

## 玉米抵御氯化钠胁迫机理研究进展

王丽红, 张欣, 岳洁瑜\* (天津动植物抗性重点实验室, 天津师范大学生命科学学院, 天津 300387)

**摘要** 氯化钠胁迫是盐胁迫中对玉米产量危害较严重的胁迫, 综述了氯化钠胁迫对玉米的影响, 包括氯化钠胁迫对玉米种子萌发率的影响、氯化钠胁迫对玉米幼苗生长的影响、氯化钠胁迫对玉米产量的影响及玉米响应氯化钠胁迫的生理生化机理, 概述了近年来玉米抵御氯化钠胁迫分子机理研究进展, 最后对研究玉米抵御氯化钠胁迫机理过程中存在的问题及未来的研究方向进行阐述, 为选育玉米耐盐种质提供基本的理论参考。

**关键词** 盐胁迫; 盐敏感植物; 氯化钠胁迫; 耐盐种质

中图分类号 S513 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)01-0006-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.01.003



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

### Research Progress on Mechanisms of Maize in Resistance to NaCl Stress

WANG Li-hong, ZHANG Xin, YUE Jie-yu (Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, College of Life Sciences of Tianjin Normal University, Tianjin 300387)

**Abstract** NaCl stress was serious harm to maize yield in salt stress. Effects of NaCl stress on maize were reviewed, including the effects of NaCl stress on maize seed germination rate, and the effect of NaCl stress on the growth of maize seedlings, the effects of NaCl stress on the yield of maize, physiological response biochemical mechanism of NaCl stress. Research progress of molecular mechanism of stress was summarized in maize against sodium chloride. Finally, problems and directions of research on maize in resistance to NaCl stress were described, and it can provide a theoretical reference for the basic breeding of salt tolerant germplasm in maize.

**Key words** Salinity stress; Salt-sensitive plants; NaCl stress; Salt-tolerant germplasm

盐渍化是土地退化的一种严重现象, 盐渍化将引起土壤溶液的渗透压发生改变, 最终导致作物根系脱水而死, 严重影响作物产量<sup>[1]</sup>。现今, 各种类型的盐渍土分布在 100 余个国家, 盐渍土类型包括: 原生盐渍土、次生盐渍土、灌区盐渍土<sup>[2]</sup>。我国盐渍化土地分布广泛, 盐渍化土地面积约为 1 亿  $\text{hm}^2$ , 主要分布于西部六省(新、陕、蒙、宁、青、甘), 占盐渍化土地面积的 69%<sup>[2-3]</sup>。

玉米(*Zea mays* L.) 是最重要的谷类作物之一, 为饲料和粮食兼用作物, 在广泛的土壤和气候条件下皆可生长。因其品质好、产量高等, 玉米已成为我国第三大作物, 被广泛种植<sup>[3]</sup>。玉米为 C4 作物, 虽然少量的盐对玉米生长有积极影响, 但是盐浓度过高对其有毒害作用, 造成玉米减产<sup>[4]</sup>。据统计, 随着土地污染加剧、农业施肥和土地灌溉不当等, 土地盐渍化问题日益严重<sup>[5]</sup>。土地盐渍化是土地退化类型之一, 预计到 2050 年耕地将有 50% 会发生盐渍化, 同时也预计到 2050 年世界玉米产量需要翻一番才能满足不断扩大的人口需求, 因此需要提高玉米产量<sup>[6-8]</sup>。

由于氯化钠胁迫是盐胁迫中对玉米产量危害较严重的胁迫, 因此该研究主要阐述氯化钠胁迫对玉米的影响以及玉米应答氯化钠胁迫机理。大量试验结果表明, 解决盐渍化面积不断扩大造成玉米减产的现状时, 应重点关注玉米对氯化钠胁迫的反应, 因此, 研究玉米抵御氯化钠胁迫机理对于培育耐盐玉米品种、提高其抗盐能力就成为农业生产中一项十

分迫切和重要的任务。

### 1 氯化钠胁迫对玉米的影响

**1.1 氯化钠胁迫对玉米种子萌发率的影响** 氯化钠胁迫下, 由于种子外溶液较高的渗透压影响种子正常吸收水分, 致使种子不能进行正常的生理代谢, 最终导致种子发芽受阻。目前, 研究不同浓度氯化钠胁迫对玉米种子萌发率的影响, 结果存在差异。胡燕梅等<sup>[9]</sup>对不同玉米品种进行氯化钠胁迫处理, 观察不同玉米品种种子的发芽试验, 结果表明玉米种子发芽率与氯化钠浓度有很大的相关性, 氯化钠浓度越高, 种子发芽率越低, 当氯化钠浓度接近 270  $\text{mmol/L}$  时, 种子发芽率几乎为 0。这与刘春晓等<sup>[5]</sup>的研究结果一致。刘春晓等<sup>[5]</sup>认为在氯化钠胁迫下玉米种子的发芽率明显降低, 即使在发芽后期受氯化钠胁迫, 玉米幼苗的胚芽长度及胚芽重也显著低于对照。然而当付长方等<sup>[10]</sup>通过不同浓度氯化钠模拟自然盐环境, 分析不同浓度氯化钠胁迫对玉米种子发芽、渗透势等的影响时, 发现当氯化钠浓度低于 100  $\text{mmol/L}$  时有利于种子萌发, 但当氯化钠浓度高于 200  $\text{mmol/L}$  时种子萌发率显著下降。

**1.2 氯化钠胁迫对玉米幼苗光合作用的影响** 植物需要通过进行光合作用来获得生长发育所需的能量, 然而在氯化钠胁迫下植物细胞结构受损, 叶片光合作用减弱<sup>[11]</sup>。关于氯化钠胁迫降低玉米光合作用机理, 许多研究者从不同角度对此做出相关阐释。

单长卷等<sup>[12]</sup>以 80  $\text{mmol/L}$  氯化钠对玉米进行盐处理, 测定幼苗叶绿素荧光参数、光合色素质量分数、光合速率, 结果表明氯化钠胁迫对叶绿体 PSII 的功能造成严重伤害, 显著降低幼苗的光合作用。Kan 等<sup>[13]</sup>基于氯化钠胁迫影响植物光系统(PS)的光化学活性理论, 通过测量叶绿素 a 荧光(PF), 延迟叶绿素荧光(DF)和调制 820 nm 反射(MR)来研

**基金项目** 国家自然科学基金项目(31501234); 天津市自然科学基金项目(18JCYBJC30300); 2017 年校青年科研拔尖人才培养计划项目(043135202RC1702)。

**作者简介** 王丽红(1993—), 女, 内蒙古通辽人, 硕士研究生, 研究方向: 植物资源学及逆境适应机理。\* 通信作者, 讲师, 博士, 从事植物逆境生物学研究。

**收稿日期** 2018-08-01

究氯化钠胁迫对玉米叶片组织中整个光合电子链的影响,包括 PSII 供体方、PSII 和 PSI 之间的电子转移以及 PSI 受体方,结果表明氯化钠胁迫减少了活性 PSII 反应中心的数目,损害了独立的 PSII 单元之间的连通性,破坏了放氧复合体,并限制电子传输主要的醌受体 QA<sup>-</sup>。相反,PSI 的光化学活性在很大程度上没有损害。此研究结果支持了氯化钠胁迫可能损害活性 RC 的结论,由此减弱玉米幼苗的光合作用。也有学者认为,氯化钠胁迫下光合作用下降,主要是因为氯化钠胁迫下,气孔部分关闭,从而减弱植物的光合作用。同时也有研究认为,降低玉米光合作用的因素可能是由于高浓度的氯化钠致使玉米产生大量的活性氧,从而破坏叶绿素功能,抑制玉米正常的生理代谢,叶绿体结构发生变化,破坏光合作用相关酶活性等,最终导致玉米的光合作用减弱<sup>[14-15]</sup>。

**1.3 氯化钠胁迫对玉米产量的影响** 玉米对盐敏感,氯化钠胁迫下其蛋白质合成、光合作用、生产代谢等都将受到影响,从而引起玉米减产甚至死亡<sup>[14]</sup>。作物产量与其生长环境密不可分,其主要取决于土壤的物理和化学性质与其他外部自然因素,这与 Juhos 等<sup>[16]</sup>在研究土壤特性对作物产量的影响时在多元统计方法中所表述的观点一致。Jung 等<sup>[17]</sup>研究氯化钠胁迫对 2 个玉米品种籽粒发育的影响,推测出氯化钠胁迫会影响己糖转运蛋白能量进入细胞,导致玉米籽粒败育,从而降低玉米产量。

## 2 氯化钠胁迫下玉米耐盐的响应机理

**2.1 玉米响应活性氧清除机理** 植物在正常的生长状态下,植物体内的活性氧类物质(ROS)居于平稳,然而当植物遭遇逆境时,活性氧系统的动态平衡被打破,导致植物体内产生大量的 ROS,损害细胞膜等,造成渗透胁迫<sup>[18]</sup>。因此,玉米在氯化钠胁迫下产生相应清除活性氧系统,即抗氧化酶系统。

抗氧化酶系统包括 SOD、POD、CAT,在玉米幼苗应答氯化钠胁迫的过程中,抗氧化保护酶系统活性会发生变化,活性的变化趋势一般呈先上升后下降<sup>[19]</sup>。SOD 专一清除 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>,可将 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>经生物体代谢为 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub>,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 又通过复杂的生物反应为 H<sub>2</sub>O 和 O<sub>2</sub>,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的分解主要依靠 CAT、POD 酶,因此 SOD、CAT 和 POD 的协同作用清除生物体内积累的 ROS<sup>[20]</sup>。王婧泽等<sup>[21]</sup>以玉米自交系为试验材料,通过不同浓度的氯化钠处理,测定抗氧化酶 POD 和 SOD 活性变化,发现 SOD 和 POD 活性随着氯化钠浓度的增大先升高后降低。这与贾丹莉等<sup>[22]</sup>的研究结果一致,且 CAT 活性与 SOD、POD 活性均随氯化钠浓度的增加呈先上升后降低的趋势。

**2.2 玉米渗透调节机理** 在氯化钠胁迫下,植物体外界离子浓度显著高于植物体内离子浓度,导致内外离子失衡,造成植物生理性失水。植物为了抵抗离子失衡造成的损伤,会通过合成渗透调节物质来减弱氯化钠胁迫伤害,其中渗透调节包括有机渗透调节和无机渗透调节。植物在抵御氯化钠胁迫时,植物体分泌的甜菜碱和脯氨酸等有机调节物质越多,植物抵御氯化钠胁迫的能力越强。魏岚岚<sup>[23]</sup>发现在氯

化钠胁迫下,不同玉米品种随着氯化钠浓度的升高,脯氨酸含量也在不断增加。另外李亮等<sup>[24]</sup>发现在氯化钠胁迫过程中,玉米幼苗可溶性蛋白和可溶性糖含量随着氯化钠浓度的升高而显著增加,且可溶性蛋白的合成量盐敏感自交系低于耐盐自交系。贾鹏燕等<sup>[25]</sup>采用不同浓度氯化钠对苦苣菜幼苗进行盐处理,发现在氯化钠胁迫下苦苣菜幼苗 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> 和 K<sup>+</sup> 含量较对照显著增大,且可溶性糖含量、可溶性蛋白质均随氯化钠浓度的升高先增加后减少,而游离脯氨酸含量变化趋势则随氯化钠胁迫时间的延长先增后减后又显著增加。邢建宏等<sup>[26]</sup>探究氯化钠胁迫对秋茄渗透调节物质含量的影响,结果表明在氯化钠胁迫下,秋茄根系及叶片通过积累 Na<sup>+</sup> 含量来进行无机渗透调节。

**2.3 玉米激素调节机理** 植物在逆境环境下,体内的激素含量会发生显著变化,以抵御不良环境对其生长发育的影响<sup>[16]</sup>。大量研究表明,ABA 在耐盐信号转导过程中发挥着不可替代的作用,在氯化钠胁迫下植物体会大量积累 ABA<sup>[27]</sup>。高山等<sup>[28]</sup>采取外源施用一定的 ABA,观察及测定玉米的长势、酶活等,指出 ABA 可有效削弱氯化钠胁迫对玉米生长发育的损害。ABA 应答氯化钠胁迫的生理机制可能调节气孔开闭,以限制玉米在氯化钠胁迫下的水分蒸腾<sup>[29]</sup>。

## 3 玉米抵御氯化钠胁迫机理研究进展

**3.1 玉米抵御氯化钠胁迫表观遗传学研究** 植物在响应氯化钠胁迫时,会产生一系列复杂的机理来抵御氯化钠胁迫的伤害。近年来,有大量表观遗传学研究表明,植物会发生甲基化或去甲基化来响应氯化钠胁迫,这种机理在植物耐盐过程中发挥着重要的作用。

孙丽芳等<sup>[30-31]</sup>以耐盐玉米自交系为材料,研究不同氯化钠浓度下玉米 ROS1 去甲基化酶变化情况,发现此酶在氯化钠浓度为 200 mmol/L 时的表达量最高,说明在氯化钠胁迫下玉米可能通过去甲基化来抵御氯化钠胁迫。与此同时,孙丽芳等<sup>[30-31]</sup>通过对黑玉米进行氯化钠胁迫处理,研究其叶片 DNA 甲基化变化情况,利用 MSAP 技术分析发现在氯化钠处理 7 d 后,不同氯化钠浓度下 DNA 甲基化比率不同,除处理浓度为 50 mmol/L 时,其他氯化钠浓度下 DNA 甲基化率均低于对照,且随着氯化钠浓度的增加,DNA 甲基化率逐渐降低,并且超甲基化率低于去甲基化率。

在研究其他植物抵御氯化钠胁迫机理过程中,发现其他植物也可通过基因“装扮”来增强耐盐性。朱红菊等<sup>[32]</sup>研究不同倍性西瓜幼苗耐盐过程中 DNA 甲基化水平变化,结果表明西瓜幼苗通过降低去甲基化率和甲基化比率来应对氯化钠胁迫,二倍体西瓜较四倍体西瓜有更高的去甲基化比率和甲基化比率,说明二倍体西瓜抗盐性强于四倍体西瓜。以上研究均说明表观遗传学对研究植物耐盐性的重要性。陆许可等<sup>[33]</sup>在研究棉花全基因组 DNA 甲基化图谱构建过程中也得到了相关结论。

**3.2 玉米抵御氯化钠胁迫蛋白质组学研究** 蛋白质是生命活动的承担者,植物在逆境环境下,蛋白质的表达会发生改变,从而更好地帮助植物抵御逆境<sup>[34]</sup>。大量试验结果表明

植物可通过调节蛋白质在特定环境诱导下表达,引起蛋白质之间的互作发生变化,从而增强植物抗逆性,此研究结果在玉米及其他植物中均得到验证。在氯化钠胁迫前后,蛋白质通过调节表达丰度来改变其耐盐性<sup>[35]</sup>。雷震等<sup>[36]</sup>用200 mmol/L 氯化钠溶液对玉米进行盐处理,通过提取叶片测定其可溶性蛋白质表达,分析发现在氯化钠胁迫下有10个明显差异的蛋白点,其中6个表达下调,4个表达上调。Sun等<sup>[37]</sup>发现萝卜在不同氯化钠浓度处理下,蛋白质种类会发生差异表达。Peerzade等<sup>[38]</sup>研究在氯化钠的作用下,2种甘蓝叶绿体蛋白的差异表达,结果表明,氯化钠胁迫通过改变不同蛋白质的丰度,使叶绿体的功能发生变化。在研究甜菜耐盐方面也得到了相关的结论<sup>[39]</sup>。

**3.3 玉米抵御氯化钠胁迫转录因子研究** 在氯化钠胁迫过程中,植物产生复杂的机理来抵御氯化钠胁迫,许多基因被激活表达,而调控基因表达的蛋白则为转录因子。植物抗逆过程中的转录因子种类丰富,目前研究较多的为MYB类转录因子、WRKY类转录因子、NAC类转录因子、bZIP类转录因子,这些转录因子在不同的逆境环境下调控基因的差异表达<sup>[40]</sup>。

APB9是一种玉米bZIP类转录因子。Wang等<sup>[41]</sup>使用农杆菌介导的遗传转化,在R15中过量表达玉米ABP9,结果表明ABP9在棉花中的过表达显著地改善了在生长和发育期间的抗旱能力和耐盐性。决登伟等<sup>[42-43]</sup>研究WRKY类转录因子时,首先利用生物信息学方法获得3个WRKY家族基因序列,后通过荧光定量PCR分析,ZmWRKY25-like基因呈上调表达,ZmWRKY62-like基因呈下调表达,结果表明,ZmWRKY25-like和ZmWRKY62-like基因可能参与玉米对氯化钠胁迫的响应。李国良等<sup>[44]</sup>研究热激转录因子基因ZmHsf06生物学特性时,发现ZmHsf06基因不仅能提高植物的抗旱耐热性,同时可以提高玉米的耐盐性。Cai等<sup>[29]</sup>分离编码转录因子ZmWRKY17基因,通过表型分析表明,过表达ZmWRKY17基因拟南芥显著增加对氯化钠胁迫的敏感性,同时降低了对ABA的敏感性,说明ZmWRKY17基因可能参与拟南芥ABA依赖的氯化钠胁迫耐盐的负调控。陈娜等<sup>[45]</sup>曾报道指出MYB类转录因子功能较多,种类丰富,在植物中广泛存在,在氯化钠胁迫过程中起重要的调控作用。决登伟等<sup>[42-43]</sup>通过生物信息学方法获得玉米ZmUBC-76基因,在氯化钠胁迫处理下,随着处理时间的延长,ZmUBC-76基因的表达呈逐渐下降趋势,结果表明,ZmUBC-76基因可能参与玉米对氯化钠胁迫的响应。

**3.4 玉米抵御氯化钠胁迫相关基因研究** 随着功能基因组学研究不断深入,玉米的耐盐基因逐渐被发现,氯化钠胁迫会诱导这些耐盐基因的差异表达。袁进成等<sup>[46]</sup>将ZmABI3-L基因转化到拟南芥中,研究T3代拟南芥抗盐性发现ZmABI3-L基因可以显著增加拟南芥的抗盐能力。足木热木·吐尔逊等<sup>[47]</sup>通过生物信息学方法获得ZmCPK9基因,在氯化钠诱导下,ZmCPK9表达量上调,说明ZmCPK9基因对防御氯化钠胁迫有一定的作用。韩赞平等<sup>[48]</sup>采用农杆菌介导

的花序侵染法将超表达载体OE-ZmqlTG3-1和空载体pCAMBIA1304转入拟南芥,在氯化钠胁迫下,T3代拟南芥与对照相比其成活率显著提高,说明ZmqlTG3-1基因对于玉米抵御氯化钠胁迫有一定作用。姜志磊等<sup>[49]</sup>使玉米ZmHKT1;5基因在烟草中过表达,在氯化钠胁迫下,T0代烟草叶片耐盐能力显著提高,T2代转基因烟草种子的发芽率明显高于野生型,由此说明玉米ZmHKT1;5基因可提高植物耐盐能力。Zhang等<sup>[8]</sup>报道与姜志磊类似的研究结果。

#### 4 玉米抵御氯化钠胁迫机理研究存在的问题及展望

近年来,随着基因组学、分子生物学、生物信息学及表观遗传学等研究理论及技术的发展。许多科学研究者开始从分子及细胞角度研究提高玉米抵御氯化钠胁迫的方法,从而开发玉米耐盐新种质,但在研究过程中由于玉米抵御氯化钠胁迫机理复杂及一些尚需提高的技术手段,玉米抵御氯化钠胁迫研究过程中也遇到许多暂时不能解决的问题,如关于玉米耐盐品系间差异问题、玉米抵御氯化钠胁迫信号转导途径中起到耐盐的关键因子、发掘玉米耐盐新基因等。但随着理论及技术的发展,玉米抵御氯化钠胁迫机理研究逐渐深入,很多氯化钠胁迫相关的调控机理和作用将会被阐释,这为玉米耐盐品系的筛选及新种质的获得奠定了坚实的基础。

#### 参考文献

- [1] 郭晓飞,王琛.土壤盐渍化评价研究进展[J].现代农业科技,2015(7):213-215.
- [2] 武海霞,陈雅楠,陈晓娜,等.浅析土壤盐渍化形成原因及防治措施[J].内蒙古水利,2017(5):50-51.
- [3] 张洪根.盐渍化土壤玉米种植用肥规律探讨[J].现代农业科技,2017(13):52,54.
- [4] GAO Y,LU Y,WU M Q,et al. Ability to remove Na<sup>+</sup> and retain K<sup>+</sup> correlates with salt tolerance in two maize inbred lines seedlings[J]. Plant Sci, 2016, 7:1716.
- [5] 刘春晓,董瑞,刘强,等.盐胁迫对不同玉米种质资源种子萌发特性的影响[J].山东农业科学,2017,49(10):27-30,35.
- [6] YAMAGUCHI T, BLUMWALD E. Developing salt-tolerant crop plants: Challenges and opportunities[J]. Trends in plant science, 2005, 10(12): 615-620.
- [7] WANG W X, VINOCUR B, ALTMAN A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance[J]. Planta, 2003, 218(1): 1-14.
- [8] ZHANG M, CAO Y B, WANG Z P, et al. A retrotransposon in an HKT1 family sodium transporter causes variation of leaf Na<sup>+</sup> exclusion and salt tolerance in maize[J]. New phytologist, 2017, 217(3): 1161-1176.
- [9] 胡燕梅,郭云贵,姚艳,等.盐胁迫对玉米种子萌发及其幼苗生长的影响[J].江汉大学学报(自然科学版),2017,45(2):137-143.
- [10] 付长方,张海艳.盐胁迫对玉米种子萌发、幼苗叶绿素含量和渗透势的影响[J].山东农业科学,2015,47(5):27-30.
- [11] 刘倩,高娅妮,柳旭,等.植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展[J].生态学报,2017,37(16):5565-5577.
- [12] 单长卷,杨天佑.谷胱甘肽对盐胁迫下玉米幼苗抗氧化特性和光合性能的影响[J].西北农业学报,2017,26(2):185-191.
- [13] KAN X, REN J J, CHEN T T, et al. Effects of salinity on photosynthesis in maize probed by prompt fluorescence, delayed fluorescence and P700 signals[J]. Environmental and experimental botany, 2017, 140:56-64.
- [14] 谷俊,耿贵,李冬雪,等.盐胁迫对植物各营养器官形态结构影响的研究进展[J].中国农业通报,2017,33(24):62-67.
- [15] 张红雪,史振宇.玉米耐盐性研究进展[J].种子,2015,34(10):47-51.
- [16] JUHOS K, SZABO S, LADÁNYI M. Influence of soil properties on crop yield: A multivariate statistical approach [J]. Int Agrophys, 2015, 29:433-440.
- [17] JUNG S, HÜTSCHE B W, SCHUBERT S. Salt stress reduces kernel number of corn by inhibiting plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase activity [J]. Plant physiology and biochemistry, 2017, 113:198-207.

- [18] 姜琳,王有婧,周薇,等. 植物抵抗盐胁迫的生理机制[J]. 北方园艺, 2016(23):190-194.
- [19] 张会丽,许兴,朱林. 不同青贮玉米品种耐盐性比较[J]. 河南农业科学, 2017,46(9):30-36,44.
- [20] 张俊霞,刘晓鹏,向极钎. 植物抗氧化系统对逆境胁迫的动态响应[J]. 湖北民族学院学报(自然科学版), 2015,33(4):435-439.
- [21] 王婧泽,高树仁,孙丽芳,等. 3个玉米自交系对盐胁迫的生理响应及耐盐性评价[J]. 干旱地区农业研究, 2017,35(2):89-95.
- [22] 贾丹莉,杨治平,郭军玲,等. 6种玉米品种耐盐性筛选[J]. 中国农学通报, 2017,33(11):1-8.
- [23] 魏岚岚. 不同玉米品种对盐胁迫的生理响应[J]. 黑龙江农业科学, 2017(3):27-29.
- [24] 李亮,高明波,于清涛. 耐盐玉米自交系的鉴定[J]. 黑龙江农业科学, 2017(2):14-17.
- [25] 贾鹏燕,田福平,刘一帆,等. 短期盐胁迫对苦苣菜幼苗叶片抗逆生理指标的影响[J]. 西北植物学报, 2017,37(7):1303-1311.
- [26] 邢建宏,潘德灼,谭芳林,等. NaCl 胁迫对秋茄根系渗透调节物质含量的影响[J]. 生态环境学报, 2017,26(11):1865-1871.
- [27] 张岩,许兴,朱永兴,等. ABA 响应植物盐胁迫的机制研究进展[J]. 中国农学通报, 2015,31(24):143-148.
- [28] 高山,孙作峰,李莹,等. 水杨酸(SA)和脱落酸(ABA)对盐胁迫玉米幼苗生长的影响[J]. 分子植物育种, 2017,15(10):4159-4164.
- [29] CAI R H, DAI W, ZHANG C S, et al. The maize WRKY transcription factor ZmWRKY17 negatively regulates salt stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants[J]. *Planta*, 2017,246(6):1215-1231.
- [30] 孙丽芳,胡凯凤,邓杰,等. 玉米 DNA 去甲基化酶 ROS1 生物信息学及盐胁迫下表达分析[J]. 分子植物育种, 2017,15(9):3393-3400.
- [31] 孙丽芳,胡凯凤,高树仁,等. 盐胁迫诱导玉米苗期 DNA 甲基化变异的研究[J]. 核农学报, 2017,31(4):627-634.
- [32] 朱红菊,刘文革,赵胜杰,等. NaCl 胁迫下二倍体和同源四倍体西瓜幼苗 DNA 甲基化差异分析[J]. 中国农业科学, 2014,47(20):4045-4055.
- [33] 陆许可,王俊娟,王德龙,等. 盐胁迫下棉花全基因组 DNA 甲基化图谱构建及其甲基化特征变化分析[C]//中国棉花学会. 2015 年全国棉花青年学术研讨会论文集汇编. 安阳:中国棉花杂志社, 2015:1.
- [34] 唐颖,高步红,杨世龙. 基于质谱的差异蛋白质组学技术在植物逆境胁迫研究中的应用[J]. 四川林业科技, 2017,38(5):28-32.
- [35] 苑泽宁,于丽杰. 植物对非生物胁迫响应的蛋白质组学研究进展[J]. 生物学教学, 2015,40(1):8-10.
- [36] 雷震,裴玉贺,赵美爱,等. 盐胁迫下玉米叶片差异蛋白的双向电泳分析[J]. 玉米科学, 2013,21(3):82-86.
- [37] SUN X C, WANG Y, XU L, et al. Unraveling the root proteome changes and its relationship to molecular mechanism underlying salt stress response in radish (*Raphanus sativus* L.) [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8:1192.
- [38] YOUSUF P Y, AHMAD A, AREF I M, et al. Salt stress-responsive chloroplast proteins in *Brassica juncea* genotypes with contrasting salt tolerance and their quantitative PCR analysis [J]. *Protoplasma*, 2016,253(6):1565-1575.
- [39] YU B, LI J N, KOH J, et al. Quantitative proteomics and phosphoproteomics of sugar beet monosomic addition line M14 in response to salt stress [J]. *Journal of proteomics*, 2016,143:286-297.
- [40] 张昆,李明娜,曹世豪,等. 植物盐胁迫下应激调控分子机制研究进展[J]. 草地学报, 2017,25(2):226-235.
- [41] WANG C L, LU G Q, HAO Y Q, et al. *ABP9*, a maize bZIP transcription factor, enhances tolerance to salt and drought in transgenic cotton [J]. *Planta*, 2017,246(3):453-469.
- [42] 决登伟,桑雪莲,舒波,等. 玉米泛素结合酶基因 *ZmUBC-76* 的功能分析[J]. 热带作物学报, 2017,38(8):1507-1511.
- [43] 决登伟,桑雪莲,舒波,等. 玉米 WRKY 转录因子非生物胁迫的表达分析[J]. 广东农业科学, 2017,44(1):15-22.
- [44] 李国良,李孟军,刘子会,等. 玉米热激转录因子基因 *ZmHsf06* 表达提高拟南芥耐盐性[J]. 河北农业大学学报, 2016,39(2):34-40.
- [45] 陈娜,迟晓元,潘丽娟,等. MYB 转录因子在植物盐胁迫调控中的研究进展[J]. 植物生理学报, 2015,51(9):1395-1399.
- [46] 袁进成,宋晋辉,马海莲,等. 转玉米 *ZmABI3-L* 基因增加拟南芥的抗旱和耐盐性[J]. 草业学报, 2016,25(2):124-131.
- [47] 足木热木·吐尔逊,陈勋基,陈果,等. 玉米 *ZmCPK9* 基因在非生物胁迫下的表达分析[J]. 新疆农业科学, 2017,54(9):1606-1612.
- [48] 韩赞平,陈彦惠,郭书磊,等. 玉米抗逆基因 *ZmqLTC3-1* 的克隆及功能分析[J]. 作物杂志, 2016(4):47-55.
- [49] 姜志磊,刘艳芝,韦正乙,等. 玉米耐盐基因 *ZmHKT1;5* 在烟草中的功能验证[J]. 玉米科学, 2017,25(5):32-39.

(上接第 3 页)

着温度的升高酶活相应上升,当温度超过 40℃ 时,酶活迅速下降,表明该突变菌株产生的脂肪酶为低温脂肪酶。

### 3 结论

通过 ARTP 和 NTG 复合诱变,筛选出一株酶活提高 1.2 倍的高产菌株 GH-73,该菌株不产孢子,生长速度相对于对照菌株有所变慢,摇瓶酶活力达到 2 350 U/mL,10 次传代后酶活力维持在 2 300 U/mL 左右,遗传稳定性好。

以橄榄油作为诱导剂时,该菌株产脂肪酶活力最高,并且在一定的浓度范围内,随着橄榄油添加量的增加,酶活增加,当添加量为 2.5% 时产酶最高,酶活为 2 875 U/mL。此时,再继续增加橄榄油的添加量,菌株产脂肪酶的活力降低。所以,发酵摇瓶中橄榄油的最佳添加量为 2.5%。

对该菌株进行酶学特性研究发现,其最适作用温度为 30℃,且在 0℃ 左右保留 30% 的活性,是一种低温脂肪酶,因此,在食品、洗涤、医药和环保等领域有着良好的应用前景。

### 参考文献

- [1] HIRAZUMI A, FURUSAWA E. An immunomodulatory polysaccharide-rich substance from the fruit juice of *Morinda citrifolia* (noni) with antitumor activity[J]. *Phytother Res*, 1999,13(5):380-387.
- [2] DAVIS B G, BOYER B. Biocatalysis and enzymes in organic synthesis [J]. *Nat Prod Rep*, 2001,18:618-640.
- [3] JAEGER K E, REETZ M T. Microbial lipases form versatile tools for biotechnology[J]. *Biotechnol Appl Biochem*, 1998,16(9):396-403.
- [4] CHAHINIAN H, VANOT A, IBRIK A, et al. Production of extracellular lipases by *Penicillium cyclopium* purification and characterization of a partial acylglycerol lipase[J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2000,64(2):215-222.
- [5] ZHU K, JUTILA A, TUOMINEN E K J, et al. Impact of the tryptophan residues of *Humicola lanuginosa* lipase on its thermal stability[J]. *Biochim Biophys Acta*, 2001,1547(2):329-338.
- [6] 孙宏丹,孟秀香,贾莉,等. 微生物脂肪酶及其相关研究进展[J]. 大连理工大学学报, 2001,23(4):292-295.
- [7] FELLER G, THIRY M, ARPIGNY J L, et al. Lipases from psychrotrophic antarctic bacteria[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 1990,66(1/2/3):239-243.
- [8] CHOO D W, KURIHARA T, SUZUKI T, et al. A cold-adapted lipase of an Alaskan psychrotroph, *Pseudomonas* sp. Strain B11-1: Gene cloning and enzyme purification and characterization[J]. *Applied and environmental microbiology*, 1998,64(2):486-491.
- [9] 林学政,边际,何培青. 极地微生物低温适应性的分子机制[J]. 极地研究, 2003,15(1):75-82.
- [10] ARPIGNY J L, LAMOTTE J, GERDAY C. Molecular adaptation to cold of an Antarctic bacterial lipase[J]. *Journal of molecular catalysis B: Enzymatic*, 1997,3:29-35.
- [11] 郑铁曾,涂提坤,王建华,等. 产  $\beta$ -半乳糖苷酶菌株的分离和筛选[J]. 微生物学通报, 1981(6):258-260.
- [12] 范新蕾,肖成建,顾秋亚,等. ARTP 诱变选育葡萄糖氧化酶高产菌株及发酵条件优化[J]. 工业微生物, 2015,45(1):15-19.
- [13] 曾璐,林亲录,王伟. 脂肪酶产生菌产酶条件的研究[J]. 现代食品科技, 2007,23(7):15-18,21.
- [14] 段俊英,韩静淑,柴明,等. 解脂假丝酵母变株(19-2)胞内脂酶的研究[J]. 微生物学通报, 1983(3):106-109.
- [15] GUPTA R, GUPTA N, RATHI P. Bacterial lipase: An overview of production, purification and biochemical properties[J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2004,64(6):763-781.