

武新娟,高佳缘,隋冬华,等. 玉米耐盐碱生理机制与遗传改良的研究进展[J]. 江苏农业科学,2025,53(22):17-22.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.22.002

玉米耐盐碱生理机制与遗传改良的研究进展

武新娟¹,高佳缘¹,隋冬华¹,张冬雪¹,李鑫¹,王然¹,郭佰涛¹,唐贵¹,褚丽丽²

(1. 黑龙江省农业科学院乡村振兴科技研究所,黑龙江哈尔滨 150023; 2. 黑龙江大学水利电力学院,黑龙江哈尔滨 150006)

摘要:我国盐碱地面积较大,土壤次生盐碱化日益严重,且盐碱土广泛分布于玉米主产区;盐碱胁迫已成为影响玉米高产稳产的重要因素。开展玉米耐盐碱生理机制和遗传改良研究,有助于扩大玉米在盐碱地的栽培规模,保障我国粮食安全与农业的可持续发展。综述盐碱胁迫对玉米的危害,从渗透调节、离子稳态、活性氧清除、内源激素诱导 4 个方面概述玉米耐盐碱的生理机制,从耐盐碱种质资源的鉴定利用、新品种选育、基因工程技术手段应用 3 个方面介绍遗传改良的研究进展,并对今后玉米耐盐碱研究中存在的问题和研究重点进行讨论。

关键词:玉米;盐碱胁迫;生理机制;遗传改良;展望

中图分类号:S513.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)22-0017-06

盐碱地是指含盐量或碱化程度比较高的土地,较高的盐碱含量影响土壤的通气性和透水性,从而改变其理化性质,导致土壤出现板结、有机质含量低、保水保肥能力差等问题,严重影响农作物的生长^[1]。我国是土壤盐碱化较为严重的国家之一,盐碱土主要分布在东北、华北、西北等内陆以及一些沿海平原地区,总面积大约 1 亿 hm^2 ,约占全球盐碱土面积的 10%^[2]。这其中很多地区是我国的玉米

主产区,如东北的松嫩平原、华北的黄淮海平原和沿海地区的滨海盐碱地等^[3]。然而,土壤的盐渍化导致玉米产量降低甚至减产高达三分之一以上,严重威胁了我国的粮食安全^[4]。本着实现“向盐碱地要粮、向科技要粮”、进一步端牢“中国饭碗”的目标,有效提升玉米的耐盐碱性成为我国玉米产业发展的迫切需求^[5]。

充分了解并掌握玉米耐盐碱的生理机制是进行其有效遗传改良的前提。当前玉米的耐盐碱研究,其焦点已从基础的渗透调节、离子平衡、外源激素、抗氧化等生理响应机制,转向结合生理和分子机制来探索切实可行的缓解措施。刘赵月对盐胁迫下玉米生态及各项生理指标的响应进行分析,同时外源施用京尼平苷(geniposide, GD),验证其促进玉米根系渗透调节物质合成和积累、有效清除 ROS 以降低膜质过氧化程度、调节平衡内源激素等功能^[6]。Zhang 等研究发现,主效耐盐碱基因 *ATI* 负调节 P1P2(植物水通道蛋白)的磷酸化水平,通过控

收稿日期:2024-11-27

基金项目:黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(编号:CZKYF2024-1-B018);国家重点研发计划子课题(编号:2023YFD1501305-6)。

作者简介:武新娟(1981-),女,黑龙江哈尔滨人,硕士,副研究员,主要研究方向为作物遗传育种及高效栽培技术。E-mail:wuxinjuan01@sina.com。

通信作者:唐贵,硕士,副研究员,主要从事玉米遗传育种及高效栽培工作,E-mail:hailuntanggui@163.com;褚丽丽,博士,副教授,研究方向为水肥耦合及节水灌溉,E-mail:chuliliok@126.com。

[138]黄莺,周梅,黄河,等. 基因型对烟草钾素营养的响应能力及筛选研究[J]. 中国烟草科学,2004,25(2):30-34.

[139]苏贤坤,张晓海,汪自强. 烤烟钾素营养特性的基因型差异研究[J]. 植物营养与肥料学报,2005,11(4):536-540.

[140]梁美萍,王岩,申艳霞,等. 烤烟新品种辽烟 17 的选育及特征特性[J]. 黑龙江农业科学,2010(1):130-134.

[141]焦芳婵,肖炳光,李永平,等. 烤烟新品种“云烟 203”的选育及特征特性[J]. 西南农业学报,2010,23(3):625-628.

[142]彭玉富. 烤烟钾高效积累基因型钾积累与分配研究[D]. 郑州:河南农业大学,2003:52-55.

[143]周应兵,林国平,毕洪来,等. 钾积累高效烟草种质资源的鉴定

[J]. 安徽农业技术师范学院学报,1998,12(3):22-25.

[144]谢友. 烤烟钾高效基因型新品系钾素营养特性及其机理研究[D]. 长沙:湖南农业大学,2010:48-49.

[145]龚丝雨,钟思荣,梁喜欢,等. 烟草耐低钾基因型的筛选[C]//2018 中国作物学会学术年会论文摘要集. 扬州,2018:89.

[146]王志德,张兴伟,刘艳华. 中国烟草核心种质图谱[M]. 北京:科学技术文献出版社,2014:471-474.

[147]Chen X Y, Wang P P, Ai S L, et al. Response of cigar tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) varieties to low potassium stress and dissecting biochemical determinants of low potassium tolerance mechanism[J]. Journal of Crop Health,2024,76(5):1249-1262.

制 H_2O_2 的积累,影响植物的耐盐碱能力,敲除 *ATI* 同源基因的玉米植株的盐碱耐受力明显增强,存活率和产量均得到提高^[7]。本文综述盐碱胁迫对玉米的危害,从渗透调节、离子稳态、活性氧清除、内源激素诱导4个方面概述玉米耐盐碱的生理机制,从耐盐碱种质资源的鉴定利用、新品种的选育、基因工程技术手段的应用3个方面介绍遗传改良的研究进展,对今后玉米耐盐碱研究中存在的问题和研究重点进行讨论并提出展望,以期为玉米耐盐碱研究及遗传改良提供理论依据。

1 盐碱胁迫对玉米的危害

1.1 盐碱胁迫对玉米种子萌发的影响

种子萌发是作物生长周期的起点,盐碱胁迫后种子的反应直接决定植株的形态建成和后期的生长发育^[8]。种子萌发伴随着一系列复杂的生理和形态变化过程,而盐碱胁迫对萌发的影响主要表现在物理毒害和生理生化的干扰^[9]。高盐碱环境导致土壤离子浓度升高,水势下降,直接影响种子最基本的吸水膨胀过程;吸水不足或脱水限制种子体内有效酶类的合成,从而干扰核酸的复制和蛋白质的分解合成。玉米属于盐敏感植物,种子萌发期更是盐碱敏感期。王星哲的研究结果表明,在混合盐碱胁迫下,玉米种子的发芽势、发芽率、活力指数等指标均呈下降趋势^[10]。时丽冉研究发现,用盐碱溶液处理过的玉米种子不仅发芽率、发芽指数、活力指数下降,其根冠比、 α -淀粉酶活性也有所降低,丙二醛含量升高,萌发受抑严重^[11]。

1.2 盐碱胁迫对玉米生长发育的影响

盐碱胁迫对玉米生长发育的影响很大,主要通过抑制根系生长、降低光合作用、紊乱生理代谢等途径产生作用^[12-13]。高盐碱环境会让玉米根系内外水势差降低,吸水困难,以致于根系发育受损,活力降低,出现根短、细、少的现象,严重影响其对养分的吸收^[14-15]。根系受损直接影响植株的营养生长,从而导致光合作用的效率降低,扰乱植株正常的生理代谢过程^[16]。王子强等的研究表明,盐胁迫显著降低玉米根系的总根长、总根表面积、总根体积,全株干物质质量、根冠比显著下降,严重阻碍地上部植株的生长^[17]。李乔对玉米苗期的耐盐碱性进行分析,结果表明盐碱胁迫下测定的形态指标、根系指标、光合指标均有所下降^[18]。张晓婷等的研究表明,盐胁迫会使玉米植株叶片的气孔闭合,气孔

导度降低,光合速率下降^[19]。王丽燕等研究认为,盐胁迫降低玉米光合速率并不单纯是气孔因素引起的,还包括叶绿体膜结构的破坏、叶肉传导受阻、 CO_2 固定酶活性受抑制等多种因素^[20-21]。

1.3 盐碱胁迫对玉米产量的影响

盐碱地种植玉米,植株生长发育受到抑制,必然严重影响产量。目前,有关高盐碱环境影响玉米产量的研究较少,主要是因为玉米为盐敏感植物,当盐碱量超过一定范围时,植株无法正常生长,甚至枯死,无关产量。而有关可耐受盐碱地玉米的产量研究结果基本一致,均表现为极显著降低^[22-24]。刘洁等的研究表明,在盐碱地条件下种植的玉米产量极显著低于普通土壤^[25]。张皓研究发现,随着种植地块盐碱程度的加重,玉米产量及有效穗数、千粒重等产量构成因素均呈极显著下降趋势^[26]。Zhang等的研究也表明,高盐处理的玉米产量显著低于低盐处理,同样也是有效穗数、粒数、粒重占主导趋势^[27]。

2 玉米耐盐碱胁迫的生理机制

2.1 渗透调节

盐碱胁迫会增加植物细胞膜的渗透性,导致细胞内大量的小分子有机物和电解质渗透到细胞外,从而破坏细胞的结构和功能,内环境代谢紊乱^[28]。渗透调节是植物体一种非常重要的耐盐碱生理机制,玉米作为非盐生植物,多以有机小分子作为主要的渗透调节剂。在盐碱胁迫条件下,植物体会合成或者积累一些有机溶质,如脯氨酸、甜菜碱、蔗糖、山梨醇等,以维持细胞膨压、调节细胞渗透压,维持各种代谢及生理生化过程的正常进行^[29]。

2.2 离子稳态

盐碱条件下,土壤中的 Na^+ 、 Cl^- 含量一般较高,同时 pH 值较高,打破细胞内的离子平衡,对胞内生理活动造成离子毒害^[30]。大多数植物会通过增加根系黏液的分泌以促进 Na^+ 、 Cl^- 的排泄,减少有害离子的积累。离子转运也是植物耐盐碱的关键机制,其运行原理是通过 $Na-K$ 转运蛋白、 $Na-H$ 反转运蛋白的协调工作,将过多的 Na^+ 外排至胞外或将其分隔到液泡中区域化,从而维持细胞内外的离子平衡^[31]。

植物细胞中有许多参与重要代谢反应的酶都由 K^+ 控制,即 K^+ 与植物体内的代谢过程密切相关,如光合作用、呼吸作用、糖代谢、脂肪和蛋白质的合成等^[32],而 Na^+ 对 K^+ 的吸收有明显的竞争抑

制作用。所以有学者提出,植物在受到盐胁迫时, Na^+/K^+ 能够反映植物的耐盐能力^[33]。具有高选择性吸收 K^+ 并能够将其运输到地上部的品种,属于耐盐碱品种^[34]。

2.3 活性氧清除

盐碱胁迫会快速诱导植物体内活性氧的产生,而过量的活性氧会对植物细胞产生严重的损伤,不仅破坏细胞的结构功能,扰乱正常的生理代谢过程,还会引发或加剧膜脂的过氧化,影响体内蛋白质的氧化还原状态等^[35-36]。为了维持细胞内活性氧的平衡,植物体产生了应对活性氧清除的机制,其中包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)等酶促清除系统,以及抗坏血酸(ASA)、谷胱甘肽(GSH)、甘露醇(Mannitol)等非酶促清除系统^[37-38]。

2.4 内源激素诱导

植物的内源激素在耐盐碱胁迫响应中同样起到关键作用,如生长素(IAA)、赤霉素(GA)、脱落酸(ABA)、乙烯(ETH)等,均通过基因表达和蛋白质活性影响植株细胞的生长和代谢^[39-42]。贺琳等研究发现,ABA可以诱导 *ZmbZIP76* 基因的表达,*ZmbZIP76* 基因是从玉米中分离出的一条 *bZIP* 基因(*GR-MZM2G055413*),它能够通过调控多种生理过程来增强其对盐碱胁迫的耐受性^[43]。Liu 等研究发现,油菜素内酯(BR)处理显著提高了玉米油菜素内酯信号激酶 1(*ZmBSK1*)的活性,通过正向调控 NADPH 氧化酶的基因表达和活性,诱导产生 H_2O_2 ,增强植物体对氧化应激及盐胁迫的耐受性^[44-45]。

3 玉米耐盐碱的遗传改良

3.1 种质资源的鉴定与利用

种质资源的鉴定和利用对于玉米耐盐碱的遗传改良具有重要意义。筛选和培育耐盐碱种质资源,不仅能够增加玉米优质耐盐碱基因的选择源,更可以丰富品种选育父母亲本的遗传多样性。我国在耐盐碱种质资源的探索利用上已经取得了一定的成效。杨晓杰等模拟黑龙江省西部地区苏打盐碱地特点,对 118 份玉米自交系材料进行耐盐性鉴定,筛选出耐盐碱自交系种质资源 5 份、盐敏感资源 5 份^[46]。郝德荣等利用盆栽法评价 157 份玉米自交系的苗期耐盐性,并利用 115 对 SSR 标记解析耐盐自交系的群体遗传结构,选出 10 份自交系为高耐盐玉米种质^[47]。线进红等通过人工气候室培养

法对 42 份玉米自交系进行苗期耐盐碱性评价,鉴定出 4 份强耐盐材料、4 份耐盐材料和 9 份中耐盐材料^[48]。刘倩倩等通过培养室内苗期的耐盐性评价,鉴定 211 份玉米自交系的耐盐能力,筛选出耐盐型材料 93 份^[49]。邓杰等利用胁迫处理后的种子发芽指标综合评价 89 份玉米自交系材料,筛选出 19 份耐盐碱种质资源^[50]。白明兴对 27 份玉米自交系进行耐盐性评价,不仅筛选出高耐盐自交系 5 份、盐敏感自交系 4 份,并探究高耐盐材料齐 319、盐敏感材料 N192 在不同外源激素的最佳缓解浓度下的响应,剖析其对盐胁迫的响应机制及外源激素对玉米盐胁迫的缓解机制^[51]。

3.2 耐盐碱新品种的选育

植物新品种和种质资源是密不可分的,种质资源是新品种的基础,而新品种又是种质资源的一个生物类型,它的意义在于保护、利用、创新、稳定种质资源,具有更强的商品属性^[52]。作为农作物的玉米新品种,需要具有较强的地区适应性、遗传稳定性、品质性状特异性以及一致性^[53-54]。耐盐碱新品种的选育,对玉米耐盐碱的遗传改良发挥着不可或缺的作用。

20 世纪 80 年代初期,中国科学院就启动了“盐碱地生产栽培方法的研究”课题,其中包括玉米耐盐碱种质资源的收集和新品种选育工作。经过不懈的努力,我国耐盐碱玉米新品种的选育成果凸显。2002 年由山东大学生命科学院与山东省农业科学院合作选育的山大耐盐 1 号通过耐盐玉米区域试验,平均产量可达 $5\ 783\ \text{kg}/\text{hm}^2$,是一个耐盐碱能力很强的玉米品种^[55]。2019 年山东省又审定了 3 个耐盐碱玉米新品种,分别为连发 666、鲁单 6 号、泉玉 10 号,均可在含盐量 $0.4\% \sim 0.7\%$ 的盐碱地推广利用^[56]。同年山东中农天泰种业有限公司选育了新品种天泰 316,通过在新疆图木舒克市盐碱地进行耐盐碱鉴定,表现出较高的耐盐碱能力,综合评价为高耐盐玉米品种^[57]。2021 年吉林省富民种业有限公司选育的新品种富民 105,不仅高产、优质、适应性广,且经过盐碱溶液模拟胁迫环境试验,验证其耐盐碱能力较对照先玉 335 更强^[58]。近年来,更多的耐盐碱玉米新品种层出不穷,甚至于开始了特用玉米的开发,如 2022 年山东省农业科学院选育出的耐盐碱彩甜糯玉米新品种鲁甜糯 191 等^[59]。这些优异的科技成果均为玉米耐盐碱的遗传改良和高效利用盐碱土地做出了巨大贡献。

3.3 基因工程技术手段的应用

利用基因工程技术手段对玉米耐盐碱进行遗传改良,能够避免传统杂交方法对玉米材料造成的基因流,做到目标性状的定向变异和定向选择,从而缩短育种年限。玉米耐盐碱基因的定位和克隆,是进行玉米耐盐碱遗传改良的一个重要内容,在揭示其耐性差异遗传分子机制的同时,也为耐盐碱新品种的选育提供了新的基因靶标。目前国内外学者在此方面的研究已经取得了显著进展。骆美洁等利用 GWAS、EMS 突变体和 CRISPR/Cas9 等技术鉴定并进行功能验证后,得到 2 个与玉米耐盐性相关的基因,分别为编码 1 个氯离子通道蛋白的 *ZmCLCg* 和编码 1 个质膜相关蛋白的 *ZmPMP3*^[60]。Hu 等在玉米中分离出一种 NAC 基因 *ZmNAC89*,在转基因拟南芥和玉米中的过表达均增强了苗期的耐盐碱能力,经过验证认为其通过氧化还原和 ABA 信号转导途径来调节玉米的耐盐碱能力^[61]。Cao 等通过 GWAS 技术克隆得到一个调控盐碱胁迫下玉米地上部 Na^+ 稳态的基因 *ZmNSAI*,该基因编码一个含有 EF-hand 结构域的 Ca^{2+} 结合蛋白,通过鉴定,明确其负调控 PM-H-ATPases (MHAs) 的表达和耐盐碱应答机制,为提高玉米盐碱耐受提供了靶标基因^[62]。Zhang 等围绕玉米抗盐的生理过程,克隆了多个与 Na^+ 、 K^+ 稳态维持相关的 QTL 基因,如 *ZmNCL*、*ZmNC2*、*ZmNC3*、*ZmqKC3*、*ZmHAK4* 等^[63]。Yin 等研究鉴定了一个通过负调控细胞分裂素信号途径来调节玉米耐盐性的因子 *ZmRR1*,并解析了 *ZmRR1* 功能基因导致玉米耐盐性差异的分子基础^[64]。金学博等研究发现一种新型几丁质酶基因 *LcChi2*,通过转基因功能验证,结果表现为不仅能够增强转基因玉米的抗病能力,而且耐盐碱能力也得到了明显提高^[65-66]。

4 存在的问题及展望

4.1 存在的问题

4.1.1 玉米耐盐碱机理尚不清楚 植物耐盐碱机理的研究已经开展了数十年,早在 20 世纪 70 年代,科学家们就开始了玉米耐盐碱品种的相关研究,也取得了很多有价值的成果^[67]。诸多专家已经利用不同方法解析了玉米耐盐碱能力与渗透调节、离子平衡、外源激素、氧化防御以及基因表达、调控等之间的影响关系^[68-70]。今后应继续加强对玉米耐盐碱分子机制的深入研究,结合基因组学、转录组学、

蛋白组学、代谢组学等技术手段,系统研究玉米对盐碱胁迫的响应机制,挖掘更多的有效基因和关键信号途径,为玉米耐盐碱的遗传改良提供科学依据。

4.1.2 可供育种利用的优质资源和耐盐基因不多

植物的耐盐碱性是一个复杂的遗传性状,受多个基因调控^[71-73]。我国在玉米耐盐碱种质资源研究方面起步较晚、规模小且不集中,研究力度不够,因此优质资源的创新利用发展缓慢。优质资源的匮乏和分子技术手段的落后,严重制约了玉米耐盐碱基因的挖掘,导致可利用优质基因不多,成为玉米耐盐碱遗传改良的瓶颈问题之一。想要突破这个瓶颈,可行的办法就是对现有基因资源进行深度挖掘和鉴定,并通过全基因组关联分析等技术方法,定位并克隆出耐盐碱基因,从而为玉米耐盐碱遗传改良提供更多的高效基因。

4.1.3 应用技术落后,有待进一步突破 目前我国的耐盐碱育种技术尚不成熟,分子生物技术手段相对落后,所检测到的耐盐碱基因表型贡献率小,精细定位和克隆难度也较大;耐盐碱性是由多基因控制的数量性状,遗传基础复杂,所以更加难以准确识别,因此对于玉米耐盐碱的遗传改良就需要突破常规技术局限,充分利用分子生物技术手段,提高基因转化率和准确性^[74]。

4.2 展望

过去几十年玉米耐盐碱生理机制与遗传改良的研究已经取得了显著成绩,不仅对盐碱胁迫下植株的响应机制有了一些具体了解,而且通过各种手段挖掘出许多耐盐碱相关基因^[75-78]。玉米植株的耐盐碱性是一个涉及诸多生理生化反应的复杂过程,这些反应的调控又都是建立在基因功能的基础之上,所以基因功能和基因形态是玉米耐盐碱研究的基础,分子生物学是其耐性研究和遗传改良的有力武器^[79-80]。期待将来能够充分利用这个武器,更加深入地研究盐碱胁迫下玉米植株的响应机制、相关基因及其调控机制,为玉米耐盐碱的遗传改良提供新材料、新思路、新技术,更好地实现我国玉米产业在盐碱地区的可持续发展。

参考文献:

- [1] 吴明晏. 黑龙江地区盐碱地治理研究(1950—1980)[D]. 保定: 河北大学, 2023: 35-41.
- [2] 刘琳琳, 王迪, 卞景阳, 等. 水稻耐苏打盐碱性鉴定方法的研究进展[J]. 中国稻米, 2024, 30(6): 42-48.
- [3] 宁晓菊. 气候变化下我国主要粮食作物种植环境适应性研究

- [D]. 开封:河南大学,2016:90-93.
- [4] 孙玉. 玉米 *ZmCCR-like5* 调控耐盐性的功能分析[D]. 扬州:扬州大学,2023:2-3.
- [5] 韩笑,马文东,王桂玲,等. 水稻耐盐碱生理与遗传机制研究进展[J]. 黑龙江农业科学,2022(8):62-67.
- [6] 刘赵月. 京尼平苷增强玉米耐盐碱胁迫能力的生理生化机制研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2021:16-24.
- [7] Zhang H L, Yu F F, Xie P, et al. A Gγ protein regulates alkaline sensitivity in crops[J]. Science,2023,379(6638):8416.
- [8] 王佳佳,谷思玉. NaCl 与 Na₂CO₃ + NaHCO₃ 对玉米萌发期胁迫效应的比较[J]. 作物杂志,2012(2):138-141.
- [9] 王孟筱,曹帮华,崔田田,等. 采种期对盐胁迫下泡桐种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 种子,2019,38(7):18-23.
- [10] 王星哲. 盐碱胁迫对青贮玉米苗期生长发育的影响及转录组分析[D]. 长沙:湖南农业大学,2022:42.
- [11] 时丽冉. 混合盐碱胁迫对玉米种子萌发的影响[J]. 衡水学院学报,2007,9(1):13-15.
- [12] 安婷婷,黄帝,王浩,等. 植物响应镉胁迫的生理生化机制研究进展[J]. 植物学报,2021,56(3):347-362.
- [13] 李涛,屈小玉,马小英,等. 基于转录组分析玉米幼苗对盐胁迫的响应[J]. 中国农业大学学报,2025,30(1):38-54.
- [14] 赵斌,赵永星,李双丹,等. 玉米苗期耐盐胁迫的筛选及综合评价[J]. 河南科技学院学报(自然科学版),2024,52(5):1-7.
- [15] 张静. 玉米幼苗对混合盐碱胁迫的生理响应及外源亚精胺调控效应研究[D]. 大庆:黑龙江八一农垦大学,2016:23-24.
- [16] 王大江,刘昭,路翔,等. 植物耐盐机制研究进展及展望[J]. 华北农学报,2024,39(5):80-92.
- [17] 王子强,刘树泽,崔宝明,等. 盐分对玉米根系生长的胁迫效应[J]. 中南农业科技,2023(8):12-16.
- [18] 李乔. 玉米苗期耐盐碱生理特性及其杂种优势分析[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2018:36.
- [19] 张晓婷,刘培源,田媛,等. 盐胁迫对玉米毛状根植株根系及光合作用的影响[J]. 江苏农业科学,2020,48(15):95-99.
- [20] 王丽燕,赵可夫. 玉米幼苗对盐胁迫的生理响应[J]. 作物学报,2005,31(2):264-266.
- [21] 赫文文,岳健敏,王伏琴,等. 土壤调理剂缓解玉米盐碱胁迫损伤效应[J]. 应用生态学报,2024,35(11):3053-3062.
- [22] 马信飞,赵吉春,赵建风,等. 玉米在不同盐碱条件下的农艺性状表现与相关性分析[J]. 种子科技,2024,42(4):4-6.
- [23] 伏晓昭,余奎军,程晋龙,等. 玉米杂交种耐盐碱性的主成分分析及综合评价[J]. 甘肃农业大学学报,2024,59(1):65-73.
- [24] 党根友,杨国虎,朱永兴,等. 玉米自交系成熟期耐盐碱性分析[J]. 寒旱农业科学,2023(11):1031-1037.
- [25] 刘洁,阎世江. 盐碱地对玉米植株生长及产量的影响[J]. 天津农林科技,2020(5):19-21.
- [26] 张皓. 深翻秸秆还田对盐碱地玉米生长发育及产量的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2023:51-56.
- [27] Zhang J S, Jiang X L, Xue Y F, et al. Closing yield gaps through soil improvement for maize production in coastal saline soil[J]. Agronomy,2019,9(10):573.
- [28] 易善军,孙振元,韩蕾,等. 植物耐碱机理及相关基因研究进展[J]. 世界林业研究,2011,24(1):28-32.
- [29] 桑立君,冯彦辉,许世海,等. 玉米杂交种耐盐碱性的主成分分析及综合评价[J]. 新农民,2024(29):58-60.
- [30] 马献发,张继舟,宋凤斌. 植物耐盐的生理生态适应性研究进展[J]. 科技导报,2011,29(14):76-79.
- [31] 孙大千. 大豆磷脂酶 C *GmPLC10* 耐旱性机制的研究[D]. 长春:吉林农业大学,2022:5.
- [32] 周向睿. K⁺ 通道基因(*ZxAKT1*)编码蛋白在多浆旱生植物霸王 Na⁺ 吸收中的作用机制研究[D]. 兰州:兰州大学,2011:3-14.
- [33] Volkmar K M, Hu Y, Steppuhn H. Physiological responses of plants to salinity: a review[J]. Canadian Journal of Plant Science,1998,78(1):19-27.
- [34] 陆潭,陈华涛,沈振国,等. 植物钾通道与钾转运体研究进展[J]. 华北农学报,2019,34(增刊1):372-379.
- [35] 冯凯月,赵鑫焱,李子妍,等. 植物响应盐碱胁迫的分子机制研究进展[J]. 生物技术通报,2024,40(10):122-138.
- [36] Liu K, Zhao Y Y, Xi G, et al. Nondestructive evaluation method for saline-alkaline tolerance of maize based on marginal spectral entropy of electric signal in leaf[J]. Editorial Office of Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering,2018,34(2):197-204.
- [37] 冷春旭,郑福余,赵北平,等. 水稻耐碱性研究进展[J]. 生物技术通报,2020,36(11):103-111.
- [38] Zhang C Y, Meng W L, Wang Y K, et al. Comparative analysis of physiological, hormonal and transcriptomic responses reveal mechanisms of saline-alkali tolerance in autotetraploid rice (*Oryza sativa* L.)[J]. International Journal of Molecular Sciences,2022,23(24):16146.
- [39] 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.
- [40] 王美娇,彭晶,齐立娟,等. 光信号调控植物响应非生物胁迫的研究进展[J]. 植物生理学报,2023,59(4):682-704.
- [41] 林兵,赵步洪. 水稻耐盐碱生理机制与遗传改良的研究进展[J]. 江苏农业科学,2022,50(16):37-43,238.
- [42] 曹帅,杜仲阳,刘鹏,等. 碱胁迫对大豆光合特性及内源激素含量的影响[J]. 江苏农业学报,2020,36(2):284-291.
- [43] 贺琳,张苗苗,吴紫璇,等. *ZmbZIP76* 通过减轻活性氧损伤和渗透胁迫增强植物对盐碱胁迫的耐受性[J]. 黑龙江八一农垦大学学报,2021,33(4):7-13,39.
- [44] Liu L, Sun Y C, Di P C, et al. Overexpression of a *Zea mays* brassinosteroid-signaling kinase gene *ZmBSK1* confers salt stress tolerance in maize[J]. Frontiers in Plant Science,2022,13:894710.
- [45] Liu L, Sun Y C, Zhang M J, et al. *ZmBSK1* positively regulates BR-induced H₂O₂ production via NADPH oxidase and functions in oxidative stress tolerance in maize[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2022,185:325-335.
- [46] 杨晓杰,李旭业,王海艳,等. 玉米自交系耐盐种质的筛选及耐盐性评价[J]. 玉米科学,2014,22(4):19-25.
- [47] 郝德荣,程玉静,徐辰武,等. 玉米耐盐种质筛选及群体遗传结

- 构分析[J]. 植物遗传资源学报,2013,14(6):1153-1160.
- [48] 线进红,张云芳,庄泽龙,等. 42 份玉米自交系苗期耐盐性的综合评价[J]. 甘肃农业大学学报,2023,58(4):95-105.
- [49] 刘倩倩,李冉,周婷芳,等. 211 份玉米自交系萌发期耐盐性鉴定[J]. 作物杂志,2024(4):62-70.
- [50] 邓杰,孙丽芳,王霞,等. 89 份玉米自交系萌发期耐盐碱性综合评价[J]. 玉米科学,2020,28(4):15-21.
- [51] 白明兴. 耐盐性不同玉米自交系对外源激素的响应及组学分析[D]. 兰州:甘肃农业大学,2022.
- [52] 郑群力. 种质资源与植物新品种保护[J]. 福建稻麦科技,2007,25(3):47-50.
- [53] 俞世蓉. 品种稳定性及其参数统计[J]. 种子世界,1986(7):18-19.
- [54] 李秀萍,杜德志,张冬晓,等. 国家春油菜新品种区域试验 10 年研究进展[J]. 中国种业,2012(12):55-56.
- [55] 山东省农业科学院. 耐盐玉米新品种山大耐盐 1 号的推广应用[Z]. 2008-01-01.
- [56] 陈吉华,周新国. 山东审定 3 个耐盐碱玉米新品种[N]. 山东科技报,2019-09-23(5).
- [57] 石绪海,刘西美,刘宁,等. 广适型玉米品种天泰 316 的选育与栽培技术[J]. 农业科技通讯,2023(8):188-190.
- [58] 吕庆雪,李穆,孙蕾,等. 高产优质耐盐碱玉米新品种富民 105 的选育及苗期盐碱胁迫浓度筛选[J]. 黑龙江农业科学,2023(12):153-156.
- [59] 许玲然,孙韩高. 盐碱地种出了甜糯玉米[N]. 联合日报,2022-10-31(003).
- [60] 骆美洁,张云霞,李敬娜,等. 玉米耐盐基因挖掘及分子机制解析[C]//第二十届中国作物学会学术年会论文摘要集. 长沙:中国作物学会,2023:263.
- [61] Hu Y Y, Li C X, Zhou R Y, et al. The transcription factor *ZmNAC89* gene is involved in salt tolerance in maize (*Zea mays* L.) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(20):15099.
- [62] Cao Y B, Zhang M, Liang X Y, et al. Natural variation of an EF-hand Ca^{2+} -binding-protein coding gene confers saline-alkaline tolerance in maize [J]. Nature Communications, 2020, 11(1):186.
- [63] Zhang M, Liang X Y, Wang L M, et al. A HAK family Na^+ transporter confers natural variation of salt tolerance in maize [J]. Nature Plants, 2019, 5(12):1297-1308.
- [64] Yin P, Liang X Y, Zhao H S, et al. Cytokinin signaling promotes salt tolerance by modulating shoot chloride exclusion in maize [J]. Molecular Plant, 2023, 16(6):1031-1047.
- [65] 金学博,柳青,尹悦佳,等. 一种新型几丁质酶基因 *LeChi2* 在转基因水稻中的功能分析[J]. 生物技术进展,2016,6(2):77-84,153.
- [66] Liu X G, Yu Y, Liu Q, et al. A Na_2CO_3 -responsive chitinase gene from *leymus chinensis* improve pathogen resistance and saline-alkali stress tolerance in transgenic tobacco and maize [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11504.
- [67] 杨淑华,巩志忠,郭岩,等. 中国植物应答环境变化研究的过去与未来[J]. 中国科学(生命科学),2019,49(11):1457-1478.
- [68] Rao Y, Peng T, Xue S W. Mechanisms of plant saline-alkaline tolerance [J]. Journal of Plant Physiology, 2023, 281:153916.
- [69] Gazal A, Dar Z A, Lone A A, et al. Mechanisms of abiotic stress responses and tolerance in maize: physiological, biochemical and molecular interventions [J]. SKUAST Journal of Research, 2019, 21(2):128-135.
- [70] 张今杰. 盐胁迫下玉米根系生理及膜脂代谢调控研究[D]. 大庆:黑龙江八一农垦大学,2021:1-76.
- [71] Zhang W J, Niu Y, Bu S H, et al. Epistatic association mapping for alkaline and salinity tolerance traits in the soybean germination stage [J]. PLoS One, 2014, 9(1):e84750.
- [72] Cui D Z, Wu D D, Somarathna Y, et al. QTL mapping for salt tolerance based on snp markers at the seedling stage in maize (*Zea mays* L.) [J]. Euphytica, 2015, 203(2):273-283.
- [73] Bizimana J B, Luzi - Kihupi A, Murori R W, et al. Identification of quantitative trait loci for salinity tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) using IR29/Hasawi mapping population [J]. Journal of Genetics, 2017, 96(4):571-582.
- [74] 沈丹丹,程文,王志武,等. 我国玉米耐盐种质研究现状与展望[J]. 山东农业科学,2018,50(11):163-167.
- [75] 张春宵. 玉米耐盐碱鉴定技术体系构建与耐盐碱种质筛选[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2010:1-6.
- [76] 王文琴. 玉米盐胁迫响应基因 *ZmSTG1* 功能验证[D]. 重庆:西南大学,2022:1-12.
- [77] 段俊枝,杨翠苹,王楠,等. WRKY 转录因子在植物耐盐基因工程中的应用进展[J]. 江苏农业科学,2023,51(5):71-80.
- [78] 张琛. 玉米苗期耐盐性评价及耐盐基因挖掘[D]. 杭州:浙江农林大学,2024:6-9.
- [79] 王奕,任贤,于志晶,等. 玉米耐盐碱转基因研究进展[J]. 安徽农业科学,2012,40(7):3908-3911.
- [80] 郭文芳,农万廷,李刚强,等. 植物耐盐碱基因工程研究进展[J]. 生物技术通报,2015,31(7):11-17.