

文章编号: 1005-0906(2011)01-0064-06

玉米对盐胁迫的生理响应及 抗盐策略研究进展

张 红^{1,2}, 董树亭¹

(1. 山东农业大学 / 作物生物学国家重点实验室, 山东 泰安 271018; 2. 德州学院生物系, 山东 德州 253023)

摘 要: 对近年来玉米耐盐机理的研究进展作了概述, 论述了盐胁迫对玉米生长的影响、玉米对盐胁迫的生理响应及抗盐策略, 从渗透调节、拒盐和离子选择性吸收、清除活性氧和激素调节 4 个方面综述了玉米在盐胁迫下的生理响应机制, 对玉米耐盐研究的意义和前景进行了展望。

关键词: 玉米; 耐盐性; 渗透调节; 离子选择性吸收

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Research Progress on the Physiological and Biochemistry Responses of Salt Tolerance and Strategies of Salt Resistance in Maize

ZHANG Hong^{1,2}, DONG Shu-ting¹(1. *Shandong Agricultural University, Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018;**2. Biology Department, Dezhou University, Dezhou 253023, China)*

Abstract: The advances in three aspects of maize salt tolerance were discussed in this paper, including the effects of salt stress, physiological and biochemical mechanisms on salt tolerance and strategies of salt resistance development in maize. Among them osmoregulation, reject salt and selective absorption of ions, eliminate reactive oxygen species and phytohormone regulation were especially summarized about their roles on adaptation to salt stress in maize. At last, the significance and suggestions for the research were provided.

Key words: Maize; Salt tolerance; Osmoregulation; Selective absorption of ions

土壤盐渍化是导致世界范围内作物产量受损的重要原因, 大约有超过 20% 的耕地和超过 50% 的水浇地由于灌溉不当而受到盐渍化的严重影响。对现有品种进行改良、培育耐盐作物已成为迫在眉睫的重要科研课题。

玉米是主要的粮食和饲料作物, 由于其广泛的适应性和应用价值, 各国学者把人均占有玉米的数

量视为一个国家畜牧业发展和国民生活水平的主要标志之一。在我国玉米已成为 3 大作物中总产量最高、种植面积最大、单产仅次于水稻的最重要作物。研究玉米耐盐机理对于培育耐盐品种、提高玉米耐盐性有重要意义。

1 盐胁迫对玉米的影响

玉米是盐敏感作物, 当盐浓度较高时, 盐胁迫干扰胞内的离子稳定, 导致膜功能异常, 代谢活动减弱, 玉米生长受抑, 最终整株植物受到严重影响、减产直至死亡。

1.1 盐胁迫对玉米生长的影响

Munns 提出盐胁迫对植物生长影响的两阶段模型^[1], 在第一阶段, 玉米首先出现水分胁迫, 从而导致吸水困难; 第二阶段, 玉米植株中吸收 Na^+ 增多, 吸收 K^+ 、 Ca^{2+} 减少, 从而使 Na^+/K^+ 升高, 造成以 Na^+ 毒害为主要特征的离子失衡, 光合作用变慢, 渗透势下

收稿日期: 2010-01-07

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2006BAD02A09-JS02, 2007BAD31B04)、国家重点基础研究发展规划项目(2009CB118602)、国家自然科学基金项目(30871476)和山东省农业重大应用技术创新项目

作者简介: 张 红(1975-), 女, 山东陵县人, 讲师, 在读博士, 主要从事作物逆境生理生态与调控研究。Tel: 0538-8245838

E-mail: zhanghong260@126.com

董树亭为本文通讯作者。

降,根伸长和茎生长受抑制。

叶生长受抑制是许多胁迫(包括盐胁迫)下最早看到的现象。当玉米出现离子毒害时,则会表现出 Na^+ 特征损害,这与 Na^+ 在叶组织中的积累有关。Flowers 等^[2]发现植物生长组织中 Na^+ 比老叶中少,表明 Na^+ 的转运是有选择的,并且随着叶龄的增加不断积累,其表现为老叶首先坏死,一开始是叶尖和叶缘,直至整个叶片。

Zörb 等^[3]认为,在盐胁迫下玉米生长受抑制是因为质膜上 H^+ -ATPase 泵的活性下降所造成的。Pitann 等^[4]发现,盐胁迫减轻了盐敏感玉米叶片质外体的酸化,导致质膜 ATPase 的 H^+ 泵活性下降,质外体 pH 变大可能使松弛胞壁的酶活性下降,从而导致地上部生长受抑。

1.2 盐胁迫对玉米光合作用的影响

盐胁迫导致的水分胁迫使玉米叶绿体基质体积变小,叶绿体中过氧化物(H_2O_2)增多;由渗透胁迫导致的气孔关闭,使进入光合碳同化的 CO_2 受限,造成过剩光能增多,进而加重对玉米光合机构的抑制。玉米体内增多的过剩激发能如果不能被安全耗散,还会进一步导致玉米光合机构的不可逆破坏。在盐胁迫下,玉米叶面积首先变小,随后是叶干重和叶含水量下降。由于玉米光合作用受抑制或同化物转运至生长点的速率变慢,导致供给正在生长的茎的同化物减少,玉米茎生长受到抑制。随着盐浓度增加,玉米总干物质明显减少。

2 玉米对盐胁迫的生理响应

2.1 渗透调节

Munns 等^[5]指出,有 4 个标准可以表示发生了渗透调节:渗透势下降;溶质积累活跃,最终组织溶质浓度增加;维持组织膨压;维持组织生长。De Costa 等^[6]发现,如果假设溶质在细胞和整个茎组织中的分布是均匀的,两个抗盐玉米杂交种 SR03、SR12 在盐胁迫下除了溶质积累活跃外其余 3 个标准都实现了,因此,De Costa 断定渗透调节在这两个玉米品种的抗盐性中起了一部分很重要的作用。而实际上在整个地上部茎、叶之间或茎的各部分之间或各个细胞之间溶质种类和含量都不同,甚至差别很大。不同的玉米品种、同一品种不同器官、同一器官的不同生长阶段渗透调节能力也不同^[7]。

2.1.1 无机渗透调节

Rodriguez 等^[8]认为,在玉米根系受到盐胁迫初期, Cl^- 的快速吸收促进了根系的渗透调节,只是 Cl^-

进行渗透调节要依靠 Na^+ 或 K^+ 。Hajlaoui 等研究发现,在玉米抗盐品种 Arper 的根、叶中保持低浓度的 Na^+ 和高浓度的 K^+ 、 Ca^{2+} 对其良好的生长和分蘖非常重要,而另一不耐盐品种 Aristo 则没有这个现象。De Costa 认为,主要的无机离子浓度增加可能有益于部分渗透调节,但绝不是全部,可能还有其他的渗透活性物质参与了渗透调节。曲元刚^[9]在试验中也得到了类似的观点,发现玉米在 NaCl 胁迫下,总无机离子在渗透调节中的贡献随盐浓度的升高而降低,而有机物在渗透调节中的贡献随盐浓度的升高而升高。

2.1.2 有机渗透调节

许多渗透调节物质包括原初同化物糖和次生代谢物有机酸、脯氨酸、甜菜碱、多元醇、氢嘧啶类物质、二甲基硫醚丙酸盐及复杂糖类如海藻糖等有双重功能,既能介导渗透调节,又能保护亚细胞结构和清除活性氧。

Hajlaoui 发现,尽管盐胁迫下玉米的各种器官、组织都出现了甜菜碱的显著积累,但是叶中甜菜碱含量明显比初生根多,而且试验中观察到甜菜碱的沉积与组织的衰老呈负相关。在玉米两个品种中都发现甜菜碱在旺盛生长的区域积累较多,特别是距离根顶端 2 cm 处最多,老叶中甜菜碱含量与幼叶和成熟叶相比明显减少。这表明在盐胁迫时,甜菜碱可能在玉米旺盛生长区域中优先积累,并快速转移至根、叶的幼嫩组织中,是一种移动性较强的渗透调节物质。

脯氨酸也是一种重要的渗透物质。Hajlaoui 等发现,脯氨酸在耐盐玉米品种中积累比盐敏感品种多,在幼嫩组织中也较多。商学芳^[10]也得到了类似结果,表明耐盐玉米品种在盐胁迫中脯氨酸的增幅和含量绝对值都高于盐敏感品种。但有关脯氨酸与耐盐性的关系有不同的观点,有的学者认为脯氨酸与耐盐性呈正相关,即较耐盐的品种脯氨酸积累也较多;也有学者认为二者呈负相关,盐敏感品种脯氨酸积累较多。

Hajlaoui 等试验发现,在盐胁迫下的两个玉米品种中,都观察到成熟叶和幼叶中积累的可溶性碳水化合物较多,而老叶中较少。在盐胁迫处理时,玉米根和幼叶中脯氨酸、甜菜碱积累更多,总游离氨基酸和糖在成熟叶中最多。这说明不同叶龄或不同部位产生的渗透调节物质不同或相同渗透调节物质合成的多少不同,因此,渗透能力也不一样。幼叶的渗透调节能力比成熟叶或老叶更强。Hajlaoui 等认为,

甘氨酸甜菜碱和脯氨酸是生长区域有益于渗透调节的主要溶质,其次是糖和游离氨基酸,而无机离子(K^+ 、 Ca^{2+})对耐盐的渗透调节似乎不起重要作用,因为其在盐胁迫时含量常常下降。

2.2 拒盐和离子选择性吸收

盐胁迫使胞内 Na^+ 、 Cl^- 浓度增加,而 K^+ 、 Ca^{2+} 浓度下降,从而导致离子失衡。植株要存活并维持生长,必须重新建立离子稳态。当盐胁迫下离子失衡时,首先造成 Na^+ 毒性。Fortmeier 和 Schubert^[11]指出,对玉米来说,盐胁迫第二阶段的主要问题是 Na^+ 毒性,而不是 Cl^- 。因此,玉米抗盐性可以通过第二阶段避免 Na^+ 毒性和盐胁迫第一阶段克服渗透胁迫完成。避免 Na^+ 毒性,第一,尽量减少 Na^+ 从根部进入。根内皮层的凯氏带是植物吸收盐离子的天然屏障,因为通过共质体运输的速度要比通过质外体慢得多,可以很好地阻止盐的进入。Reinhardt 和 Rost^[12]发现,盐胁迫加速了凯氏带的发育,缩短了根尖到凯氏带最低点的距离。Karahara^[13]认为,可能是由于玉米根尖和内皮层凯氏带最下端之间的内皮层细胞的数目和长度都变小的缘故。可见,根在应对盐胁迫时,会通过自身生理生化甚至形态上的变化减少对盐的吸收;第二,根通过将 Na^+ 排入土壤或根木质部薄壁细胞,减少 Na^+ 运往地上部的量。

Hajlaoui 等发现,盐敏感玉米品种 Aristo 根和幼叶中 Ca^{2+} 浓度变化很大,相反耐盐品种 Arper 根和幼叶中 Ca^{2+} 浓度几乎未变,由此可以推断在 Arper 中, Ca^{2+} 浓度可能通过调节根和韧皮部 Na^+ 的吸收有益于该品种的耐盐。Tuna 等^[14]在盐溶液中培养的玉米植株叶片上施用 GA_3 ,发现其 K^+ 、 Ca^{2+} 浓度比不施 GA_3 的玉米浓度高,且接近对照,从而使其在盐溶液中生长较好。

2.3 清除活性氧

产生活性氧是正在扩展的植物细胞和器官的正常特性。对抑制剂研究表明,由 NADPH 氧化酶催化质外体 O_2^- 产生的 OH^- 是正常根生长所必需的,但活性氧过量则会对植物造成伤害。当植物受到胁迫时,活性氧积累过多,就会产生氧化胁迫。这些活性氧(过氧化氢、羟基、氧负阴离子及单线态氧)高度活跃,并且通过攻击脂类、蛋白质和核酸等大分子物质改变正常的细胞代谢,可能导致一系列的生理生化紊乱。至今还不完全清楚 ROS 积累的详细机理,然而,许多学者认为线粒体电子转运链、光合器官受抑制或被破坏是产生活性氧的主要原因。

植物体内存在许多清除和抑制活性氧形成的系

统,主要有酶促和非酶促两种。植物通过抗氧化酶级联反应等很多不同适应机制来阻止氧化链反应的自我增殖,以减轻由盐胁迫导致的氧化损害。在抗氧化酶中,有多个酶参与清除活性氧,包括 SOD、POD、CAT、APX、GPX 和 GR 等。余叔文等^[15]认为,保持高水平的 SOD 和 POD 活性是盐渍生境中植物生存必需的。Bustos 等^[16]发现,在盐胁迫和渗透胁迫时,玉米根中 SOD、POD 活性都增加。Azevedo Neto 等^[17]研究发现,两个玉米品种的 SOD、APX、GPX 和 GR 的酶活性随盐害时间延长而增加,耐盐品种 BR5033 与盐敏感品种 BR5011 相比增幅较大。

除了已知的抗坏血酸、谷胱甘肽,许多渗透调物质如甘露醇、果聚糖、海藻糖、肌醇、脯氨酸、甜菜碱及氢嘧啶类物质在清除活性氧上都很活跃。Zhu^[18]推断,许多渗透调物质、胁迫蛋白的未知功能可能是清除活性氧或阻止其伤害细胞结构,从而为细胞解毒。多酚复合物例如酚酸、类黄酮、原花色素和花青苷在驱除自由基中起着重要作用。Hajlaoui 等^[19]发现,耐盐玉米品种 Arper 在盐渍条件下比盐敏感品种 Aristo 的酚类化合物含量高,因此,膜脂过氧化程度和膜损害也相对较轻;同时还发现不同叶龄叶片在盐胁迫时积累的酚类化合物含量不同,幼叶积累多,这可能是由于酚类化合物只在幼嫩叶片积累而老叶丧失了这一功能的缘故。在酚类物质中,类黄酮和花青苷在驱除活性氧中起着非常重要的作用。Hendrich^[20]认为,多酚复合物诱导发生的一系列反应中的第一步即是类黄酮与脂双分子层结合。

2.4 激素调节

植物激素是植物体内相对含量较少但对植物生长起重要调节作用的物质。当遭遇盐胁迫时,植物细胞分裂素和赤霉素减少,而脱落酸含量增加。Munns^[21]认为,植物生长激素信号在调节盐胁迫下植物的短期生长中比膨压所起的作用更大。Tuna 等发现在玉米中增加激素 GA_3 浓度可以改善盐胁迫下膜的渗透性和叶中营养素水平,最终使苗生长得到改善,使茎、根生物量与对照相比没有明显差异,减轻了盐胁迫的有害效应。

植物对非生物胁迫的适应性主要由植物激素 ABA 控制。ABA 可作为内源信号调节植物水分状况和渗透胁迫耐性。玉米根中的 ABA 可以调节 K 通道活性,参与控制离子稳态等。Pitann 等指出,高浓度的 ABA 可能有益于质外体中 pH 碱化,从而使抗盐性较强的玉米品种的生长受较小影响。但 ABA 作为胁迫激素是促进还是抑制盐胁迫下植物的生长说

法不一。De Costa 观察到,在耐盐玉米杂交种中游离 ABA 和 ABA-GE(ABA 葡萄糖酯)的浓度增加最多,在盐胁迫的第一阶段其抗盐性也最高,认为游离 ABA 和 ABA-GE 的浓度与盐胁迫下叶生长的正相关十分显著,这表明 ABA 在盐胁迫的第一阶段可以表达抗盐性。Chandler 等^[22]证实,ABA 调节一些基因的表达,而这些基因参与保护细胞防盐害和脱水。Sharp 等^[23]证实,ABA 在水分胁迫时是通过抑制茎中乙烯的合成来促进茎的生长,而乙烯是抑制茎的生长。Sharp 等^[24]进一步证实,只有在种子萌发后幼苗生长的起始阶段乙烯产量增多时,ABA 作为生长促进因素才会增多并促进茎的生长。但有些学者也提出了一些相反的证据,表明 ABA 浓度增加会抑制叶的生长。Cramer^[25]报道,在盐和干旱胁迫下 ABA 抑制玉米生长。Saab 等^[26]研究表明,在玉米根组织高水势时 ABA 抑制其生长,而低水势时 ABA 促进其生长。由此可以推断,ABA 可能参与盐胁迫下玉米的生长调节。

3 提高玉米耐盐的策略

3.1 传统育种方法

通过传统的育种方法已经获得了一些具有耐盐特性的品种。Schubert 等^[27]培育的具有中等耐盐性的玉米栽培种先锋 3906 在根表面和韧皮部薄壁组织细胞两个水平上具有 Na^+ 外排的能力。以此为基础, Schubert 等^[28]用传统杂交方法与生理研究相结合,获得了在 EC 为 10 ds/m 土壤中产量下降较少的杂交种,在 EC 为 20 ds/m 土壤中,杂交种 SR03 尽管生长已受到抑制,但依然获得了产量。

3.2 转基因策略

由于耐盐性在生理和遗传上都很复杂,用传统育种方法提高作物耐盐性进展缓慢。国内近年来先后将大肠杆菌 6-磷酸山梨醇脱氢酶基因 *gutD*、甜菜碱合成相关基因 *AtNHX1* 和 *DREB1A/CBF3* 基因等转入玉米,提高了转基因植株的耐盐性。杨爱芳^[29]将 *betA* 基因转入玉米,获得耐盐植株,并对其后代配制杂交,进行农艺性状的研究,发现其杂交后代耐盐性增强,但有些农艺性状差异显著。这说明对转基因株系后代评价研究十分必要。

3.3 施加外源物质提高玉米抗盐性

利用外源物质浸种或在生长过程中添加外源物质都可以提高作物的耐盐性,由于该方法简单易行,且可迅速用于生产,因此,已有多种经过验证的方法在田间应用。在玉米中已报道加入外源 Ca^{2+} 、甜菜

碱、脯氨酸、SNP 以及添加适量生长调节剂均可提高植物在盐胁迫下的发芽率、发芽势以及改善幼苗的生长发育。

作为许多胁迫的第二信使, Ca^{2+} 成为一个提高作物抗性的最有力的候选者,它可能介导了不同胁迫间的交叉耐性。许多研究发现,在 ABA、干旱、冷和高盐时,植物细胞中的 Ca^{2+} 水平都有快速的增加。Alberico 和 Cramer^[30]发现,当栽培环境中缺 Ca^{2+} 时,7 种不同的玉米品种对盐胁迫的表现不一,吸收的 Na^+ 量也不同,其中吸收 Na^+ 最少的品种,当 Ca^{2+} 从外源得到补充时,叶片的生长速度最快。张乃华等^[31]研究表明,外施 Ca^{2+} 能有效地促进盐胁迫玉米叶片对激发电子的利用而减缓盐胁迫的伤害,原因可能是 Ca^{2+} 改善了光合作用对激发电子的利用,促进了依赖 Mehler 反应的电子传递速率(ETR)。

Zhang 等^[32]发现,SNP(NO 供体)能促进盐胁迫下玉米幼苗的生长、根的伸长及须根的发生,显著提高生长在 100 mmol/L NaCl 中玉米幼苗的干物质积累速率、叶绿素含量、植株体内 K^+/Na^+ 比,降低细胞中的膜渗透,提高玉米幼苗叶片和根尖中 IAA、GA 和 iPA 的水平及维持玉米幼苗叶片较高的光合活性。这些结果表明,来自于 SNP 的 NO 可以增强玉米的耐盐性。

Yang 等^[33]报道,外源添加甜菜碱减轻了盐胁迫下玉米的生长抑制,使光合作用增强,表明合成积累有机物质也是玉米抵御盐胁迫的一种有效方式。De Costa 也得到了相似的结果。用脯氨酸浸种,可使 NaCl 胁迫下的玉米发芽率升高,幼苗的含水量和脯氨酸含量增加,过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性增强,说明脯氨酸浸种可以促进盐胁迫下玉米种子的萌发和幼苗的生长。

赵可夫等^[34]发现,不同浓度外源 ABA 可以提高生长在盐渍条件下玉米幼苗的耐盐能力,增加幼苗的干重,其原因是由于幼苗渗透势的降低和渗透调节能力的增大,地上部分拒盐能力的提高,摄取的大量 Na^+ 积累在根部。同时发现外源 ABA 增大幼苗渗透势和渗透调节能力是幼苗有机渗透物质增加的结果。江行玉等^[35]发现,叶面喷施精胺水溶液可以抑制盐胁迫下玉米叶片丙二醛(MDA)的积累,减少细胞膜透性,延缓叶绿素分解,提高蛋白质含量,增加地上部分与根系的鲜重、干重和株高,表明精胺具有延缓盐胁迫下玉米衰老、促进生长、增强抗盐能力的作用。刘俊等^[36]研究表明,多胺对玉米盐害的缓解作用可能是由于提高了叶绿体中结合态多胺的含量和叶

片抗氧化酶的活性,从而增强了盐胁迫下的玉米光合能力。

热激处理的玉米幼苗耐盐性提高,而 Ca^{2+} 处理可以增强这种效果。叶片淋洗也能提高盐胁迫下玉米的生物量,但淋洗对减轻玉米盐害的作用因基因型不同而表现出明显差异,且只有低浓度盐胁迫时才有效。Sheng 等^[37]发现,在盐胁迫下有菌根的玉米比没有菌根的玉米茎和根的干重大,气孔导度、蒸腾速率和净光合速率更高,胞间 CO_2 浓度更低,渗透调节能力增强,有菌根的玉米比没有菌根的玉米长得好。加硅处理能显著提高盐胁迫下玉米叶片保护酶(SOD、POD、CAT)的活性及抗坏血酸的含量,增强叶绿体内清除自由基的能力,保护了叶绿素,从而有利于光合作用和增加干物重。

4 前景与展望

由于盐胁迫是一个持续的并且不断恶化的影响,所以培育耐盐作物是长期的目标。新的研究热点已引起许多科学家的重视,Mansour 等^[38]发现,鉴定特异性的膜脂并研究其与耐盐性的关系十分重要。Flowers^[39]提出,利用循环筛选、突变体、组织培养等方法在现有的品种中产生新品种或者培育高产品种,可能是作为提高盐碱地作物产量的一些候选方法。

植物以细胞形式或植株整体形式应对盐胁迫,有关细胞形式的耐盐响应已研究的相对较为清楚,而植株整体形式应对盐胁迫还需要进一步的研究。要培育出真正耐盐的作物并将其应用于大田生产,单凭一个学科的工作要完成这一艰巨的任务是很难的,必须要集合多个学科之力,如植物生态学、植物生理学、植物育种学、土壤科学和农业工程等多学科共同合作,才能加速培育耐盐作物的进程。随着玉米基因组全序列测序成功,要获得能在盐碱地上种植并获得较高产量的玉米品种将成为可能。

参考文献:

- [1] Munns R. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypothesis[J]. Plant Cell and Environment, 1993, 16: 15–24.
- [2] Flowers T J, Yeo A. Ion relations of plants under drought and salinity [J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1986, 13: 75–91.
- [3] Zörb C, Stracke B, Tramnitz B, et al. Does H^+ pumping by plasmalemma ATPase limit leaf growth of maize (*Zea mays*) during the first phase of salt stress[J]. Journal Plant Nutrition Soil Science, 2005, 168: 550–557.
- [4] Pitann B, Schubert S, M ü hling K H. Decline in leaf growth under salt stress is due to an inhibition of H^+ pumping activity and increase in apoplastic pH of maize leaves[J]. Journal Plant Nutrtrion Soil Science, 2009, 172: 535–543.
- [5] Munns R, Tonnet L, Shennan C, et al. Effect of high external NaCl concentration on ion transport within the shoot of *Lupinus albus*. II. Ions in pholem sap[J]. Plant Cell and Environment, 1988, 11: 291–300.
- [6] De Costa W, Zörb C, Hartung W, et al. Salt resistance is determined by osmotic adjustment and abscisic acid in newly developed maize hybrids in the first phase of salt stress[J]. Physiologia Plantarum, 2007, 131: 311–321.
- [7] Hajlaoui H, El-Ayeb N, Garrec J P, et al. Differential effects of salt stress on osmotic adjustment and solutes allocation an the basis of root and leaf tissue senescence of two silage maize (*Zea mays* L.) varities[J]. Industratial Crops and Products, 2010, 31: 122–130.
- [8] Rodriguez H G, Roberts J K M, Jordan W R, et al. Growth, water relations, and accumulation of organic and inorganic solutes in roots of maize seedlings during salt stress[J]. Plant Physiology, 1997, 113: 881–893.
- [9] 曲元刚. NaCl 和 Na_2CO_3 对盐地碱蓬和玉米胁迫效应的比较研究 [M]. 济南: 山东师范大学出版社, 2003.
- [10] 商学芳. 不同基因型玉米对盐胁迫的敏感性及耐盐机理研究 [D]. 泰安: 山东农业大学博士学位论文, 2007.
- [11] Fortmeier R, Schubert S. Salt tolerance of maize(*Zea mays* L.): the role of sodium exclusion[J]. Plant Cell and Envionment, 1995, 18: 1041–1047.
- [12] Reinhardt D H, Rost T L. Salinity accelerates endodermal development and induces an exodermis in cotton seedling roots[J]. Environment Ex–periment Botany, 1995, 35: 563–571.
- [13] Karahara I, Ikeda A, Kondo T, et al. Development of the Casparian strip in primary roots of maize under salt stress[J]. Planta, 2004, 219: 41–47.
- [14] Tuna A L, Kaya C, Dikilitas M, et al. The combined effects of gibberellic acid and salinity on some antioxidant enzyme activities, plant growth parameters and nutritional status in maize plants[J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 62: 1–9.
- [15] 余叔文, 汤章城. 植物生理学与分子生物学(第二版)[M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [16] Bostos D, Lascano R, Villasuso A L, et al. Reductions in maize root–tip elongation by salt and osmotic stress do not correlate with apoplastic O_2^- levels[J]. Annual Botany, 2008, 102: 551–559.
- [17] Azevedo Neto A D, Prisco J T, Enéas Filho J, et al. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt–tolerant and salt–sensitive maize genotypes[J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 56: 87–94.
- [18] Zhu J K. Plant salt tolerance[J]. Trends Plant Science, 2001, 6: 66–71.
- [19] Hajlaoui H, Denden M, El-Ayeb N. Differential responses of two maize(*Zea mays* L.) varieties to salt stress: changes on polyphenols composition of foliage and oxidative damages[J]. Industrial Crops and Products, 2009, 30: 144–151.
- [20] Hendrich B A. Flaonoid–memberane interactions: possible consequences for biological effects of some polyphenolic compounds [J]. Acta. Pharm. Sin., 2006, 27: 27–40.
- [21] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress[J]. Plant

- Cell Environ., 2002, 25: 239–250.
- [22] Chandler P M, Robertson M. Gene expression regulated by abscisic acid and its relation to stress tolerance[J]. Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1994, 45: 113–141.
- [23] Sharp R E, Wu Y, Voeberg G S, et al. Confirmation that abscisic acid accumulation is required for maize primary root elongation at low water potentials[J]. Journal Experiment Botany, 1994, 45: 1743–1751.
- [24] Sharp R E, LeNoble M E. ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress[J]. Journal Experiment Botany, 2002, 53: 33–37.
- [25] Cramer G R, Krishnan K, Abrams S R. Kinetics of maize leaf elongation IV. Effects of (+)– and (–)–abscisic acid[J]. Journal Experiment Botany, 1998, 49: 191–198.
- [26] Saab I N, Sharp R E, Pritchard J, et al. Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials[J]. Plant Physiology, 1990, 93: 1329–1336.
- [27] Schubert S, Läuchli A. Sodium exclusion H^+ release and growth of two different maize cultivars under salt salinity[J]. Journal Plant Physiology, 1986, 126: 145–154.
- [28] Schubert S, Neubert A, Schierholt A, et al. Development of salt-resistant maize hybrids: The combination of physiological strategies using conventional breeding methods[J]. Plant Science, 2009, 177: 196–202.
- [29] 杨爱芳, 张可炜, 尹小燕, 等. 转基因耐盐玉米自交系的农艺性状及杂种优势表现的分析[J]. 中国农业科学, 2007, 40(12): 2895–2902.
- [30] Alberico G J, Cramer G R. Is the salt tolerance of maize related to sodium exclusion [J]. I: Preliminary screening of seven cultivars. J. Plant Nutr, 1993, 15: 2289–2303.
- [31] 张乃华, 高辉远, 邹琦. Ca^{2+} 缓解 NaCl 胁迫引起的玉米光合能力下降的作用[J]. 植物生态学报, 2005, 29(2): 324–330.
- [32] Zhang Y Y, Wang L L, Liu Y L, et al. Nitric oxide enhances salt tolerance in maize seedlings through increasing activities of proton-pump and Na^+/H^+ antiport in the tonoplast[J]. Planta, 2006, 224: 545–555.
- [33] Yang X, Lu C. Photosynthesis is improved by exogenous glycine betaine in salt stressed maize plants[J]. Physiologia Plantarum, 2005, 124: 343–352.
- [34] 赵可夫, 范海, Harris P J C. 盐胁迫下外源 ABA 对玉米幼苗耐盐性的影响[J]. 植物学报, 1995, 37(4): 295–300.
- [35] 江行玉, 窦君霞, 赵可夫, 等. 精胺对盐胁迫下玉米衰老和生长的影响[J]. 山东师范大学学报, 1997, 12(1): 75–79.
- [36] 刘俊, 周一峰, 章文华, 等. 外源多胺对盐胁迫下玉米叶绿体结合态多胺水平和光合作用的影响[J]. 西北植物学报, 2006, 26(2): 254–258.
- [37] Sheng M, Tang M, Chen H, et al. Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress[J]. Mycorrhiza, 2008, 18: 287–296.
- [38] Mansour M M F, Salama K H A. Cellular basis of salt tolerance in plants[J]. Environmental and Experimental Botany, 2004, 52: 113–122.
- [39] Flowers T J. Improving crop salt tolerance[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55 (396): 307–319.