的表达分析,发现绿豆 *SOD* 和 *DOF* 蛋白均可以响应盐胁迫。以上这些研究结果只确定一些绿豆基因参与盐胁迫响应过程,但是更深入的调控网络和调控通路等分子机制仍不清楚,需要对基因功能进行进一步解析获悉。

5 提高绿豆耐盐性的途径

5.1 施用外源物质

施用外源物质可以改变植物体内基因表达水平,影响植物的生理代谢过程,从而缓解盐胁迫对植物造成的伤害^[70-71]。研究表明在绿豆幼苗生长期添加盐藻 DNA 或叶面施用硫脲,可以有效减少盐胁迫对绿豆的不利影响,提高植株的耐盐性^[72-73]。张圣也等^[74]发现土壤中添加生物炭不仅可以促进绿豆的生长,还能缓解盐胁迫对植株的伤害。Saha 等^[26]发现用亚致死剂量 (50 mmol/L) 的 NaCl 预

处理可以提高绿豆幼苗对盐的耐受性。此外,外源激素对提高植物耐盐性有一定的作用,低浓度的 6-苄氨基腺嘌呤、赤霉素、精胺或适当浓度的水杨酸浸种均能缓解盐胁迫对绿豆幼苗的伤害,提高耐盐性^[38, 41, 75-76]。

5.2 培育耐盐品种

绿豆的耐盐能力因品种而异,目前我国已考察收集绿豆种质资源 6000 余份,精准鉴定种质在各时期的耐盐性,充分筛选并利用耐盐种质,通过多种手段培育耐盐性较强的品种无疑是提高绿豆耐盐性的根本途径。随着生物技术的迅速发展,培育耐盐碱植物品种已经从杂交育种、诱变育种等常规方法上升至分子水平^[77]。利用转基因技术将耐盐基因导入到植物体内提高植物的耐盐性已成为现实。因此,加强绿豆耐盐性种质资源的鉴定、筛选与充分利用、开发与耐盐性基因紧密连锁的分子标记、建立并完善绿豆转基因技术是加快耐盐绿豆品种培育的有效途径。

5.3 其他途径

植物根际促生菌 (PGPR, plant growth promoting rhizobacteria) 是一类促进植物生长的有益菌,在植物生长和抵御逆境胁迫中有重要作用。经过耐盐碱菌株 DQSA1 处理后,增加了绿豆可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量,通过渗透物质的增加从而提高绿豆耐盐能力^[78]。王艳宇等^[79]研究表明在盐碱条件下,耐盐碱促生菌能够促进绿豆根系发育,缓解盐碱胁迫对绿豆的不利影响。

6 问题与展望

面对我国盐碱地不断扩大的严峻形势,结合习近平总书记强调的“开展盐碱地综合利用对保障国家粮食安全、端牢中国饭碗具有重要战略意义”。开展绿豆耐盐性研究,发挥绿豆生育期短、适应环境能力强等优良特性,对充分利用我国盐碱地和边际土地具有重要作用。目前,针对绿豆耐盐性研究中鉴定评价技术标准不完善、可供利用的抗性种质缺乏、尚未建立完善的分子标记辅助耐盐性选择育种体系以及耐盐性强、综合性状优良的新品种缺乏等问题,未来的绿豆耐盐性研究重点在以下方面。

6.1 建立绿豆耐盐性鉴定评价技术标准

绿豆种质资源丰富,但耐盐品种十分稀少,不利于育种工作的开展。目前绿豆耐盐性鉴定评价主要集中在萌发期和苗期,利用形态指标和(或)生理生

化指标进行统计、分析和评价。但是产量性状是最终体现,仅用萌发期和苗期指标具有一定的局限性,且存在材料数较少、耐盐性鉴定指标单一、缺乏实际盐碱地生产环境下的精准鉴定方法等问题。因此,应当加强绿豆整个生育期的耐盐性鉴定方法和评价指标的研究,综合鉴定评价绿豆种质资源的形态特征、生长发育、产量性状、生理生化等指标,并建立鉴定与评价技术标准,为选育耐盐品种提供理论和技术支撑。

6.2 强化绿豆种质的收集与耐盐性鉴定评价

种质资源的深入研究是育种利用的基础,纵观当前绿豆新品种选育现状,种质资源的利用率还很低,育种亲本只限于部分优良种质。随着工业化进程加快,部分绿豆地方资源和野生资源已灭绝或濒临灭绝。因此,亟需加强保护性收集、鉴定筛选与创新利用,挖掘潜在的优异种质资源,特别是野生资源。此外,全世界收集和保存的绿豆种质资源有3万余份,需加强国外种质资源的引种,通过鉴定评价直接或间接作为杂交亲本利用。通过对现有和新收集引进的绿豆种质资源进行综合鉴定评价,筛选耐盐碱能力强的绿豆种质,为绿豆耐盐育种提供丰富的种质资源。

6.3 加强绿豆耐盐基因资源的挖掘和利用

优异基因资源是绿豆耐盐遗传改良的基础。随着分子标记技术的迅速发展,绿豆的全基因组测序工作已经完成^[80]。但绿豆遗传图谱的标记密度远远不够,标记辅助选择育种体系还有待完善。因此,应当加强绿豆耐盐碱遗传规律、等位基因挖掘、功能基因解析等工作,特别是基于关联分析、连锁分析、比较遗传学等方法的绿豆优异耐盐新基因的发掘和利用。还需加强耐盐机理的研究,全面解析绿豆耐盐机制。此外,加强基因工程技术在绿豆耐盐胁迫育种的应用,利用转基因技术、基因编辑技术等进行优异基因资源的聚合、改造,有效提高种质资源中优异基因的利用价值。

6.4 加快耐盐新品种的培育

绿豆基因组测序工作的完成以及体外转化体系的逐步成熟为快速挖掘和创制耐盐绿豆新品种提供了平台。我国绿豆耐盐性品种培育应在传统育种手段的基础上,创新育种方法,创建高效育种技术体系。一方面可以通过耐盐种质筛选鉴定、人工杂交、回交及分子标记辅助选择等手段,将耐盐基因聚合并转入综合性状优良的绿豆品种,创制优异耐盐性强的新种质。另一方面可以构建定位群体,通

过图位克隆方法分离目的基因,利用基因编辑技术和转基因技术验证耐盐相关基因的功能,同时通过对目的耐盐基因的精准编辑来快速培育耐盐绿豆新品种。

参考文献

- [1] Food and Agricultural Organization of the United Nations and Earthscan. The state of the world's land and water resources for food and agriculture: Managing systems at risk. (2013-06-17) [2022-04-11]. <http://www.fao.org/3/a-i1688e.pdf>
- [2] Shrivastava P, Kumar R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2015, 22 (2): 123-131
- [3] 杨少辉,季静,王罡. 盐胁迫对植物的影响及植物的抗盐机理. *世界科技研究与发展*, 2006, 28 (4): 70-76
Yang S H, Ji J, Wang G. Effects of salt stress on plants and the mechanism of salt tolerance. *World Sci-Technology R&D*, 2006, 28 (4): 70-76
- [4] 于崧,郭潇潇,梁海芸,付鸾鸿,史京京,张翼飞,闯磊. 不同基因型绿豆萌发期耐盐碱性分析及其鉴定指标的筛选. *植物生理学报*, 2017, 53 (9): 1629-1639
Yu S, Guo X X, Liang H Y, Fu L H, Shi J J, Zhang Y F, Chuang L. Analysis of saline-alkaline tolerance and determination of saline-alkaline tolerance evaluation indicators in germination stage of different mung bean genotypes. *Plant Physiology Journal*, 2017, 53 (9): 1629-1639
- [5] 袁典,方兴宇,贾逸清,吴文超,刘宏权,韩会玲. Na₂CO₃ 胁迫对绿豆种子萌发的影响. *安徽农业科学*, 2021, 49 (20): 32-35
Yuan D, Fang X Y, Jia Y Q, Wu W C, Liu H Q, Han H L. Effects of Na₂CO₃ stress on seed germination of mung beans. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2021, 49 (20): 32-35
- [6] 袁典,刘宏权,韩会玲,高惠嫣,任敬君,王政达. 不同品种绿豆萌发期耐盐性分析. *分子植物育种*, 2021, URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20210818.1852.007.html>
Yuan D, Liu H Q, Han H L, Gao H Y, Ren J J, Wang Z D. Analysis on salt tolerance of different varieties of mung bean in the germination period. *Molecular Plant Breeding*, 2021, URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20210818.1852.007.html>
- [7] 殷丽丽,陈晓亮,陈璐璐,房雅容,曹家绮,周凤,李凤,李朕. NaCl、Na₂SO₄ 和 Na₂CO₃ 对绿豆种子萌发的影响. *作物杂志*, 2019, 3: 192-196
Yin L L, Chen X L, Chen L L, Fang Y R, Cao J Q, Zhou F, Li F, Li Z. Effects of NaCl, Na₂SO₄ and Na₂CO₃ stress on seed germination of mung beans. *Crops*, 2019, 3: 192-196
- [8] 潘俏. 黄瓜耐盐突变体的筛选与鉴定. 南京: 南京农业大学, 2017
Pan Q. Screening and identification of salt tolerant mutants of cucumber. Nanjing: Nanjing Agriculture University, 2017
- [9] 胡亮亮,王素华,王丽侠,程须珍,陈红霖. 绿豆种质资源苗期耐盐性鉴定及耐盐种质筛选. *作物学报*, 2022, 48 (2): 367-379
Hu L L, Wang S H, Wang L X, Cheng X Z, Chen H L. Identification of salt tolerance and screening of salt tolerant

- germplasm of mungbean (*Vigna radiata* L.) at seedling stage. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(2): 367-379
- [10] 孙振雷, 刘鹏, 叶柏军, 刘海学, 张卫国, 朱卫岗. 绿豆种子萌发期和苗期抗盐性的研究. *内蒙古民族大学学报*, 2001, 16(1): 31-38
Sun Z L, Liu P, Ye B J, Liu H X, Zhang W G, Zhu W G. Study on germination of mung bean seeds and salt resistance in seedling stage. *Journal of Inner Mongolian University for Nationalities*, 2001, 16(1): 31-38
- [11] 樊瑞苹, 周琴, 周波, 江海东. 盐胁迫对高羊茅生长及抗氧化系统的影响. *草业学报*, 2012, 21(1): 112-117
Fan R P, Zhou Q, Zhou B, Jiang H D. Effects of salt stress on growth and antioxidant system of *Festuca arundinacea*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(1): 112-117
- [12] 刘永惠, 沈一, 陈志德, 王州飞, 颜伟. 不同花生品种(系)萌发期耐盐性的鉴定与评价. *中国油料作物学报*, 2012, 34(2): 168-173
Liu Y H, Shen Y, Chen Z D, Wang Z F, Yan W. Identification of salt tolerance in peanut varieties/lines at the germination stage. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2012, 34(2): 168-173
- [13] 孟庆俊, 冯启言, 周东来, 裴东升. 盐碱对绿豆和油菜种子萌芽的胁迫效应. *安徽农业科学*, 2008, 36(2): 430, 587
Meng Q J, Feng Q Y, Zhou D L, Pei D S. Stress effect of saline alkaline on the germination of mung bean and rape seeds. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2008, 36(2): 430, 587
- [14] 王乐政, 高凤菊, 华方静, 曹鹏鹏. 不同绿豆品种萌发期耐盐性研究. *山东农业科学*, 2015, 47(9): 31-35
Wang L Z, Gao F J, Hua F J, Cao P P. Study on salt tolerance of different mung bean varieties at germination stage. *Shandong Agricultural Sciences*, 2015, 47(9): 31-35
- [15] 刘顺平. 不同浓度 NaCl 处理对绿豆种子萌发的影响. *现代农业科技*, 2016, 20: 12-15
Liu S P. Effect of different NaCl concentration on seed germination of *Vigna radiata* L.. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2016, 20: 12-15
- [16] Le L T T, Kotula L, Siddique K H M, Colmer T D. Na⁺ and/or Cl⁻ toxicities determine salt sensitivity in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), mungbean (*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek), cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), and common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22: 1909
- [17] 张秀玲. 盐胁迫对绿豆种子萌发的影响. *北方园艺*, 2008, 4: 52-53
Zhang X L. Effects of salt stress on seeds germination of *Vigna radiata*. *Northern Horticulture*, 2008, 4: 52-53
- [18] 王丽艳, 杨帆, 李睿瑞, 渠凤甜, 李佳欣, 唐金敏, 荆瑞勇, 郭永霞. 不同种类盐胁迫对绿豆种子萌发及幼苗生长的影响. *黑龙江八一农垦大学学报*, 2018, 30(5): 20-26
Wang L Y, Yang F, Li R R, Qu F T, Li J X, Tang J M, Jing R Y, Guo Y X. Effect of different salt stress on germination and seedling growth of mung bean seed. *Journal of Heilongjiang Bayi Agricultural University*, 2018, 30(5): 20-26
- [19] 殷丽华, 徐鹏, 柯希望, 王志辉, 张盼盼, 宋大巍, 刁静静, 郑殿峰, 左豫虎. 混合盐碱胁迫对绿豆种子萌发与幼苗生长发育的影响. *黑龙江八一农垦大学学报*, 2015, 27(5): 40-43
Yin L H, Xu P, Ke X W, Wang Z H, Zhang P P, Song D W, Diao J J, Zheng D F, Zuo Y H. Effects of complex salt-alkali stresses on seed germination and seedling growth of mung bean. *Journal of Heilongjiang Bayi Agricultural University*, 2015, 27(5): 40-43
- [20] Ali M, Afzal S, Parveen A, Kamran M, Javed M R, Abbasi G H, Malik Z, Riaz M, Ahmad S, Chattha M S, Ali M, Ali Q, Uddin M Z, Rizwan M, Ali S. Silicon mediated improvement in the growth and ion homeostasis by decreasing Na⁺ uptake in maize (*Zea mays* L.) cultivars exposed to salinity stress. *Plant Physiology Biochemistry*, 2021, 158: 208-218
- [21] 马帅国, 田蓉蓉, 胡慧, 吕建东, 田蕾, 罗成科, 张银霞, 李培富. 粳稻种质资源苗期耐盐性综合评价与筛选. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(5): 1089-1101
Ma S G, Tian R R, Hu H, Lv J D, Tian L, Luo C K, Zhang Y X, Li P F. Comprehensive evaluation and selection of rice (*Oryza sativa japonica*) germplasm for saline tolerance at seeding stage. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(5): 1089-1101
- [22] 牛远, 杨修艳, 戴存凤, 王博文, 任高磊, 吴静磊, 王飞兵, 陈新红. 大豆芽期和苗期耐盐性评价指标筛选. *大豆科学*, 2018, 37(2): 215-223
Niu Y, Yang X Y, Dai C F, Wang B W, Ren G L, Wu J L, Wang F B, Chen X H. Related indices selection of soybean salt tolerance at germination and seedling stages. *Soybean Science*, 2018, 37(2): 215-223
- [23] 王秀华, 张寒, 潘香逾, 刘国锋, 赵岩. 玉米成株期耐盐性评价与耐盐资源筛选. *分子植物育种*, 2020, 18(2): 685-692
Wang X H, Zhang H, Pan X Y, Liu G F, Zhao Y. Evaluation of salt tolerance and selection of salt tolerant germplasm in maize at adult stage. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(2): 685-692
- [24] 马雅琴, 翁跃进. 引进春小麦种质耐盐性的鉴定评价. *作物学报*, 2005, 31(1): 58-64
Ma Y Q, Weng Y J. Evaluation for salt tolerance in spring wheat cultivars introduced from abroad. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(1): 58-64
- [25] 肖亮, 易自力, 段楚青, 蒋建雄. 水分胁迫对芒草种子萌发及幼苗生长的影响. *中国草地学报*, 2014, 36(3): 40-46
Xiao L, Yi Z L, Duan C Q, Jiang J X. Effect of PEG on seed germination and seedling growth of *Miscanthus sinensis*. *Chinese Journal of Grassland*, 2014, 36(3): 40-46
- [26] Saha P, Chatterjee P, Biswas A K. NaCl pretreatment alleviates salt stress by enhancement of antioxidant defense and osmolyte accumulation in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek). *Indian Journal of Experimental Biology*, 2010, 48: 593-600
- [27] Misra N, Dwivedi U N. Genotypic difference in salinity tolerance of green gram cultivars. *Plant Science*, 2004, 166: 1135-1142
- [28] Xu W Y, Liu T, Zhang H Y, Zhu H. Mungbean *DIRIGENT* gene subfamilies and their expression profiles under salt and drought stresses. *Frontiers in Genetics*, 2021, 12: 658148
- [29] Shelke D B, Pandey M, Nikalje G C, Zaware B N, Suprasanna P, Nikam T D. Salt responsive physiological, photosynthetic and biochemical attributes at early seedling stage for screening soybean genotypes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 118: 519-528

- [30] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 651-681
- [31] Rozema J, Flowers T. Ecology: Crops for a salinized world. Science, 2008, 322: 1478-1480
- [32] 程须珍, 王素华, 王丽侠. 绿豆种质资源描述规范和数据. 北京: 中国农业出版社, 2006: 48-58
Cheng X Z, Wang S H, Wang L X. Descriptors and data standard for mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek]. Beijing: China Agricultural Press, 2006: 48-58
- [33] Rohman M M, Islam M R, Naznin T, Omy S H, Begum S, Alam S S, Amiruzzaman M, Hasanuzzaman M. Maize production under salinity and drought conditions: Oxidative stress regulation by antioxidant defense and glyoxalase systems. Plant Abiotic Stress Tolerance, 2019, DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-06118-0_1
- [34] 魏嘉, 蔡勤安, 李源, 尚丽霞, 卜显锋, 于志晶, 马瑞. 植物对盐碱胁迫响应机制的研究进展. 山东农业科学, 2022, 54(4): 156-164
Wei J, Cai Q A, Li Y, Shang L X, Bu X F, Yu Z J, Ma R. Response mechanism of plants to salinity-alkalinity stress. Shandong Agricultural Sciences, 2022, 54(4): 156-164
- [35] 郭玉静, 马宗琪, 宋佳慧, 何晓彤, 于梦斐, 王颖. 绿豆盐胁迫响应机制研究进展. 山东农业科学, 2021, 53(1): 137-142
Guo Y J, Ma Z Q, Song J H, He X T, Yu M F, Wang Y. Research progress of response mechanism of mung bean to salt stress. Shandong Agricultural Sciences, 2021, 53(1): 137-142
- [36] James R A, Blake C, Byrt C S, Munns R. Major genes for Na⁺ exclusion, *Nax1* and *Nax2* (wheat *HKT1; 4* and *HKT1; 5*), decrease Na⁺ accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions. Journal of Experimental Botany, 2011, 62: 2939-2947
- [37] 徐宁, 陈冰嫻, 王明海, 包淑英, 王桂芳, 郭中校. 绿豆品种资源萌发期耐碱性鉴定. 作物学报, 2017, 43(1): 112-121
Xu N, Chen B R, Wang M H, Bao S Y, Wang G F, Guo Z X. Identification of alkali tolerance of mungbean germplasm resources during germination. Acta Agronomica Sinica, 2017, 43(1): 112-121
- [38] 范美华, 石戈, 马玉心, 黄国来, 俞军. NaCl 胁迫下 SA 浸种绿豆幼苗的生长及生理特征. 西北植物学报, 2009, 29(3): 528-534
Fan M H, Shi G, Ma Y X, Huang G L, Yu J. Effects of soaking with salicylic acid on the growth and physiological characteristics of mung bean seedling under salt stress. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(3): 528-534
- [39] Sehrawat N, Bhat K V, Kaga A, Tomooka N, Yadav M, Jaiwal P K. Development of new gene-specific markers associated with salt tolerance for mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek). Spanish Journal of Agricultural Research, 2014, 12: 732-741
- [40] 何瑞超. 绿豆遗传多样性研究及种子萌发期耐盐性评价. 内蒙古: 内蒙古农业大学, 2021
He R C. Study on genetic diversity of mung bean and evaluation of salt tolerance during seed germination. Inner Mongolia: Inner Mongolia Agricultural University, 2021
- [41] Saha P, Chatterjee P, Biswas A K. NaCl pretreatment alleviates salt stress by enhancement of antioxidant defense system and osmolyte accumulation in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek). Indian Journal of Experimental Biology, 2010, 48(6): 593-600
- [42] Rohman M M, Ahmed I, Molla M R, Hossain M A, Amiruzzaman M. Evaluation of salt tolerance mungbean (*Vigna radiata* L.) genotypes on growth through bio-molecular approaches. Bangladesh Journal of Agricultural Research, 2019, 44(3): 469-492
- [43] 李源, 刘贵波, 高洪文, 孙桂芝, 赵海明, 谢楠. 紫花苜蓿种质耐盐性综合评价及盐胁迫下的生理反应. 草业学报, 2010, 19(4): 79-86
Li Y, Liu G B, Gao H W, Sun G Z, Zhao H M, Xie N. A comprehensive evaluation of salt-tolerance and the physiological response of *Medicago sativa* at the seedling stage. Acta Prataculturae Sinica, 2010, 19(4): 79-86
- [44] 焦广音, 任建华, 逯贵生, 降彩霞. 绿豆品种资源耐盐性鉴定与研究. 作物品种资源, 1997, 2: 38-40
Jiao G Y, Ren J H, Lu G S, Jiang C X. Identification and research on salt tolerance of mung bean variety resources. Crop Variety Resources, 1997, 2: 38-40
- [45] Alharby H F, Al-Zahrani H S, Hakeem K R, Iqbal M. Identification of physiological and biochemical markers for salt (NaCl) stress in the seedlings of mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] genotypes. Saudi Journal of Biological Sciences, 2019, 26: 1053-1060
- [46] Sehrawat N, Yadav M, Bhat K V, Sairam R K, Jaiwal P K. Effect of salinity stress on mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] during consecutive summer and spring seasons. Journal of Agricultural Sciences, 2015, 60: 23-32
- [47] 于崧, 梁海芸, 郭潇潇, 张翼飞, 史京京, 付鸾鸿. 不同基因型绿豆苗期耐盐碱性分析及其鉴定指标的筛选. 干旱地区农业研究, 2018, 36(4): 223-232
Yu S, Liang H Y, Guo X X, Zhang Y F, Shi J J, Fu L H. Analysis of saline-alkaline tolerance and determination of saline-alkaline tolerance evaluation indicators in seedling stage of different mung bean genotypes. Agricultural Research in the Arid Areas, 2018, 36(4): 223-232
- [48] 袁典, 刘宏权, 韩会玲. NaCl 胁迫对绿豆种子萌发的影响. 种子, 2021, 40(4): 90-95, 100
Yuan D, Liu H Q, Han H L. Effects of NaCl stress germination of mung bean seeds. Seed, 2021, 40(4): 90-95, 100
- [49] Ahmed S. Effect of soil salinity on the yield and yield components of mungbean. Pakistan Journal of Botany, 2009, 41: 263-268
- [50] Manasa R, Rameshreddy K, Bindumadhava H, Nair R M, Prasad T G, Shankar A G. Screening mungbean (*Vigna radiata* L.) lines for salinity tolerance using salinity induction response technique at seedling and physiological growth assay at whole plant level. International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences, 2017, 7(4): 1-12
- [51] Ozturk Z N, Talame V, Deyholos M, Michalowski C B, Galbraith D W, Gozukirmizi N, Tuberosa R, Bohnert H J. Monitoring large-scale changes in transcript abundance in drought-and salt-stressed barley. Plant Molecular Biology, 2002, 48(5-6): 551-573
- [52] 张瀚竹, 王春生, 宋阳, 张野, 付加禹, 董宝珠, 杨琢玉, 王丕武. 大豆 *GmPAOI* 基因的克隆及耐盐性初步分析. 吉林农业大学学报, 2022, DOI: <https://doi.org/10.13327/j.jlau.2021.1614>

- Zhang H Z, Wang C S, Song Y, Zhang Y, Fu J Y, Dong B Z, Yang Z Y, Wang P W. Cloning of *GmPAOI* gene and preliminary analysis of salt tolerance in soybean. Journal of Jilin Agricultural University, 2022, DOI: <https://doi.org/10.13327/j.jjlau.2021.1614>
- [53] 王晓丽,王敏,岳爱琴,赵晋忠,王利祥,张永坡,高春艳,杜维俊. 大豆 TGL 基因家族全基因组鉴定及高盐胁迫响应研究. 大豆科学, 2022, 41(1): 12-19
Wang X L, Wang M, Yue A Q, Zhao J Z, Wang L X, Zhang Y P, Gao C Y, Du W J. Genome-wide identification of soybean TGL gene family and the response to high salt stress. Soybean Science, 2022, 41(1): 12-19
- [54] 刘雯雯,乔匀周,杨红,李永鹏,乔文君,董宝娣,刘孟雨. 谷子耐盐性研究进展及展望. 中国生态农业学报, 2022, 30(5): 787-798
Liu W W, Qiao Y Z, Yang H, Li Y P, Qiao W J, Dong B D, Liu M Y. Research progress and prospects of foxtail millet salt tolerance. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(5): 787-798
- [55] 杨新月,闫梦,张剑峰,赵朋,董道峰,李旭刚. 马铃薯耐盐碱研究进展. 中国马铃薯, 2021, 35(5): 456-462
Yang X Y, Yan M, Zhang J F, Zhao P, Dong D F, Li X G. Advances in research of saline-alkali tolerance in potato. Chinese Potato Journal, 2021, 35(5): 456-462
- [56] 姜佩弦,张凯,王艺桥,张鸣,曹一博,蒋才富. 玉米耐盐分子机制研究进展. 植物遗传资源学报, 2022, 23(1): 49-60
Jiang P X, Zhang K, Wang Y Q, Zhang M, Cao Y B, Jiang C F. Recent advance of molecular understanding of salt tolerance in maize. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(1): 49-60
- [57] 王诗宇,毛艇,张丽丽,李鑫,刘研,赵一洲,倪善君,钟顺成,王柏秋,张战. 水稻耐盐育种研究进展. 北方水稻, 2021, 51(4): 48-52
Wang S Y, Mao T, Zhang L L, Li X, Liu Y, Zhao Y Z, Ni S J, Zhong S C, Wang B Q, Zhang Z. Advances in salt tolerance breeding of rice. North Rice, 2021, 51(4): 48-52
- [58] Nair R M, Pandey A K, War A R, Hanumantharao B, Shwe T, Alam A, Pratap A, Malik S R, Karimi R, Mbeyagala K E, Douglas C A, Rane J, Schafleitner R. Biotic and abiotic constraints in mungbean production-progress in genetic improvement. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 1340-1363
- [59] Rabie G H. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and kinetin on the response of mungbean plants to irrigation with seawater. Mycorrhiza, 2005, 15(3): 225-230
- [60] Breria C M, Hsieh C H, Yen T B, Yen J Y, Noble T J, Schafleitner R. A SNP-based genome-wide association study to mine genetic loci associated to salinity tolerance in mungbean (*Vigna radiata* L.). Genes, 2020, 11(7): 759-769
- [61] Chung E, Cho C W, So H A, Kang J S, Chung Y S, Lee J H. Overexpression of *VrUBC1*, a mung bean E2 ubiquitin-conjugating enzyme, enhances osmotic stress tolerance in *Arabidopsis*. PLoS ONE, 2013, 8(6): e66056
- [62] Chen H L, Liu L P, Wang L X, Wang S H, Cheng X Z. VrDREB2A, a DREB-binding transcription factor from *Vigna radiata*, increased drought and high-salt tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana*. Journal of Plant Research, 2016, 129(2): 263-273
- [63] Mishral S, Alavilli H, Lee B-h, Panda S K, Sahool L. Cloning and functional characterization of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene from mungbean (*VrNHX1*) and its ectopic expression enhanced salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. PLoS ONE, 2014, 9(10): e106678
- [64] Khan A, Li R J, Sun J T, Ma F, Zhang H X, Jin J H, Ali M, Haq S U, Wang J E, Gong Z H. Genome-wide analysis of dirigent gene family in pepper (*Capsicum Annum* L.) and characterization of *CaDIR7* in biotic and abiotic stresses. Scientific Reports, 2018, 8(1): 5500-5570
- [65] Guo J L, Xu L P, Fang J P, Su Y C, Fu H Y, Que Y X, Xu J S. A novel dirigent protein gene with highly stem-specific expression from sugarcane, response to drought, salt and oxidative stresses. Plant Cell Reports, 2012, 31(10): 1801-1812
- [66] Xu W Y, Liu T, Zhang H Y, Zhu H. Mungbean DIRIGENT gene subfamilies and their expression profiles under salt and drought stresses. Frontiers in Genetics, 2021, 12: 658148
- [67] Li S A, Wang R H, Jin H Q, Ding Y H, Cai C M. Molecular characterization and expression profile analysis of heat shock transcription factors in mungbean. Frontiers in Genetics, 2019, 9: 736-748
- [68] 朱雪天,黄勇,卢有,贺登美,李慧欣,谷心茹,刘恒吉,张文慧. 绿豆 *SOD* 基因的生物信息学分析及盐胁迫下的表达分析. 分子植物育种, 2021, URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210720.1706.010.html>
Zhu X T, Huang Y, Lu Y, He D M, Li H X, Gu X R, Liu H J, Zhang W H. Bioinformatics analysis of *Sod* gene in mung bean and its expression under salt stress. Molecular Plant Breeding, 2021, URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210720.1706.010.html>
- [69] 张文慧,杜吉到,贺登美,谷心茹,黄勇,国风双. 绿豆 *Dof* 家族基因的生物信息学分析及盐胁迫下的表达分析. 西南农业学报, 2021, 34(6): 1173-1180
Zhang W H, Du J D, He D M, Gu X R, Huang Y, Guo F S. Bioinformatics analysis of *Dof* family genes and expression analysis under salt stress in *Vigna radiata*. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2021, 34(6): 1173-1180
- [70] 马红媛,梁正伟,黄立华,闫超,孔祥军. 4种外源激素处理对羊草种子萌发和幼苗生长的影响. 干旱地区农业研究, 2008, 26(2): 69-73
Ma H Y, Liang Z W, Huang L H, Yan C, Kong X J. Effects of four kinds of exogenous hormones on the germination and seedling growth of *Leymus chinensis*. Agricultural Research in the Arid Areas, 2008, 26(2): 69-73
- [71] 李晓宇. 盐碱胁迫及外源植物激素对小麦和羊草生长发育的影响. 长春: 东北师范大学, 2010
Li X Y. Effects of salt and alkali stresses, and exogenous plant hormones on growth and development of wheat and *Leymus chinensis*. Changchun: Northeast Normal University, 2010
- [72] 郭金耀,杨晓玲. 盐藻 DNA 对绿豆幼苗在低盐中生长的影响. 江苏农业科学, 2011, 39(3): 102-103
Guo J Y, Yang X L. Effects of *Dunaliella salina* DNA on the growth of mungbean seedlings in low salt. Jiangsu Agricultural Sciences, 2011, 39(3): 102-103
- [73] Shagufta P, Rabia F, Muhammad S. Thiourea-induced metabolic changes in two mung bean [*Vigna radiata* (L.)

- Wilczek] (Fabaceae) varieties under salt stress. *Brazilian Journal of Botany*, 2016, 39(1): 41-54
- [74] 张圣也, 付东波, 刘慧敏, 王柏, 廖梅芳, 李佐同, 赵长江. 土壤中添加生物炭对盐碱胁迫下绿豆生长的影响. *河南农业科学*, 2020, 49(2): 68-73
- Zhang S Y, Fu D B, Liu H M, Wang B, Liao M F, Li Z T, Zhao C J. Effects of biochar addition in soil on the growth of mung bean under salt-alkali stress. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2020, 49(2): 68-73
- [75] 刘建霞, 张晓丹, 王润梅, 周凤, 刘文英, 刘支平. 6-BA 浸种对盐胁迫下绿豆萌发及幼苗生理特性的影响. *作物杂志*, 2018, 1: 166-172
- Liu J X, Zhang X D, Wang R M, Zhou F, Liu W Y, Liu Z P. Effects of seed soaking with 6-BA on germination and physiological characteristics of mung bean under salt stress. *Crops*, 2018, 1: 166-172
- [76] Shakeel S, Mansoor S. Salicylic acid prevents the damaging action of salt in mungbean [(*Vigna radiata* L.) Wilczek] seedlings. *Pakistan Journal of Botany*, 2012, 44: 559-562
- [77] Parihar P, Singh S, Singh R, Singh V P, Prasad S M. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: A review. *Environment Science and Pollution Research*, 2015, 22(6): 4056-4075
- [78] 王艳宇, 向君亮, 周妍, 刘权, 殷奎德, 张兴梅. 耐盐碱细菌 DQSA1 的分离鉴定及盐碱胁迫下对绿豆的促生作用. *微生物学通报*, 2021, 48(8): 2653-2664
- Wang Y Y, Xiang J L, Zhou Y, Liu Q, Yin K D, Zhang X M. Isolation and identification of saline-alkali tolerance bacteria DQSA1 and its growth-promoting effect on mung bean under saline-alkali stress. *Microbiology China*, 2021, 48(8): 2653-2664
- [79] 王艳宇, 刘爽, 李鑫, 王思文, 刘权, 殷奎德, 张兴梅. 3 株耐盐碱促生菌对绿豆根际微生态的影响. *干旱地区农业研究*, 2022, 40(1): 139-145
- Wang Y Y, Liu S, Li X, Wang S W, Liu Q, Yin K D, Zhang X M. Effects of three saline-alkali tolerant growth-promoting bacteria on the rhizosphere microecology of mung bean. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2022, 40(1): 139-145
- [80] Kang Y J, Kim S K, Kim M Y, Lestari P, Kim K H, Ha B, Jun T H, Hwang W J, Lee T, Lee J, Shim S, Yoon Y M, Jang Y E, Han K S, Taepayoon P, Yoon N, Somta P, Tanya P, Kin K S, Gwag J G, Moon J K, Lee Y H, Park B S, Bombarely A, Doyle J J, Jackson S A, Schafleitner R, Srinives P, Varshney R K, Lee S H. Genome sequence of mungbean and insights into evolution within *Vigna* species. *Nature Communications*, 2014, 5: 5443-5451