糖浸种对盐胁迫玉米种子萌发和幼苗生长的影响

张成冉¹, 徐广海¹, 宋朝玉², 伊祖涛³, 江绪文¹, 孙鹏¹, 张海艳¹

(1.青岛农业大学农学院, 山东 青岛 266109; 2.青岛市农业科学研究院, 山东 青岛 266071;

3.山东登海华玉种业有限公司, 山东 莱州 261411)

摘要:以耐盐玉米品种伟科 702 和盐敏感玉米品种蠡玉 16 为试验材料,在 150 mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫下,采用不同浓度(5、10、15 g·L⁻¹)外源糖(葡萄糖、果糖、蔗糖、壳聚糖、海藻糖)浸种处理,分析外源糖对玉米种子发芽指标、幼苗生长、叶绿素含量、SOD 活性、POD 活性和 MDA 含量的影响。结果表明,外源糖处理后两个品种的发芽势、发芽率、最终发芽率、发芽指数、生物量、叶绿素含量、SOD 活性和 POD 活性均显著增大,且随着糖浓度的增加呈先升高后下降的趋势,浓度为 10 g·L⁻¹时最高;平均发芽时间和 MDA 含量减小,且随着糖浓度的增加呈先下降后上升的趋势,浓度为 10 g·L⁻¹时最低。不同糖处理间比较,果糖处理的各项指标显著优于其他糖处理。因此,外源糖浸种能有效改善盐胁迫下玉米幼苗生长状况,10 g·L⁻¹果糖的改善效果最好。

关键词: 玉米; 盐胁迫; 糖; 种子萌发; 幼苗生长; 抗氧化酶

DOI: 10.16590/j.cnki.1001-4705.2021.08.051

中图分类号: S 513 文献标志码: A 文章编号: 1001-4705(2021)08-0051-06

Effects of Sugar Immersion on Seed Germination and Seedling Growth of Maize under Salt Stress

ZHANG Chengran¹, XU Guanghai¹, SONG Chaoyu², YI Zutao³,
JIANG Xuwen², SUN Peng¹, ZHANG Haiyan¹

(1.College of Agronomy,Qingdao Agricultural University,Qingdao, Shandong 266109,China;

2.Qingdao Academy of Agricultural Sciences, Qingdao, Shandong 266071,China;

3.Shandong Denghai Huayu Seed Industry Co.,Ltd,Laizhou, Shandong 261411,China)

Abstract:In this study,the salt-tolerant maize variety Weike 702 and salt-sensitive maize variety Liyu 16 were used as experimental materials to investigate the effects of exogenous sugar on seed germination index, seedling growth, chlorophyll content, SOD activity, POD activity and MDA content of maize were analyzed.The maize seeds were soaked with exogenous sugars (glucose,fructose,sucrose, chitosan and trehalose) at different concentrations (5,10,15 g·L⁻¹) under 150 mmol·L⁻¹ NaCl stress. The results showed that the germination potential,germination rate,final germination rate,germination index,biomass,chlorophyll content,SOD and POD activities of the two varieties increased significantly after treatment with exogenous sugar,and increased first and then decreased with the increase of sugar concentration,with the highest concentration being 10 g·L⁻¹).The average germination time and MDA content decreased,and decreased first and then increased with the increase of sugar concentration,and reached the lowest when the concentration was 10 g·L⁻¹.Compared with other sugar treatments,the indexes of fructose treatment were significantly better than other sugar treatments. Therefore,soaking seeds with exogenous sugar could effectively improve the growth of maize seedlings under salt stress,and 10 g·L⁻¹ fructose has the best improvement effect.

Key words: maize; salt stress; sugar; seed germination; seedling growth; antioxidant enzymes

收稿日期:2021-03-13

基金项目:国家自然科学基金(31671621);国家重点研发计划(2016 YFD 0300306)。

作者简介:张成冉(1994—),男(汉族),山东济南人;硕士,研究方向:种子生理(E-mail:zchengran@yeah.net)。

通讯作者:张海艳(1978—),女(汉族),山东桓台人;教授,研究方向:种子生理(E-mail:hyzhang608@126.com)。

土壤盐渍化问题在全世界广泛存在,据不完全统计,全世界盐碱地面积达 9.54 亿 hm^2 ,中国各类盐碱地面积总计 9 913.3 万 hm^2 ^[1]。土壤中盐分积累过多导致植物体中离子状态失衡,并产生离子毒害、逆境胁迫、营养亏缺等,严重制约植物生长,是盐碱地区粮食生产的主要逆境胁迫因素。目前,如何提高植物对盐胁迫的适应能力,是土壤盐渍化领域关注的一个热点。

植物生长中,种子萌发和幼苗生长期是受盐胁迫最敏感的阶段^[2]。探索一种有效提高盐胁迫下种子发芽的方法,对于盐碱地区的植物生长具有重要的意义。糖是光合作用的主要产物,不仅作为代谢物质为植物生长发育提供能量,还是主要的细胞渗透调节剂,并作为植物体内的一种信号分子参与植物生长发育进程的调控。葡萄糖和蔗糖是可溶性糖,在生物胁迫和非生物胁迫中起信号调节作用^[3];果糖也是植物在逆境胁迫下的一种重要渗透调节物质^[4];壳聚糖是甲壳素脱乙酰化后得到的一种聚氨基葡萄糖,能够增强植株对逆境胁迫的抗性^[5];海藻糖是非还原性双糖,对生物大分子和生物体具有非特异性保护作用,逆境条件下可以保护细胞活性物质、促进蛋白质合成、增强质膜流动性及功能酶稳定性^[6]。

关于外源糖对盐胁迫下种子萌发和幼苗生长的影响,前人有一些报道。汪菊香^[7]发现,外源葡萄糖通过抑制黄瓜根中 Na^+ 和 Cl^- 向地上部运输,减轻叶片中 Na^+ 和 Cl^- 积累诱导的离子毒害,缓解盐胁迫对光合作用的抑制,从而促进盐胁迫下黄瓜幼苗的生长。凌腾芳等^[8]发现,果糖能明显提高盐胁迫下水稻种子的萌发。赵莹等^[9]发现,外源蔗糖可显著提高盐胁迫下玉米体内可溶性糖含量,降低细胞渗透势,减缓盐胁迫引起的细胞失水。徐卫红等^[5]发现,外源壳聚糖处理提高了大豆幼苗 SOD 活性,对盐胁迫下大豆幼苗体内活性氧淬灭、减少膜脂过氧化、降低细胞膜脂过氧化产物含量、缓解盐害有重要作用。田礼欣等^[10]发现,海藻糖处理能缓解盐胁迫对玉米幼苗根系的抑制作用,提高根系持水能力,减轻盐胁迫对玉米幼苗根系生物膜损害,保护生物膜结构的稳定性和正常生理代谢。

玉米作为一种典型的盐敏感植物,当盐浓度较高时,盐胁迫会干扰离子稳态,产生活性氧,破坏膜脂透性,抑制玉米生长,导致减产甚至死亡^[11]。然而,目前关于不同浓度不同糖对玉米种子发芽和幼苗生长影响的比较研究,报道较少。本文以前期筛选出的两个不同耐盐玉米品种为材料,采用不同浓度的葡萄糖、果糖、蔗糖、壳聚糖、海藻糖浸种处理,分析对盐胁迫下玉米种子萌发、幼苗生长、叶绿素含量和抗氧化酶活性的

影响,以获得最佳浸种糖类及浸种浓度,探索一种有效提高玉米苗期耐盐性的方法,为盐碱地区的玉米生产提供参考。

1 材料和方法

1.1 实验材料

供试材料为耐盐玉米品种伟科 702 和盐敏感玉米品种蠡玉 16。

1.2 实验处理

采用葡萄糖、果糖、蔗糖、壳聚糖、海藻糖 5 种糖处理,每种糖设 $5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $10 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $15 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 3 个浓度。挑选籽粒饱满、大小一致、无损坏的玉米种子,分别放置在盛有不同浸种液的烧杯中,种子重量(g)与溶液体积(mL)的比例为 1:5,20 °C 黑暗条件下浸种 12 h。浸种完毕后,蒸馏水冲洗 5~6 次,回干 24 h,备用。

1.3 发芽实验

采用 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 溶液模拟盐环境,对种子进行砂床发芽试验,以未浸种种子为 ck,每个处理 3 次重复。每天统计发芽种子数,发芽第 10 天时每个重复随机取 10 株幼苗,测量苗高、根长,称取苗鲜重和根鲜重,70 °C 烘箱中烘干称取苗干重和根干重。发芽第 10 天时的发芽率定为最终发芽率;按照本课题组^[12]的方法计算发芽势、发芽率、平均发芽时间、发芽指数。

1.4 生理指标测定

采用刘新^[13]的方法测定叶绿素含量、SOD 活性、POD 活性和 MDA 含量。

1.5 统计分析

利用 Excel 2019 和 DPS 7.05 软件处理数据,OriginPro 9.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同糖浸种对盐胁迫下玉米种子发芽指标的影响

从表 1 可看出,品种间相比,伟科 702 的发芽势、发芽率、最终发芽率、发芽指数显著高于蠡玉 16,平均发芽时间显著低于蠡玉 16;不同糖处理间比较,各项发芽指标表现为果糖 > 葡萄糖 > 蔗糖 > 海藻糖 > 壳聚糖。与 ck 相比,两个品种施加外源糖后发芽指标均显著提升,且随着糖浓度的升高呈先升高后降低的变化趋势,在 $10 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 时提升效果最好。说明,糖浸种可以有效缓解盐胁迫对玉米种子萌发的抑制作用。

2.2 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗生长的影响

与 ck 相比,两个品种葡萄糖处理后的苗鲜重、苗干重、根鲜重和根干重分别提高 24.30% 和 25.32%、18.33% 和 26.67%、32.32% 和 33.22%、40.40% 和

44.04%，果糖处理后的这4个幼苗生长指标分别提高35.06%和47.92%、36.67%和52.22%、57.97%和58.02%、69.69%和63.09%，蔗糖处理后的这4个幼苗生长指标分别提高21.34%和23.24%、20.83%和26.67%、31.31%和27.83%、33.33%和34.52%，壳聚糖处理后的这4个幼苗生长指标分别提高23.81%和23.57%、21.67%和23.33%、36.82%和29.29%、

43.43%和34.52%，海藻糖处理后的这4个幼苗生长指标分别提高22.33%和27.52%、19.17%和26.67%、35.35%和39.62%、43.43%和34.52%（表2）。随着糖浓度的增加，浸种处理后幼苗生长指标呈先升高后降低的变化趋势，以 $10\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度处理表现最高。可见，糖浸种能促进盐胁迫下玉米幼苗的生长，且 $10\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 果糖的促进作用最好。

表1 不同糖浸种对盐胁迫下玉米种子发芽指标的影响

Table 1 Effects of different sugar-soaking on germination index of maize seeds under salt stress

外源糖	浓度/ ($\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	发芽势/%		发芽率/%		最终发芽率/%		平均发芽时间/d		发芽指数	
		伟科 702	鑫玉 16	伟科 702	鑫玉 16	伟科 702	鑫玉 16	伟科 702	鑫玉 16	伟科 702	鑫玉 16
ck	0	54.0 h	32.5 e	73.0 g	50.0 e	73.5 h	55.5 f	5.8 a	6.4 a	7.5 e	3.5 g
	5	75.0 ef	49.0 d	84.5 c	61.0 d	85.5 de	62.0 e	4.1 cd	4.7 e	11.0 d	4.5 f
葡萄糖	10	85.5 bc	59.0 b	92.5 b	72.0 b	94.0 bc	73.0 bc	3.5 e	4.4 f	14.0 bc	6.5 de
	15	78.5 de	46.5 d	85.5 c	65.0 c	85.5 de	66.0 d	3.9 d	5.1 cd	10.5 d	8.5 c
果糖	5	90.0 b	56.5 bc	90.5 b	73.0 b	93.5 bc	74.0 b	3.0 f	3.8 h	15.5 b	10.5 b
	10	98.0 a	72.5 a	99.0 a	83.0 a	100.0 a	84.0 a	2.8 g	3.3 i	20.5 a	16.5 a
蔗糖	15	88.0 bc	54.5 c	91.5 b	73.0 b	95.5 b	74.0 b	3.0 f	3.9 gh	13.5 c	12.0 b
	5	66.0 g	45.5 d	83.0 cd	61.5 d	84.0 de	62.5 e	4.2 cd	4.7 e	10.5 d	6.5 de
壳聚糖	10	79.0 de	58.5 bc	92.5 b	70.5 b	93.5 bc	70.5 c	3.4 e	4.2 fg	13.5 c	8.5 c
	15	69.0 g	48.5 d	85.5 c	61.0 d	86.5 d	62.0 e	4.3 bc	4.9 de	11.0 d	6.5 de
海藻糖	5	76.5 ef	48.0 d	79.0 ef	60.5 d	80.0 g	61.0 e	4.0 cd	5.4 b	10.5 d	4.5 f
	10	87.0 bc	59.0 b	91.5 b	70.5 b	93.0 bc	71.5 bc	3.6 e	4.9 de	13.5 c	7.0 cd
海藻糖	15	74.0 ef	46.5 d	76.5 f	59.5 d	84.5 de	60.5 e	4.1 cd	5.4 b	11.0 d	4.5 f
	5	76.5 ef	46.5 d	79.5 de	60.0 d	81.5 fg	61.0 e	4.2 cd	5.3 bc	11.0 d	5.5 ef
海藻糖	10	81.0 cd	59.0 b	90.5 b	72.5 b	91.5 c	73.5 bc	3.4 e	5.1 cd	13.5 c	7.5 cd
	15	70.5 fg	47.5 d	80.5 de	59.0 d	82.5 ef	60.0 e	4.5 b	5.4 b	10.5 d	4.5 f

注：表中数据为各个指标的平均值，同一玉米品种同一列数字后的不同字母表示处理间差异达到显著水平($p < 0.05$, LSD法)。下同。

表2 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗生长的影响

Table 2 Effects of soaking seeds with different sugars on maize seedling growth under salt stress

外源糖	浓度/ ($\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	苗鲜重/[$\text{g}\cdot(10\text{株})^{-1}$]		苗干重/[$\text{g}\cdot(10\text{株})^{-1}$]		根鲜重/[$\text{g}\cdot(10\text{株})^{-1}$]		根干重/[$\text{g}\cdot(10\text{株})^{-1}$]	
		伟科 702	鑫玉 16	伟科 702	鑫玉 16	伟科 702	鑫玉 16	伟科 702	鑫玉 16
ck	0	4.06 h	3.04 i	0.40d	0.30 d	3.63 h	2.97 i	0.33 h	0.28 g
	5	4.85 ef	3.64 ef	0.46 c	0.36 c	4.46 g	3.67 g	0.43 fg	0.38 d
葡萄糖	10	5.34 bc	4.06 d	0.50 b	0.42 b	5.46 bc	4.40 c	0.51 c	0.43 c
	15	4.95 ef	3.73 e	0.46 c	0.36 c	4.49 g	3.80 f	0.45 e	0.37 de
果糖	5	5.29 bc	4.18 bc	0.52 b	0.43 b	5.25 d	4.24 e	0.54 b	0.42 c
	10	5.99 a	5.13 a	0.61 a	0.51 a	6.58 a	5.44 a	0.61 a	0.50 a
蔗糖	15	5.17 d	4.18 bc	0.51 b	0.43 b	5.37 cd	4.39 c	0.53 b	0.45 b
	5	4.80 fg	3.53 gh	0.46 c	0.36 c	4.52 g	3.49 h	0.41 g	0.36 ef
壳聚糖	10	5.21 cd	4.23 bc	0.52 b	0.41 b	5.27 d	4.25 de	0.49 d	0.42 c
	15	4.77 g	3.48 h	0.47 c	0.37 c	4.51 g	3.65 g	0.42 g	0.35 f
海藻糖	5	4.98 e	3.56 gh	0.47 c	0.35 c	4.73 e	3.66 g	0.45 e	0.35 f
	10	5.38 b	4.07 cd	0.51 b	0.40 b	5.42 bc	4.38 cd	0.52 bc	0.42 c
海藻糖	15	4.72 g	3.64 ef	0.48 c	0.36 c	4.75 e	3.48 h	0.45 e	0.36 ef
	5	4.77 g	3.65 ef	0.46 c	0.36 c	4.58 fg	3.89 f	0.45 e	0.35 f
海藻糖	10	5.29 bc	4.27 b	0.51 b	0.41 b	5.51 b	4.63 b	0.51 c	0.42 c
	15	4.84 ef	3.71 ef	0.46 c	0.37 c	4.65 ef	3.92 f	0.46 e	0.36 ef

2.3 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗叶绿素含量的影响

图1表明,品种间相比,伟科702的叶绿素含量显著高于蠡玉16。葡萄糖、果糖、蔗糖、壳聚糖、海藻糖浸种处理后,两个品种叶绿素含量分别是ck的1.25倍和1.23倍、1.37倍和1.43倍、1.27倍和1.26倍、1.27倍和1.19倍、1.20倍和1.22倍,可见果糖浸种效果最好。随着糖浓度的增加,叶绿素含量呈先升高后降低的趋势,10 g·L⁻¹处理最高。说明10 g·L⁻¹果糖浸种可以更有效增加盐胁迫下玉米幼苗叶绿素含量。

2.4 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗 SOD 活性的影响

图2表明,外源糖浸种处理后,两个玉米品种幼苗SOD活性均显著升高,不同外源糖处理对SOD活性的影响存在差异,其中果糖处理最大。随着糖浓度的增加,两个玉米品种幼苗的SOD活性均呈单峰曲线变化,10 g·L⁻¹时达到峰值。与ck相比,两个品种葡萄糖、果糖、蔗糖、壳聚糖、海藻糖处理下的SOD活性分别

提高16.18%和20.46%、34.24%和38.64%、22.05%和22.57%、24.45%和25.78%、22.14%和24.03%。说明糖浸种可以显著提高玉米幼苗SOD活性。

2.5 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗 POD 活性的影响

图3表明,外源糖浸种处理后,两个品种幼苗的POD活性均显著升高,其中果糖处理最高,其他4种糖处理间差异不显著。浓度间比较,10 g·L⁻¹处理下的POD活性最高;与ck相比,两个玉米品种在10 g·L⁻¹葡萄糖、果糖、蔗糖、壳聚糖、海藻糖处理下的POD活性分别提高9.55%和11.03%、21.25%和15.47%、9.56%和9.47%、13.34%和11.10%、12.13%和13.40%。说明外源糖浸种能够提高盐胁迫下玉米幼苗POD活性,以10 g·L⁻¹果糖处理效果最好。

2.6 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗 MDA 含量的影响

图4表明,与ck相比,不同外源糖浓度处理下,两个玉米品种幼苗MDA含量显著降低,且随着浓度升

图1 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗叶绿素含量的影响

Fig.1 Effects of different sugars on chlorophyll content of maize seedlings under salt stress

图2 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗 SOD 活性的影响

Fig.2 Effects of soaking seeds with different sugar on SOD activity of maize seedlings under salt stress

图3 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗 POD 活性的影响

Fig.3 Effects of different sugars on POD activity of maize seedlings under salt stress

图4 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗 MDA 含量的影响

Fig.4 Effects of soaking seeds with different sugars on MDA content in maize seedlings under salt stress

高,呈先降低后升高的变化趋势,在 $10 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 时最低。5 种糖之间比较,果糖处理的 MDA 含量显著低于其他糖。说明 $10 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 果糖浸种能更有效地抑制盐胁迫导致的膜质过氧化。

3 讨论

3.1 不同糖浸种对盐胁迫下玉米种子发芽和幼苗生长的影响

盐胁迫能够降低植物根部区域的细胞外水势和水的生物利用度,阻碍植物生长和生物量生产。施用外源糖能抵消盐胁迫对作物生长的不利影响^[14]。Zeid 等^[14]发现,海藻糖通过改善植物组织的水分状况,降低了盐胁迫对蚕豆幼苗生长的抑制作用。凌腾芳等^[8]发现,葡萄糖、果糖能有效地改善盐胁迫下水稻种子的发芽指标。壳聚糖、海藻糖、葡萄糖、蔗糖分别增加了盐胁迫下玉米^[15]、番茄^[16]、雪里蕻^[17]和荞麦^[18]的生物量。本研究中,外源糖浸种能有效缓解盐胁迫对玉米种子发芽和幼苗生长的抑制作用。这与前人研究是一致的。

3.2 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗叶绿素含量的影响

光合作用是植物体内重要的代谢过程,叶绿素含量的高低直接反映植株的生长状况及叶片的光合能力。盐胁迫环境通过抑制光合酶活性使光合色素含量降低,从而影响植物生长^[19]。王丽燕等^[20]发现,盐胁迫下施加 $5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 葡萄糖后,番茄的叶绿素含量达到峰值。本试验中,外源糖浸种下叶绿素含量升高,且 $10 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理最高。外源糖显著提高了植物体内叶绿素合成前体物质 5-氨基酮戊酸(ALA)的含量,保证足够的 ALA 转化合成胆色素原,从而提高了叶绿素含量^[21]。因此,外源糖能有效增加叶绿素含量,最适浓度因植物不同存在差异。

3.3 不同糖浸种对盐胁迫下玉米幼苗抗氧化酶活性和 MDA 含量的影响

SOD 和 POD 作为植物系统防御外界不良环境的保护酶,能够清除植物体内过多的自由基和过氧化物。MDA 是膜脂质过氧化产物,反映了植物遭受胁迫伤

害的程度。Mostofa 等^[22]发现,添加适量海藻糖能增加水稻的 SOD 和 POD 活性,提高对盐胁迫的适应能力。Hu 等^[23]发现,不同浓度葡萄糖处理后,盐胁迫下小麦幼苗 SOD 和 POD 活性增加,且以 $0.09 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度最高。胡慧芳^[24]发现,不同浓度海藻糖处理后,盐胁迫下黄瓜幼苗 MDA 含量降低,且在 $1.8 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度时最低。王丽燕等^[20]发现, $5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 葡萄糖处理后,盐胁迫下番茄 MDA 含量达到谷值。本研究中, 5 、 10 、 $15 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 糖浸种处理后,玉米幼苗 SOD 和 POD 活性升高,MDA 含量降低,且均出现在 $10 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 糖浓度时。说明外源糖能缓解盐胁迫对玉米生长的抑制作用,最适浓度因盐胁迫程度或作物不同而存在差异。

4 结 论

对盐胁迫下两个玉米品种进行外源糖浸种处理后,种子发芽势、发芽率、最终发芽率、发芽指数、幼苗生物量、叶绿素含量、SOD 和 POD 活性均提高,且均随糖浓度的增加呈先上升后下降的趋势;平均发芽时间和 MDA 含量降低,且随着糖浓度的增加呈先下降后上升的趋势。不同外源糖间比较,果糖浸种处理下各项指标最好。可见,盐胁迫环境下,糖浸种处理对玉米幼苗生长具有促进作用,且促进效果因外源糖种类及浓度而异,以 $10 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 果糖效果最佳。因此,外源糖浸种可作为改善盐胁迫环境下玉米生长的一种手段,这可为盐碱地区玉米的种植提供参考。

参考文献:

[1] Rolland F, E Baena-Gonzalez. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms[J]. Annual review of plant biology, 2006, 57(1): 675-709.

[2] Yadav P V, Kumari M, Ahmed Z. Seed Priming Mediated Germination Improvement and Tolerance to Subsequent Exposure to Cold and Salt Stress in Capsicum[J]. Research Journal of Seed Science, 2011, 4(3): 125-136.

[3] Keunen E, Peshev D, Vangronsveld J, et al. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress; extending the traditional concept[J]. Plant Cell and Environment, 2013, 36(7): 1242-1255.

[4] 杨晓红, 陈晓阳. 果聚糖对植物抗逆性的影响及相应基因工程研究进展[J]. 华北农学报, 2006, 21(z1): 6-11.

[5] 徐卫红, 徐芬芬, 俞晓风. 壳聚糖对盐胁迫下大豆幼苗抗盐性的影响[J]. 湖北农业科学, 2010(8): 1859-1861.

[6] 杨巧玲, 杨晓梅, 闫道良, 等. 外源海藻糖对盐胁迫下海滨锦葵种子萌发的影响[J]. 南方林业科学, 2014(2): 1-4.

[7] 汪菊香. 外源葡萄糖对盐胁迫下黄瓜幼苗光合作用和离子分布的影响[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(1): 7-10.

[8] 凌腾芳, 宣伟, 樊颖瑞, 等. 外源葡萄糖、果糖和 NO 供体 (SNP) 对盐胁迫下水稻种子萌发的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(2): 205-212.

[9] 赵莹. 外源糖缓解玉米盐胁迫生理生化机制研究[D]. 黑龙江: 黑龙江八一农垦大学, 2014.

[10] 田礼欣, 李丽杰, 刘旋, 等. 外源海藻糖对盐胁迫下玉米幼苗根系生长及生理特性的影响[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(4): 754-759.

[11] 张红, 董树亭. 玉米对盐胁迫的生理响应及抗盐策略研究进展[J]. 玉米科学, 2011, 19(1): 64-69.

[12] 张海艳, 赵延明. 特用玉米种子沙引发处理对其萌发及幼苗生理特性的影响[J]. 玉米科学, 2012, 20(2): 92-94, 98.

[13] 刘新. 植物生理学试验[M]. 北京: 高等教育出版社, 2018.

[14] Zeid I M. Trehalose as osmoprotectant for maize under salinity-induced stress[J]. Research Journal of Agriculture and Biological sciences, 2009, 5(5): 613-622.

[15] Turk H. Chitosan-induced enhanced expression and activation of alternative oxidase confer tolerance to salt stress in maize seedlings [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, (141): 415-422.

[16] 杨瑾, 廉华, 王彦宏, 等. 外源海藻糖对 NaCl 胁迫下番茄幼苗生理指标的影响[J]. 河南农业科学, 2009, 38(12): 97-100.

[17] 汪玉洁, 王俊涛, 郑胤建, 等. 不同浓度外源葡萄糖溶液对雪里蕻生长及品质的影响[J]. 长江蔬菜, 2015(12): 25-27.

[18] 刘丽萍. 外源蔗糖对荞麦种子萌发, 幼苗生长和黄酮积累及根系耐盐性的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2006.

[19] Hassan S, Al-Zahrani, Khalid, et al. Identification of physiological and biochemical markers for salt (NaCl) stress in the seedlings of mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] genotypes[J]. Saudi Journal of Biological sciences, 2019, 26(5): 1053-1060.

[20] 王丽燕, 薄存娇, 徐琳娜, 等. 外源葡萄糖对番茄盐胁迫耐受性的影响[J]. 北方园艺, 2018(7): 9-14.

[21] 王志红, 孔德钧, 陈雨莉, 等. 低氮下外源海藻糖对烤烟叶绿素代谢及叶绿体发育的影响[J]. 南方农业学报, 2019(6): 1191-1196.

[22] Hu M, Shi Z, Zhang Z, et al. Effects of exogenous glucose on seed germination and antioxidant capacity in wheat seedlings under salt stress [J]. Plant Growth Regulation, 2012, 68(2): 177-188.

[23] Mostofa M G, Hossain M A, Fujita M. Trehalose pretreatment induces salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings: oxidative damage and co-induction of antioxidant defense and glyoxalase systems[J]. Protoplasma, 2015, 252(2): 461-475.

[24] 胡慧芳. 外源海藻糖提高黄瓜抗逆性的研究[D]. 大连: 辽宁师范大学, 2008.