



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.

水稻耐盐碱生理与遗传机制研究进展

韩 笑^{1,2},马文东^{1,2},王桂玲^{1,2},周雪松^{1,2},陆文静^{1,2},刘乃生^{1,2}

(1. 国家耐盐碱水稻技术创新中心东北中心 佳木斯试验站,黑龙江 佳木斯 154026; 2. 黑龙江省农业科学院 水稻研究所,黑龙江 佳木斯 154026)

摘要:水稻作为我国最重要的粮食作物,正面临着种植区盐碱化加剧、种植面积减少的问题。盐碱胁迫下水稻发芽率明显降低,发芽延后,幼苗生长迟缓,穗数、千粒重等指标下降,严重影响水稻的产量和品质,进而影响我国的粮食安全。为了加深对水稻耐盐碱遗传机制的认识,从而提高水稻品种的耐盐碱能力,培育优良耐盐碱水稻新品种。本文分析了盐碱胁迫对水稻不同生育期农艺性状和生理机制的影响,并从渗透调节、离子平衡、抗氧化保护和激素调节等方面概述了近年来水稻耐盐碱生理机制和耐盐碱遗传机制的研究进展,并对今后水稻耐盐碱研究进行了展望。如加强针对水稻全生育期的耐盐碱研究,耐盐碱品种筛选要考虑品种整个生育期的综合表现,具体耐盐碱品种改良盐碱地的交互作用机制和具体应用还需要进一步深入研究。

关键词:盐碱化;盐碱胁迫;耐盐碱机理

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



盐碱地是一种广泛存在且具有耕种潜力的土地资源,我国盐碱地面积为 9 913 万 hm^2 ,约占全世界盐碱地面积的 10.3%^[1],主要分布在东北松嫩平原、黄淮海平原、西北干旱、半干旱区和滨海等地^[2-3]。我国耕地面积仅占世界耕地面积的 9%,却养活着世界近 20% 的人口,人口多耕地少是我国的基本国情。随着经济建设的快速发展,我国人均耕地面积不断减少,同时化肥农药的不合理使用和灌溉方式的不恰当造成土壤板结、盐碱化程度加剧,这些都严重威胁着我国的粮食安全。因此,盐碱地的开发利用是实现向“盐碱地要粮、向科技要粮”,进一步端牢“中国饭碗”的重要举措。

水稻是中等盐敏感作物,常作为盐碱地改良的首选粮食作物。盐碱地种植水稻在盐碱地改良中发挥着其他作物不可替代的作用。盐碱地中种植水稻,可通过灌溉对土壤的可溶性盐碱起到淋溶作用^[4],而且水稻根系可以分泌有机酸和吸收盐分进而改善土壤板结状况^[5],增强土壤储水能力,减少盐碱危害^[6]。因此,研究水稻对盐碱胁迫的响应机制及培育耐盐碱品种,对改良盐碱地和

保障我国粮食安全具有重要意义。本研究综述了盐碱胁迫对水稻不同生育期农艺性状和生理机制的影响,并从渗透调节、离子平衡、抗氧化保护和激素调节等方面概述了近年来水稻耐盐碱生理机制和耐盐碱遗传机制的研究进展,并对今后水稻耐盐碱研究进行了展望,以期为水稻耐盐碱研究及改良水稻品种的耐盐碱性提供理论依据,为盐碱地的高效利用及保障粮食安全奠定坚实的基础。

1 盐碱胁迫对水稻生长发育的影响

盐碱地致害成分主要指中性盐(NaCl 和 Na_2SO_4)和碱性盐(Na_2CO_3 和 NaHCO_3)^[7]。盐碱胁迫类型包括由中性盐造成的盐胁迫、碱性盐造成的碱胁迫和两种盐混合造成的混合盐碱胁迫,其致害程度由大到小依次为混合盐碱胁迫>碱胁迫>盐胁迫^[8]。盐碱化一般同时发生,盐胁迫的 pH 为 7~8,会造成离子胁迫和渗透胁迫^[9],离子胁迫是土壤中高浓度的盐离子引起植株对其他离子吸收困难,渗透胁迫是高浓度的盐离子造成植株吸水困难;碱胁迫的 pH 一般>8.5,通过高 pH 对植物造成一系列的影响,如营养元素吸收困难引起的新陈代谢紊乱,破坏离子平衡,同时碱胁迫也会造成离子胁迫和渗透胁迫^[10-11]。盐碱胁迫对水稻的危害在品种和不同生育期间均存在明显差异。水稻种子萌发期对盐的耐受性较强,幼苗期敏感,之后营养生长期对盐碱的耐受性

收稿日期:2022-05-20

基金项目:黑龙江省农业科学院“农业科技创新跨越工程”专项——寒地水稻种质资源创制与应用(HNK2019CX02)。

第一作者:韩笑(1992—),男,硕士,研究实习员,从事水稻选育育种及病虫害防治研究。E-mail:hanxiao310@163.com。

逐渐增强,进入生殖生长期后对盐碱的耐受性又开始变弱^[12]。水稻在全生育期中受到盐碱胁迫的危害和原因存在差异,研究不同生育期盐碱胁迫后水稻表型和生理指标的变化,可以了解盐碱胁迫对水稻不同生育期的影响,为耐盐碱水稻新品种选育提供理论依据。

1.1 对水稻种子萌发及苗期的影响

水稻萌发是水稻一生的起始阶段,对盐碱胁迫较为敏感。研究表明盐碱胁迫能抑制水稻种子萌发,碱胁迫下种子萌发受抑制程度大于盐胁迫。这说明高 pH 的碱胁迫对种子萌发比盐胁迫伤害更大^[13]。徐芬芬等^[14]利用混合盐碱处理水稻种子,结果发现发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数随着盐浓度的升高和 pH 的增大呈下降趋势。索艺宁等^[15]研究发现,盐碱胁迫下水稻苗期根数和根长都受到抑制,且碱胁迫条件下对水稻苗期根数和根长的抑制更显著。祁栋灵等^[16]研究苏打盐碱胁迫对水稻苗期表型的影响,结果发现随着盐碱浓度的升高,水稻地上鲜重、植株地下鲜重、株高和根长等逐渐下降,且地下部分受到的影响大于地上部分。由此可知,盐碱胁迫使种子发芽率降低、发芽时间延长,同时苗期根数和根长被抑制,导致地上鲜重和地下鲜重明显下降。

1.2 对水稻生殖生长的影响

盐碱胁迫对水稻生殖生长期的影响要比营养生长期更为显著^[17]。梁正伟等^[18]研究发现,盐碱胁迫下水稻株高变矮、单株分蘖力下降,抽穗期推迟,且随盐碱度增大下降趋势变大。赵海新^[19]研究发现,碱胁迫会抑制 4.5 叶龄水稻幼苗叶片中叶绿素的合成并促进其降解,且对叶绿素 a 的抑制作用更强。华春等^[20]研究表明,盐胁迫下水稻叶片中叶绿体减少、叶面积变小,光合作用被抑制。韦还和等^[21]研究表明,盐碱胁迫下水稻颖花分化受到抑制,会加速颖花退化,引起单穗颖花数减少,使花器官不正常发育。这说明盐碱胁迫抑制水稻光合作用,使有机物质积累下降,造成单株分蘖力下降、抽穗期推迟,导致颖花分化被抑制,花器官不能正常发育。

1.3 对水稻产量及品质的影响

1.3.1 产量 水稻产量构成包括单位面积穗数、每穗粒数、结实率和千粒重等因素。韦还和等^[21]研究发现,每穗粒数和产量随盐浓度增加明显降低,在 0.15% 和 0.30% 盐浓度下南粳 9108 每穗

粒数分别比对照减少 8.6% 和 19.8%,产量分别比对照减少 18.7% 和 54.5%。朱明霞等^[22]利用不同比例混合盐碱土处理水稻品种,结果发现盐碱胁迫下水稻千粒重、有效穗数、穗粒数、结实率均显著下降,导致水稻减产,当只用盐碱土胁迫时,水稻产量仅达对照的 1.12%。Khan 等^[23]认为,盐碱胁迫严重影响水稻幼穗的分化,导致幼穗长度显著缩短、小穗数和小穗一次枝梗数减少,谷粒密度以及谷粒的长、宽、厚等指标均有所降低,进而影响稻米的产量和品质^[24]。荆培培等^[25]研究发现,水稻产量随着盐浓度增加而下降,两个水稻品种在 35% 盐浓度下分别减产 65.68% 和 49.82%。李红宇等^[26]研究发现,盐碱胁迫使着粒密度、穗重和穗长均明显下降,其中,穗重相对抑制率最高,达 20.45%。这些研究表明盐碱胁迫会导致水稻有效穗数、每穗粒数、穗长和结实率均下降,最终导致水稻减产。

1.3.2 品质 水稻品质包括碾米品质、外观品质、营养品质和蒸煮食味品质。李红宇等^[26]研究发现,混合盐碱胁迫主要抑制寒地水稻穗数和穗重,同时蛋白质含量明显增加。周婵娟等^[27]研究表明,盐碱胁迫条件下,蛋白质含量、垩白粒率和垩白度均提高,精米率下降,这说明盐碱胁迫对水稻的加工品质及外观品质均有影响。贺奇等^[28]研究发现,随着盐碱浓度增加,垩白粒率和垩白度显著增加,直链淀粉含量减少,蛋白质含量增加,导致稻米品质变差。钟顺成等^[29]研究发现,精米率、整精米率、食味值等指标明显下降,外观品质中的长宽比也受到影响。这些研究说明随着盐碱浓度增加,稻米碾米品质中精米率、整精米率明显下降;外观品质中垩白粒率和垩白度均提高;营养品质中直链淀粉含量减少,蛋白质含量增加;蒸煮食味品质中食味值明显下降。

2 盐碱胁迫对水稻生理生化影响

2.1 对光合作用的影响

光合作用是绿色植物利用光能,同化二氧化碳和水制造有机物质并释放氧气的过程。光合作用为植物的生长发育提供能量和物质基础。前人研究表明盐碱胁迫会降低光合速率,抑制光合作用^[30]。高显颖等^[31]研究发现,随着盐碱浓度的提高,水稻光合作用呈下降趋势。刘晓龙等^[30]研究发现,孕穗初期开始盐胁迫能够使叶片叶绿素含量、净光合速率、气孔导度和表观叶肉导度显

著下降,同时,研究还证实非气孔限制因素是引起盐胁迫水稻品种光合速率减慢的主要因素。

2.2 对水稻体内离子含量的影响

盐碱地土壤中往往钠离子和氯离子含量较高,同时伴有较高的 pH,这导致植物体内离子失衡,新陈代谢紊乱。王志春等^[32]分析盐碱胁迫对植株体内离子的影响,结果发现分蘖期叶和叶鞘的 Na^+/K^+ 浓度随盐碱胁迫强度的增强而提高。吕海艳^[33]研究表明,盐碱胁迫下水稻幼苗地上部 Na^+ 含量随着盐碱胁迫强度的增强而提高,而 K^+ 含量的变化趋势则相反。滕祥勇等^[34]分析混合碱胁迫对水稻苗期植株矿质离子的影响,结果发现碱胁迫使植物体离子平衡被破坏,叶片 Na^+ 含量增加; K^+ 含量降低,叶片的降幅小于根系, K^+ 在叶片中分配比例增加,从而保持较高的 K^+/Na^+ 比,使植株少受盐害; Ca^{2+} 和 Mo^{2+} 含量在叶片中降低,而根系中含量增加; Mn^{2+} 含量降低,以根系中降幅显著; Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 含量呈现增加趋势。说明盐碱地中高浓度的 Na^+ 含量会引起苗期和分蘖期叶片 Na^+ 含量增加, Na^+/K^+ 浓度随盐碱胁迫强度的增强而提高。

2.3 对水稻细胞膜选择透过性的影响

细胞膜具有渗透作用,可以选择性控制物质进出细胞。然而盐碱胁迫会增强细胞膜渗透性,使细胞内大量的小分子有机物质和电解质渗透到细胞外,细胞内分子结构和功能均被破坏,内环境代谢紊乱^[6]。王志春等^[35]研究发现,盐碱胁迫下水稻 4 个生育期叶片电解质外渗率均比对照高,分蘖期叶片可溶性糖含量分别比对照高 9.20%、59.40%、72.25%和 83.12%,叶片游离脯氨酸累积量高于对照。赵海新^[19]研究发现,随碱浓度增加 4.5 叶龄水稻幼苗叶片相对含水量先升后降,脯氨酸、可溶性糖含量先降后升。由此可知,种植在盐碱地的水稻会通过提高小分子渗透调节物质的含量来维持正常的细胞渗透压。

3 水稻耐盐碱生理机制的研究

3.1 渗透调节

渗透调节是植物受到渗透胁迫时所表现出维持细胞内外渗透压稳定的能力^[36]。当植物受到盐碱胁迫使细胞内外渗透势不平衡时,细胞会积累渗透调节物质来降低细胞的渗透势,如在细胞内合成脯氨酸、糖类、多胺等物质来避免细胞中蛋白质、蛋白复合物和膜结构被破坏,进而维持细胞

正常的生理活动^[37]。Nguyen 等^[38]研究发现,盐胁迫下水稻幼苗植株茎内游离氨基酸和胺类物质大量积累,并且游离氨基酸的累积量与 Na^+ 浓度呈正相关。王旭明^[39]研究表明,盐胁迫对耐盐种质的危害较弱,表现在电导率较低,细胞膜透性较小,叶片叶绿素含量较高。盐胁迫下耐盐种质的丙二醛积累较少,而盐敏感种质的丙二醛积累较多,但高盐胁迫下 3 个不同耐盐种质的丙二醛含量均升高。说明水稻渗透调节在一定的胁迫强度内有效,超过一定范围,细胞膜的完整性将被破坏。

3.2 离子平衡

盐碱地土壤中 Na^+ 含量较高,同时伴有较高的 pH,导致水稻细胞内的离子紊乱,打破了胞内离子平衡。

碱胁迫下往往 pH 较高,使水稻根系活力下降,导致细胞膜透性增大,造成 Na^+ 、 Ca^{2+} 等大量积累和 Cl^- 、 H_2PO_4^- 等严重亏缺^[40]。李月婷^[41]研究发现,在盐胁迫下水稻苗期地下部 Na^+ 含量比对照高,且高于地下部 K^+ 的积累量,地上部 Na^+ 积累量低于 K^+ 积累量,地下部 Na^+/K^+ 显著高于地上部的 Na^+/K^+ 。Baba 等^[42]研究发现,短期内水稻木质部内的溶液中 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的浓度明显升高,体内的 Na^+ 转运被抑制, K^+ 数量迅速增加。Hussan 等^[43]研究发现,随着盐胁迫程度增强根系干重减少,地上部钾离子浓度明显降低,在茎和根中的 Na^+/K^+ 比下降,认为离子选择性吸收是主要的耐盐机理。水稻可以通过 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白排出 Na^+ 或减少 Na^+ 的进入;可以利用液泡膜上的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白将部分多余的 Na^+ 导入液泡中;还可以分泌 Na^+ 来维持离子平衡^[44-45]。

3.3 抗氧化保护

盐碱胁迫可以引起水稻植株活性氧的快速积累发生氧化胁迫,同时水稻通过产生抗氧化调节酶降低盐碱胁迫带来的损伤。抗氧化调节酶包括超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶、抗坏血酸氧化物酶等^[6]。王旭明^[39]研究表明,盐胁迫下水稻植株的 SOD 活性显著高于盐敏感水稻,并且植株游离脯氨酸迅速积累,有利于 SOD 活性的激活,进而降低活性氧的积累。胡燕^[46]研究盐处理 5 和 10 d 的幼苗过氧化氢酶、活性氧和过氧化物酶的活性变化,结果发现过氧化氢酶和过氧

化物酶的积累可以减少活性氧积累,降低盐胁迫对膜系统的损伤。李娇等^[47]研究发现,在碱浓度低时,水稻体内的 SOD、CAT 及 POD 活性均明显提高,CAT 增幅达 50% 以上;然而碱胁迫浓度大于 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,这 3 种酶类活性均下降,当碱浓度为 $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时 POD 降幅达 48%。这些研究表明,水稻受到一定程度的盐碱胁迫后,可以通过自身合成、积累抗氧化酶来提高植株的耐碱性。

3.4 激素调节

植物激素是指植物体内产生能够调节植株生理过程的一些微量有机物。植物产生的激素有生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯和油菜素甾醇。研究发现植物激素可以降低盐碱胁迫对植株带来的损伤。汤日圣等^[48]研究表明,盐胁迫下脱落酸处理可以提高水稻秧苗叶片中抗坏血酸水平,并维持盐胁迫下还原型谷胱甘肽含量在较高水平。随着盐处理天数的增加,不同处理的秧苗叶片中还原型谷胱甘肽含量均呈下降趋势,且脱落酸处理的秧苗还原型谷胱甘肽含量降低幅度小于对照。刘莉^[49]分析认为,盐胁迫下乙烯和茉莉酸对水稻种子根生长具有抑制作用,盐胁迫通过乙烯依赖性途径促进茉莉酸合成,抑制细胞分裂及伸长,使水稻种子根生长受阻。张振华等^[50]研究盐胁迫下不同基因型水稻的生理机制差异,结果发现盐胁迫下耐盐基因型(IR651)比敏感基因型(IR29)具有更高的生物量,降低了植株体内盐分离子的浓度,进而减轻盐胁迫。盐胁迫初期 IR651 根部脱落酸的大量合成降低了叶片的蒸腾速率,从而抑制盐分离子的吸收,减轻了盐胁迫初期大量盐离子吸收对植株造成的永久性损伤。所以耐盐基因型水稻种质较大的生物量、根的生理特性以及盐胁迫初期脱落酸的合成均增强了其耐盐性,是耐盐基因型比敏感基因型具有更强耐盐性的重要原因。

4 水稻耐盐碱性遗传机理的研究

前人研究认为,水稻耐盐碱性是由多种抵抗盐碱胁迫的生理机制共同构成的,是由位于不同染色体上的多个基因控制的数量性状^[51]。Akbar 等^[52]分析盐胁迫下水稻苗期多个性状的遗传变异,结果发现苗高、地上部 Na^+ 和 Cl^- 含量、茎叶干重、根部干重具有较强的基因加性效应,遗传力较高;而根长和根部 Na^+ 、 Cl^- 含量的遗传力较

低,基因的显性作用占优势;并推测至少有 3 对基因控制茎、叶 Na^+ 、 Cl^- 含量的遗传,有 2 对基因控制根长、茎干重、叶干重和根干重。刘佳音等^[53]认为影响水稻成熟期耐盐碱性的性状位点来自双亲,存在着耐盐碱性遗传基础。石荃^[54]认为,水稻的遗传主要是由显性效应及基因加性效应进行控制,构成了水稻抗盐碱性能的遗传基础。在分析水稻的耐盐碱性遗传时,以水稻苗期进行的研究较多,水稻对盐碱胁迫的反应主要表现在植物的数量性状特征上。

5 结论与展望

盐碱地作为宝贵的潜在耕地资源,其开发利用对保护粮食安全意义重大。盐碱地的开发利用既要对盐碱地进行合理改良,又要提出适合水稻盐碱地种植的方法。现阶段盐碱地改良主要有物理改良技术、水利改良技术、化学改良技术和生物改良技术。虽然现有盐碱地改良技术较多,但应用于盐碱地的单一改良效果较差,应根据不同盐碱地区的地域特性和水气条件等选择适合当地的综合性改良措施。水稻盐碱地种植关键技术在于淡水充足条件下的稻田洗盐压盐技术,使土壤中可溶性盐随着换水排出田块,或渗到土壤深层,并保持一定的淡水层,减轻盐分对水稻正常生长和产量品质的影响。故可以根据具体生产实际,选择适合的盐碱地改良措施和水稻盐碱地种植技术相结合的方式,为盐碱地改良和水稻稳产、增产提供技术支撑和保障。

水稻对盐碱胁迫的响应是一系列复杂的生理调控过程,在水稻应对盐碱胁迫的生理机制方面已有大量的研究,包括渗透调节、离子平衡、抗氧化保护和激素调节等多个途径,反映着水稻对盐碱胁迫的耐受性。在水稻耐盐碱基因功能研究方面,现阶段主要是对水稻苗期进行研究,而水稻不同生育期对盐碱胁迫的响应机制不同,故苗期的盐碱性并不能判断水稻全生育期的耐盐性强弱。耐盐碱性基因的应用也需要进行全生育期的综合考量,观察克隆的功能基因在其他生育期是否发挥功能。目前在水稻耐盐碱品种育种方面也主要是根据种子苗期的耐盐碱性进行筛选,并不能保证整个生育期的耐碱性表现,进而无法保障盐碱胁迫下的产量。因此,水稻耐盐碱研究应从全生育时期进行综合考量,来保障其研究结果的准确性,更好地为水稻耐盐碱机理研究和耐盐碱新品

种的选育提供理论依据,为盐碱地的高效利用和保障粮食安全奠定坚实的基础。

参考文献:

- [1] 宋冬明,贺梅,李春光.水稻耐盐研究进展及展望[J].北方水稻,2013,43(1):74-77.
- [2] WANG S J, CHEN Q, LI Y, et al. Research on saline-alkali soil amelioration with FGD gypsum[J]. Resources Conservation and Recycling, 2017, 121: 82-92.
- [3] 罗成科,田蕾,毕江涛,等.种稻年限对盐碱土微量元素及水稻产量和品质的影响[J].生态环境学报,2019,28(8):1577-1584.
- [4] 徐璐,王志春,赵长巍,等.东北地区盐碱土及耕作改良研究进展[J].中国农学通报,2011,27(27):23-31.
- [5] 梁银培,孙健,索艺宁,等.水稻耐盐性和耐碱性相关性状的QTL定位及环境互作分析[J].中国农业科学,2017,50(10):1747-1762.
- [6] 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.
- [7] GUO H, HUANG Z, LI M, et al. Growth, ionic homeostasis, and physiological responses of cotton under different salt and alkali stresses[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 21844.
- [8] 金梦野,李小华,昉李泽,等.盐碱复合胁迫对水稻种子发芽的影响[J].中国生态农业学报,2020,28(4):566-574.
- [9] 刘建新,刘瑞瑞,贾海燕,等.外源 H_2S 对盐碱胁迫下裸燕麦幼苗叶片渗透胁迫的调节作用[J].生态学杂志,2020,39(12):3989-3997.
- [10] GUO R, SHI L, YAN C, et al. Ionic and metabolic responses to neutral salt or alkaline salt stresses in maize (*Zea mays* L.) seedlings[J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1):41.
- [11] ZHANG H, LI X, NAN X, et al. Alkalinity and salinity tolerance during seed germination and early seedling stages of three alfalfa (*Medicago sativa* L.) cultivars[J]. Legume Research, 2017, 40(5):853-858.
- [12] HAKIM M A, JURAIMI A S, BEGUM M, et al. Effect of salt stress on germination and early seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. African Journal of Biotechnology, 2010, 9(13):1911-1918.
- [13] KAYA M D, OKCU G, ATAK M, et al. Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.) [J]. European Journal of Agronomy, 2006, 24(4):291-295.
- [14] 徐芬芬,罗雨晴.混合盐碱胁迫对水稻种子萌发的影响[J].种子,2012,31(2):85-87.
- [15] 索艺宁,张春可,于乔乔,等.盐、碱胁迫下水稻苗期根数和根长的QTL分析[J].华北农学报,2018,33(5):9-15.
- [16] 祁栋灵,韩龙植,张三元.水稻耐盐/碱性鉴定评价方法[J].植物遗传资源学报,2005,6(2):226-230.
- [17] RAO P S, MISHRA B, GUPTA S R, et al. Reproductive stage tolerance to salinity and alkalinity stresses in rice genotypes[J]. Plant Breeding, 2008, 127(3):256-261.
- [18] 梁正伟,杨福,王志春,等.盐碱胁迫对水稻主要生育性状的影响[J].生态环境,2004,13(1):43-46.
- [19] 赵海新.碱胁迫对水稻叶绿素及叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响[J].作物杂志,2020(1):98-102.
- [20] 华春,王仁雷.盐胁迫对水稻叶片光合效率和叶绿体超显微结构的影响[J].山东农业大学学报(自然科学版),2004(1):27-31.
- [21] 韦还和,张徐彬,葛佳琳,等.盐胁迫对水稻颖花形成及籽粒充实的影响[J].作物学报,2021,47(12):2471-2480.
- [22] 朱明霞,高显颖,邵玺文,等.不同浓度盐碱胁迫对水稻生长发育及产量的影响[J].吉林农业科学,2014,39(6):12-16.
- [23] KHAN M A, ABDULLAH Z. Salinity-sodicity induced changes in reproductive physiology of rice (*Oryza sativa* L.) under dense soil conditions[J]. Environmental and Experimental Botany, 2003, 49(2):145-157.
- [24] SHEREEN A, ANSARI R, FLOWERS T J, et al. Rice cultivation in saline soils[M]. Springer: Dordrecht, 2002: 189-192.
- [25] 荆培培,崔敏,秦涛,等.土培条件下不同盐分梯度对水稻产量及其生理特性的影响[J].中国稻米,2017,23(4):26-33.
- [26] 李红宇,潘世驹,钱永德,等.混合盐碱胁迫对寒地水稻产量和品质的影响[J].南方农业学报,2015,46(12):2100-2105.
- [27] 周婵婵,王术,黄元财,等.不同水稻品种产量和品质对盐碱胁迫的响应[J].种子,2017,36(11):29-33.
- [28] 贺奇,杨锋,冯伟东,等.盐碱胁迫对宁夏水稻品质影响比较[J].宁夏农林科技,2021,62(8):1-4.
- [29] 钟顺成,李鑫,毛艇,等.不同水稻品种品质特性对高浓度盐胁迫的响应[J].北方水稻,2022,52(1):25-28,34.
- [30] 刘晓龙,徐晨,徐克章,等.盐胁迫对水稻叶片光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J].作物杂志,2014(2):88-92.
- [31] 高显颖,义如格勒图,巴图仓,等.苏打盐碱胁迫对灌浆期水稻剑叶光合特性和产量的影响[J].安徽农业科学,2018,46(8):61-63.
- [32] 王志春,杨福,陈渊,等.苏打盐碱胁迫下水稻体内的 Na^+ 、 K^+ 响应[J].生态环境,2008(3):1198-1203.
- [33] 吕海艳.盐碱胁迫对水稻根系形态特征及产量的影响[D].长春:中国科学院大学(东北地理与农业生态研究所),2014.
- [34] 滕祥勇,李鹏志,林秀云,等.碱性盐胁迫对水稻苗期矿物质离子吸收与分配的影响[J].东北农业科学,2022,47(1):11-16.
- [35] 王志春,杨福,齐春艳,等.盐碱胁迫下水稻渗透调节的生理响应[J].干旱地区农业研究,2010,28(6):153-157.
- [36] 巫明明,曾维,翟荣荣,等.水稻耐盐分子机制与育种研究进展[J].中国水稻科学,2022:1-13.
- [37] 邵雷,赵宝存,沈银柱,等.植物耐盐性及耐盐相关基因的研究进展[J].河北师范大学学报(自然科学版),2008,32(2):243-248.
- [38] NGUYEN T T H, IE S S, KOBAYASHI K, et al.

- Accumulation of some nitrogen compounds in response to salt stress and their relationships with salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedling [J]. *Plant Growth Regulation*, 2003, 41(2):159-164.
- [39] 王旭明. 盐胁迫下 4 个基因型水稻耐盐生理效应分析[D]. 湛江:广东海洋大学, 2019.
- [40] CHUAMNAKTHONG S, NAMPEI M, UEDA A. Characterization of Na^+ exclusion mechanism in rice under saline-alkaline stress conditions[J]. *Plant Science*, 2019, 287:110171.
- [41] 李月婷. 水稻苗期耐盐种质资源的筛选与鉴定[D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2020.
- [42] BABA T, FUJIYA M H. Shortterm response of rice and tomato to NaCl stress in relation to ion transport[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2003, 49(4):513-519
- [43] HUSSAN N, ALI A, SARWAR G, et al. Mechanism of salt tolerance in rice [J]. *Pedosphere*, 2003, 13 (3): 233-238.
- [44] EDUARDO B, GILAD A, MARIS A. Sodium transport in plant cells [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes*, 2000, 1465:140-151.
- [45] ETANA P, MIRO V, YORAM G, et al. Na^+/H^+ antiporters[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2001, 1505: 144-157.
- [46] 胡燕. 雷琼耐盐水稻种质的筛选及其耐盐性的生理机制研究[D]. 湛江:广东海洋大学, 2020.
- [47] 李娇, 卜宁, 辛世刚, 等. Na_2CO_3 胁迫对水稻幼苗光合、荧光及抗氧化酶的影响[J]. *沈阳师范大学学报(自然科学版)*, 2013, 31(4):556-560.
- [48] 汤日圣, 童红玉, 唐现洪, 等. 脱落酸提高水稻秧苗耐盐性的效果[J]. *江苏农业学报*, 2012, 28(4):910-911.
- [49] 刘莉. 盐胁迫下植物激素对水稻种子萌发及幼苗根系生长的调控机理研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2018.
- [50] 张振华, 刘强, 宋海星, 等. 水稻生长、根系生理特性和 ABA 含量的基因型差异与耐盐性的关系[J]. *植物营养与肥料学报*, 2011, 17(5):1035-1043.
- [51] FLOWER T J. Improving crop salt tolerance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(369):307-319.
- [52] AKBAR M, KHUSH G S, HILLE RISLANBERS D. Genetics of salt tolerance in rice[C]//Jones M P. Rice genetics proceeding of international rice genetics symposium. Philippines: International Rice Research Institute, 1985, 5:399-409.
- [53] 刘佳音, 邵晓宇, 邹丹丹, 等. 水稻耐盐碱鉴定方法及评价指标研究进展[J]. *杂交水稻*, 2019, 34(6):1-6.
- [54] 石荃. 水稻耐盐碱性生理和遗传研究进展分析[J]. *南方农机*, 2020, 51(8):39.

Research Progress on Physiological and Genetic Mechanism of Saline-Alkali Tolerance in Rice

HAN Xiao^{1,2}, MA Wen-dong^{1,2}, WANG Gui-ling^{1,2}, ZHOU Xue-song^{1,2}, LU Wen-jing^{1,2}, LIU Nai-sheng^{1,2}

(1. Jiamusi Experimental Station, Northeast Branch of National Center of Technology Innovation for Saline-Alkali Tolerant Rice, Jiamusi 154026, China; 2. Rice Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi 154026, China)

Abstract: Rice, as the most important food crop in my country, is facing the problem of increasing salinization in planting areas and decreasing planting area. Under saline-alkali stress, the germination rate of rice was significantly reduced, the germination was delayed, the growth of seedlings was slow, the number of ears, 1 000-grain weight and other indicators decreased, which seriously affected the yield and quality of rice then affects the food security of our country; In order to deepen the understanding of genetic mechanism of saline-alkali tolerance in rice, improve the saline-alkali tolerance ability of rice varieties, and cultivate good saline-alkali tolerance new rice varieties. This paper analyzed the effects of saline-alkali stress on agronomic traits and physiological mechanisms of rice at different growth stages, and summarized the recent research on the physiological mechanisms of rice saline-alkali tolerance from four regulatory pathways, including osmotic regulation, ion balance, antioxidant protection, and hormone regulation. Finally, the research progress of the genetic mechanism of salinity tolerance was briefly described, and the future research on salinity tolerance in rice was prospected. It is necessary to strengthen the research on saline-alkali tolerance in the whole growth period of rice, the comprehensive performance of varieties in each period should be considered in the selection of saline-alkali tolerant varieties, and the interaction mechanism and specific application of saline-alkali tolerant varieties in improving saline-alkali land need in-depth research and analysis.

Keywords: salinization; saline-alkali stress; saline-alkali tolerant mechanism