



常汇琳, 聂守军, 刘晴, 等. 盐胁迫对水稻生长发育的影响及外源物质对其调节作用的研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2022(8):68-73.

盐胁迫对水稻生长发育的影响及外源物质对其调节作用的研究进展

常汇琳^{1,2}, 聂守军^{1,2}, 刘晴^{1,2}, 刘宇强^{1,2}, 马成^{1,2}, 王婧泽^{1,2}, 宗天鹏^{1,2}, 孙中华^{1,2}

(1. 黑龙江省农业科学院 绥化分院, 黑龙江 绥化 152000; 2. 国家耐盐碱水稻技术创新中心 东北中心, 黑龙江 哈尔滨 150086)

摘要:减轻土壤盐害对农业生产的不利影响是当前农业科研人员面临的一项重大挑战。外源物质可以通过增强光合作用、提高渗透调节作用、提高抗氧化酶活性以及调节离子运输、减少离子毒害方式减轻盐害。本文总结了盐胁迫对水稻种子萌发、植株生长及叶片发育的影响, 盐胁迫导致水稻生长过程中的 Na^+/K^+ 变化、气孔导度降低、光合速率降低、活性氧含量增加等生理变化, 以及盐胁迫对水稻生物量和产量的影响。探讨了激素、有机渗透调节物、气体信号类和离子类外援物质对盐胁迫下水稻生长的调节作用, 并对今后水稻盐胁迫缓解方法进行了展望。

关键词:水稻; 盐胁迫; 外源物质

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



世界范围内盐渍土面积约 8.33 亿 hm^2 , 受盐渍化影响的灌溉耕地面积约为 2.3 亿 hm^2 , 受盐渍化影响的耕地面积约为 0.45 亿 hm^2 。此外, 盐碱化土地占全部可灌溉土地的 15%, 占耕地面积的 20%^[1]。据国家统计局 2018 年统计数据, 黑龙江省水稻种植面积占全国水稻种植总面积的 12.53%, 产量占比达 12.66%。在黑龙江省西部分布着有基本种稻条件的苏打盐碱地 100 万 hm^2 , 生产潜力巨大^[2]。有效利用盐碱地这一重要的后备耕地战略资源, 对保障国家粮食安全具有重要作用。水稻是盐敏感的单子叶作物, 土壤中盐的吸收和积累会严重影响其产量。盐胁迫会引发水稻生理、形态、细胞超微结构变化、生化物质合成以及其他各种分子活化反应, 降低水稻生长速度, 促使新陈代谢改变^[3], 进而影响水稻产量与品质。为了提升水稻的耐盐能力, 使水稻更好地适应盐胁迫环境, 改善其生长发育状况, 前人开展了大量不同外源物添加方式、时期以及浓度对水稻耐盐能力的缓解和提高的研究。根据属性将水稻中能够利用的减缓盐害的外源物质分为激素类、有机

渗透调节类、离子类和其他气体信号四大类。本文通过概述盐胁迫对水稻生长发育的影响, 以及外源物质添加的有效性, 深入了解外源物质调控水稻耐盐性的机制, 为进一步利用外源物质单剂或复配缓解水稻盐胁迫毒害奠定基础。

1 盐胁迫对水稻生长发育及产量的影响

盐胁迫的发生是由于自然或人为活动导致高浓度可溶性盐在地下水中的积累。最有利于养分有效性且适宜农作物生长的土壤 pH 为 4.5~7.5, 电导率(EC) $< 4 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$, 可交换钠百分比(ESP) < 15 , 钠吸收速率(SAR) < 15 。根据联合国粮食农业组织(FAO)报告, 盐渍土壤中含有高浓度可溶性盐, 如钠(Na^+)、镁(Mg^{2+})、钙(Ca^{2+})、氯化物(Cl^-)和硫酸盐(SO_4^{2-})。盐渍土壤中高浓度的可溶性盐会严重影响作物生长发育, 甚至影响产量和品质。盐胁迫对水稻生长发育和产量的影响非常严重, 尤其是在授粉和施肥阶段; 盐胁迫会导致水稻抽穗延迟, 从而降低其他产量构成因素。此外, 盐胁迫一般对种子萌发、幼苗生长、叶片大小、地上部生长、根长、地上部干重、地上部鲜重、单株分蘖数、花期、小穗数、不育颖花百分率、生物产量和籽粒产量均有不利影响。

1.1 形态变化

1.1.1 种子萌发 种子萌发过程是由许多生理和生化变化导致胚胎激活的复杂现象组成, 是总生物量和产量生产的基础。种子发芽率、发芽时

收稿日期: 2022-05-23

基金项目: 黑龙江省农业科学院院级课题“寒地耐盐碱水稻种质资源创制新与应用”(2021YYF038)。

第一作者: 常汇琳(1991—), 女, 博士, 助理研究员, 从事水稻遗传育种工作。E-mail: huilin_chang1991@sina.com。

通信作者: 聂守军(1969—), 男, 学士, 研究员, 从事水稻遗传育种与栽培工作。E-mail: nsj-0821@163.com。

间和盐浓度水平之间通常存在显著负相关。研究表明,盐分导致水稻种子发芽延迟,在 100 和 200 mmol·L⁻¹ NaCl 的高盐胁迫下,溶质渗透最少的水稻品种表现出较高的发芽率。根据水稻品种基因型不同,盐胁迫下萌发反应不同,盐浓度逐渐增加到 150 mmol·L⁻¹ 种子发芽受到不利影响甚至延迟发芽^[4]。

1.1.2 植株生长 研究表明盐胁迫对植株株高和地上部高度产生负面影响。盐胁迫引发植物气孔关闭,最终将导致叶片温度升高、伸长率降低。Amirjani^[5]用 0 和 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理水稻,探究盐浓度对水稻形态生长的影响,结果表明,盐胁迫下植株的地上部长度比对照降低了 71%。有研究表明盐胁迫对根长有显著影响,盐胁迫后根系长度会增加,可能与植株在低水势下维持、诱导根系伸长有关。上述研究结果也暗示了植物根系在盐胁迫下的适应性策略,以及植物将光合物质重新分配到根部的能力,同时限制其同化到地上部生物量。盐胁迫通常导致水稻植株干、鲜重降低,这是由于细胞中水势较低引起气孔关闭,导致二氧化碳供应受阻^[5]。

1.1.3 叶片发育 盐胁迫下水稻渗透势的变化也会影响叶片发育,从而降低水稻在第一阶段吸收水分和养分的能力。在此阶段,植株通过减少水分摄入量来抵御盐胁迫,表现为叶面积减少。离子毒性的第二阶段,Na⁺在叶片和蒸腾流中积累,导致老叶死亡。当老叶的死亡速度高于新叶的出现速度时,植物的光合作用能力大大降低,从而导致植株整体生长的下降^[6]。Ali 等^[7]对 18 个水稻品种进行盐胁迫,发现随着盐度水平的增加,水稻植株的叶面积显著减少,叶片的大小取决于细胞分裂和细胞伸长的过程,而叶面积的减少是由于细胞分裂受到抑制。

1.2 生理变化

盐胁迫导致水稻生长的生理变化包括 Na⁺/K⁺变化、气孔导度降低、光合速率降低、活性氧含量增加。在较高浓度的 Na⁺中,盐分的毒害作用能够扰乱蛋白质合成和酶活性破坏最终导致新叶和老叶早衰^[8]。长期处于盐胁迫下,过量的 Na⁺和 Cl⁻积累会影响酶的合成,使老叶产生黄化现象^[9]。

盐害发生后,植株光合 CO₂固定和同化以及蒸腾作用降低,在盐敏感水稻品种中这种负面影响更为明显。耐盐品种对盐渍化土壤的适应性更强,气孔关闭速度更快,并在短期适应后恢复,叶

绿素荧光测定显示非光化学猝灭增加,而电子传输速率相应降低^[10]。

耐盐水稻品种通过保持较高的抗坏血酸和酶活性来有效清除生长发育阶段的活性氧,从而阻断膜脂过氧化。超氧化物歧化酶(SOD)是一种活性氧(ROS)的解毒剂,将超氧化物转化为 H₂O₂和 O₂,并保护细胞免受超氧化物诱导的氧化应激^[11]。Mishra 等^[12]发现水稻中 SOD、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)活性随盐浓度的增加而增加,而过氧化氢酶(CAT)活性则相反。

在盐胁迫条件下,盐诱导的 Na⁺和 Cl⁻的吸收和转运与 K⁺、N、P 和 Ca²⁺等营养元素竞争,形成营养失衡,导致产量下降。已经报道的研究表明,根际 NaCl 含量增加的影响下,Na⁺和 Cl⁻离子在茎组织中积累,从而导致 Ca²⁺、K⁺和 Mg²⁺浓度下降。在 Na⁺毒性作用下,如果细胞质中存在的 Na⁺浓度大于 10 mmol·L⁻¹,那么它对大多数植物的细胞都是有毒的。与之相反,K⁺是植物必需的营养物质,100~200 mmol·L⁻¹浓度的 K⁺能使植物代谢功能达到最佳状态^[13]。

1.3 生物量和产量变化

水稻受到盐害后株高、单株分蘖数、叶面积指数、穗长、每穗粒数、一次枝梗数和千粒重等相关指标均下降。同时,土壤中的高盐分对株型建设和叶绿素含量都产生不利影响,最终导致抽穗延迟。此外,盐害发生后,水稻地上部的 K⁺含量与 K⁺/Na⁺呈线性下降,盐分含量越高,地上部 Na⁺含量越高,籽粒不育性越显著。尽管上述产量性状均受到盐胁迫的影响,但颖花不育导致的每穗粒数的减少是盐条件下水稻产量损失的主要原因^[14]。因而播种后约 60 d 测定叶片中 K⁺/Na⁺是预测盐胁迫导致粮食减产的良好标准^[15]。

在水稻发育的各个时期,水稻生长和产量性状都会随着盐浓度增加受到负面影响。然而,3 叶期和始穗期是盐胁迫最敏感的时期,也是对种子产量影响最大的时期。孕穗期前盐胁迫使成熟期茎干重明显降低,孕穗后期盐胁迫对成熟期茎干重的降低作用不明显。此外,与营养期相比,抽穗期盐胁迫造成的损伤很难恢复^[16]。

2 外源物质对盐胁迫下水稻生长的调节作用

2.1 激素类

2.1.1 水杨酸 水杨酸是一种酚类植物激素,同时作为一种信号分子在水稻生长发育和逆境胁迫

中发挥重要的作用。在盐胁迫条件下,水杨酸能够诱导作物抗氧化防御系统,并缓解膜脂过氧化;提高光合速率、呼吸速率以及气孔导度,促进光合和呼吸作用;维持适宜 Na^+/K^+ ,调控离子吸收与分布,缓解离子毒害;调控氮素代谢,改善营养状况,以提高作物耐盐性^[17]。研究表明,水杨酸施用量与盐胁迫时间不同,对水稻耐盐性有影响。在盐胁迫处理前,对水稻萌发种子进行 $100\sim 300\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 水杨酸处理,对保护细胞膜完整性^[18],提高种子活力具有重要作用。盐胁迫的同时进行水杨酸处理,可使种子中 Na^+/K^+ 降低,通过降低 Na^+ 含量来缓解离子毒害,减少 H_2O_2 、 O_2^- 和丙二醛(MDA)的积累,从而有助于维持 ROS 和激素稳态,促进淀粉水解,提高 GA 生物合成基因 *OsGA20ox1* 和 *OsGA3ox2* 的表达,抑制 ABA 生物合成基因 *OsNCED5* 的表达,增加 GA_1 和 GA_4 含量,降低脱落酸(ABA)含量,最终改善盐胁迫下水稻种子的萌发^[19-20]。外源水杨酸能够缓解盐胁迫诱导的叶绿素含量和相对含水量损失,提高抗氧化酶活性和非酶类抗氧化物质比例,诱导丙酮醛脱毒系统活性提高^[21]。

2.1.2 脱落酸 脱落酸调节植物对逆境胁迫的响应具有重要作用,主要涉及调控种子萌发、幼苗生长和改善农产品品质等,是作物生长发育过程中受到不利环境条件胁迫的重要反应信号之一。目前,已有研究表明脱落酸能够提高水稻的耐盐性。在盐胁迫条件下,ABA 处理水稻幼苗提高了存活率和生长势^[22];陈观杰等^[23]研究发现 $5.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 脱落酸处理水稻种子后,孕穗期叶片相对含水量、光合色素和可溶性蛋白含量提升,并诱导抗氧化酶,包括 SOD、CAT、过氧化物酶(POD)和 APX 的活性增强,减少 MDA 含量的积累,从而减轻盐胁迫对水稻幼苗的伤害,提高水稻抗盐性。

2.1.3 吲哚-3-乙酸 吲哚-3-乙酸(Indole-3-Acetic Acid, 3-IAA)是植物体内主要的生长素,它可以通过色氨酸依赖和不依赖的途径合成,并参与多种植物生长过程的调控。外源施用 IAA 可缓解盐胁迫对植物的不利影响。王敬东等^[24]研究表明外源施用 IAA 能够显著提高高低盐胁迫下水稻种子发芽势。 $50\sim 100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度的外源 IAA 能极显著恢复部分材料胚根的伸长生长及胚根数; $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度的 IAA 能够显著提高部分水稻材料根、叶干重。

2.1.4 褪黑素 褪黑素(N-乙酰基-5-甲氧基色

胺)是广泛存在于动植物体内的小分子胺类物质,植物中褪黑素可参与植株的生长与发育,调控植物对盐碱胁迫的应答。刘佳奇等^[25]研究发现, $100\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 褪黑素能够显著缓解 NaCl 胁迫对小麦种子萌发的抑制作用; $100\sim 150\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 褪黑素可明显改进盐胁迫下水麦幼苗的生长状况,显著缓解盐胁迫对 PS(光系统)II 光化学活性的抑制和减少小麦幼根细胞死亡的发生; $150\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 褪黑素显著促进了小麦叶片叶绿素合成,施用外源褪黑素可有效缓解盐胁迫对小麦造成的萌发率、光化学活性、叶绿素含量下降,生长迟缓,根细胞死亡等不利影响,以 $100\sim 150\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 褪黑素的缓解效果最为明显。水稻叶面喷施 $200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 褪黑素能够抑制 Na^+ 吸收和向上运输,维持 K^+ 和 Ca^{2+} 吸收,尤其在高盐浓度下,增加叶片与根系中 N 含量与 Si 的积累^[26];不同浓度的褪黑素能够促进盐胁迫下水稻种子的萌发与幼苗的生长,显著增强 SOD、POD、CAT 和 APX 活性,显著增加抗坏血酸(ASA)和谷胱甘肽(GSH)含量,提高根系活力与抗氧化酶活性,降低膜脂过氧化,缓解叶片细胞损伤^[27-28]。

2.1.5 2,4-表油菜素内酯 2,4-表油菜素内酯(2,4-Epibrassinolide, EBR)是一类甾醇内脂化合物,其高生理活性可调节植物在不良环境因子下的生长,提高植物抗逆性。前人研究发现,EBR 能够显著缓解盐胁迫下植株的耐受性,提高叶片光合性能,增强抗氧化酶活性,降低超氧阴离子产生速率、过氧化氢和丙二醛含量及细胞膜透性,显著改善离子稳态和渗透调节能力。利用外源物质 2,4-表油菜素内酯浸种处理水稻种子,能显著抑制水稻幼苗光合色素的合成,并对抗氧化系统造成损伤。通过提高 CAT、POD、SOD 等抗氧化酶活性减缓盐胁迫对水稻造成的毒害,同时对播种后幼苗的生长具有一定的促进作用^[29-31]。

2.2 有机渗透调节类

2.2.1 脯氨酸 脯氨酸是一种重要的渗透保护剂,在作物受到胁迫时迅速积累,对细胞和生理水平上产生积极的影响,具有多种保护作用。脯氨酸的积累能够维持渗透平衡,保护亚细胞结构,清除氧自由基,稳定植物生长发育所需能量。Sobahan等^[20]研究表明,水稻种子萌发时期通过 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 与 $15\sim 45\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 外源脯氨酸同步处理,能够提高水稻种子发芽势、发芽率、相对发芽势和相对发芽率,增加幼苗地上部鲜重和根干重,提高地上部与根部可溶性糖含量。

不同盐浓度胁迫下的水稻幼苗根部施用脯氨酸,能够抑制叶绿体膨胀,维持叶绿体内部基粒片层完整,并且明显增加伴胞和筛管中线粒体的数量^[19];降低 Na^+/K^+ ,抑制 Na^+ 提高的质外体流进而减少 Na^+ 积累,并且脯氨酸合成酶基因 *P5CS* 和 *P5CR*、抗氧化酶基因转录水平上调^[32]。虽然一部分研究认为脯氨酸未缓解盐胁迫对水稻生长的抑制作用,但能够提高耐盐水稻品种 APX 活性以及根中硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性,对耐盐性品种的调控作用较大^[33-34]。另外,对水稻幼苗1 d内进行2次叶面喷施 $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 脯氨酸,能够提高抗氧化酶系统和丙酮醛脱毒系统活性,缓解氧化损伤,对盐敏感品种的调控作用较大^[21]。

2.2.2 γ -氨基丁酸 γ -氨基丁酸作为重要的非蛋白氨基酸广泛存在于植物中,是植物细胞有利氨基酸中的重要组分之一。农作物中的 γ -氨基丁酸具有贮存氮素、诱导激素产生、调节作物生长发育和信号调节传导等作用,在作物逆境胁迫中的信号传递、碳氮平衡等多种生理生化反应中发挥重要作用。外源 γ -氨基丁酸能够促进盐胁迫下水稻对氮素的吸收、同化和积累,提高盐胁迫下功能叶片硝态氮含量、NR、GS 和谷氨酸合成酶(GOGAT)活性,降低 NADH-谷氨酸脱氢酶(NADH-GDH)活性以及地上部铵态氮含量;提高盐胁迫下水稻籽粒 GS、GOGAT 和 NADH-GDH 活性,提高水稻营养器官氮素转运量和转运贡献率,提高茎鞘和(或)叶片氮素转运率^[35]。

2.2.3 甘氨酸甜菜碱 甘氨酸甜菜碱(GB)是最重要的内源渗透调节剂之一,在盐害、干旱、热或光等几种非生物胁迫的影响下,能够减轻胁迫对植物生长的影响。甘氨酸甜菜碱在植物细胞的细胞质和叶绿体中积累,能够改善逆境下产生的氧化物对植物造成的伤害。甘氨酸甜菜碱是一种偶极化合物(两性离子),既能作为碱又能作为酸发生反应,而且它的水溶性非常好,也可作为 ROS 的清除剂,在盐胁迫下的植物细胞渗透调节中发挥重要作用。同时,甘氨酸甜菜碱在植物受到盐胁迫后能显著上调胁迫保存蛋白。外源施用 $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 甘氨酸甜菜碱,通过上调水稻幼苗的抗氧化防御系统,提高水稻幼苗对盐诱导氧化损伤的耐受性^[34]。同时一定浓度的外源甜菜碱可以提高水稻叶片叶绿素 a 的 Fv/Fo 、 Fv/Fm 值,提高水稻对光能捕获和转换的能力,并且延缓叶片叶绿素含量降低的趋势,降低盐胁迫的影响^[36]。

2.2.4 亚精胺和乳酸胞外多糖 利用外源亚精胺和乳酸胞外多糖等浸种处理水稻种子,也可以通过提高 CAT、POD、SOD 等抗氧化酶活性减缓盐胁迫对水稻造成的毒害,同时对幼苗的生长具有一定的促进作用^[37-38]。外源亚精胺可缓解水稻根系由于盐胁迫所造成的 SOD、POD、CAT 酶活性的降低,降低活性氧的产生,降低根系 MDA 含量,缓解可溶性蛋白含量的降低,提高盐胁迫下水稻叶片的相对含水量和多胺的含量^[39]。

2.3 其他气体信号类

信号分子在种子的萌发过程中起重要作用。如 NO 参与植物各种生理过程的调节,尤其对逆境方面。凌腾芳等^[40]研究表明,SNP(NO 供体)能够提高盐胁迫下水稻种子的发芽率和发芽指数,而且对盐胁迫下水稻生长的促进作用可以被外源葡萄糖和果糖加强。张怡等^[41]在 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫条件下设置外源 SO_2 供体,释放低浓度 SO_2 ,能够提高盐胁迫下水稻种子发芽率、发芽势与发芽指数,增强 α -淀粉酶、SOD、POD 和 CAT 活性,降低 MDA 含量,从而缓解盐毒害效应,但 SO_2 供体浓度超过 $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,会加剧盐胁迫毒害作用。外源 H_2S 能够减轻膜脂过氧化程度,清除活性氧,对盐胁迫下 5 叶期水稻幼苗生长具有一定抗氧化作用,提高耐盐性^[42]。

2.4 离子类

植物所需的营养元素在植物的生理活动中起着不同的作用,适量增加某些必需元素的量,能够提高植物对逆境的抗性。 K^+ 可调节细胞的渗透压,适量的外源 K^+ 能降低盐胁迫下水稻根系对 Na^+ 的吸收,降低植株内 Na^+ 的积累,提高水稻根系细胞质膜 ATP 酶的活性,减缓盐胁迫对水稻生长的抑制,提高水稻幼苗的抗盐性^[43]。 Zn^{2+} 作为铜锌超氧化物歧化酶的组成部分,在抗氧化方面起重要作用。外源锌能够提高盐胁迫下水稻叶片内 SOD 和 POD 活性,降低细胞内电解质的外渗率和 MDA 含量,维持细胞膜结构稳定^[44],缓解盐胁迫下水稻根尖细胞的程序性死亡^[45]。适宜浓度的外源 Ca^{2+} 可以显著降低盐胁迫下水稻植株内 Na^+ 的积累,降低 Na^+ 向地上部分运输的速率^[46],提高水稻叶片抗氧化酶活性,增强幼苗根系活力^[47],外源 Ca^{2+} 能够显著提高盐胁迫下水稻幼苗的光合作用,叶片叶绿素含量明显增加,净光合速率、气孔导度显著提高,胞间 CO_2 浓度、气孔限制值的变化速度加快。

3 展望

外源物质的施加在作物抵御盐碱胁迫领域受到广泛关注。盐胁迫是一个持续的过程,并且作物各生育时期对盐胁迫的敏感性不同,因此施用外源物质时应考虑作物不同生育时期对盐敏感性的差异。同时,外源物质的有效浓度和胁迫强度也会对盐害缓解有一定影响。除上述因素之外,外源物质的有效性还取决于处理方式,如浸种处理、生根基质和叶面喷施等方式。外源物质的种类对水稻耐盐性缓解的研究具有一定局限性,目前已发现并进了相关研究的外源物间具体的协同增效作用还有待进一步研究。探寻多种复配剂对盐胁迫协同增效作用,建立水稻耐盐栽培技术体系,将是今后水稻盐胁迫毒害缓解的新途径。

参考文献:

[1] 蒋子凡. 水稻耐盐研究进展及展望[J]. 种子科技, 2022, 40(9): 10-12.

[2] 姜树坤, 王立志, 杨贤莉, 等. 1961—2019 年松嫩平原盐碱地区域水稻生长季气候资源的时空变化特征分析[J/OL]. 作物杂志, 2022; 1-7[2022-06-25]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1808.S.20220616.0847.004.html>.

[3] MONDAL T K, RAWAL H C, CHOWRASIA S, et al. Draft genome sequence of first monocot-halophytic species *Oryza coarctata* reveals stress-specific genes[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 13698.

[4] JAMIL M, BASHIR S, ANWAR S, et al. Effect of salinity on physiological and biochemical characteristics of different varieties of rice[J]. Pakistan Journal of Botany, 2012, 44: 7-13.

[5] AMIRJANI M. Effect of salinity stress on growth, sugar content, pigments and enzyme activity of rice[J]. International Journal of Botany, 2011, 7(1): 73-81.

[6] MUNNS R, JAMES R A, LÄUCHLI A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(5): 1025-1043.

[7] ALI Y, ASLAM Z, ASHRAF M Y, et al. Effect of salinity on chlorophyll concentration, leaf area, yield and yield components of rice genotypes grown under saline environment[J]. International Journal of Environmental Science & Technology, 2004, 1(3): 221-225.

[8] MORADI F, ISMAIL A M. Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and rosscavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice[J]. Annals of Botany, 2007, 99(6): 1161-1173.

[9] CARILLO P, ANNUNZIATA M G, PONTECORVO G, et al. Salinity stress and salt tolerance[M]//Shanker A. Abiotic stress in plants-mechanisms and adaptations. Croatia: Intech Open, 2011: 2-35.

[10] DAVENPORT R, JAMES R A, ZAKRISSON-PLOGANDER A, et al. Control of sodium transport in durum wheat[J]. Plant Physiology, 2005, 137(3): 807-818.

[11] LEE D H, KIM Y S, LEE C B. The inductive responses of the antioxidant enzymes by salt stress in the rice(*Oryza sativa* L.)[J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 158(6): 737-745.

[12] MISHRA P, BHOO MIKA K, DUBEY R S. Differential responses of antioxidative defense system to prolonged salinity stress in salt-tolerant and salt-sensitive Indica rice(*Oryza sativa* L.) seedlings[J]. Protoplasma, 2013, 250: 3-19.

[13] CUIN T A, MILLER A J, LAURIE S A, et al. Potassium activities in cell compartments of saltgrown barley leaves[J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54: 657-661.

[14] HASANUZZAMAN M, FUJITA M, ISLAM M, et al. Performance of four irrigated rice varieties under different levels of salinity stress[J]. International Journal of Integrative Biology, 2009, 6: 85-90.

[15] ASCH F, DINGKUHN M, DÖRFFLING K, et al. Leaf K/Na ratio predicts salinity induced yield loss in irrigated rice[J]. Euphytica, 2000, 113: 109.

[16] ASCH F, WOPEREIS M C. Responses of field-grown irrigated rice cultivars to varying levels of floodwater salinity in a semi-arid environment[J]. Field Crops Research, 2001, 7(2): 127-137.

[17] 沙汉景, 刘化龙, 王敬国, 等. 水杨酸调控作物耐盐性生理机制[J]. 东北农业大学学报, 2017, 48(3): 80-88.

[18] 王俊斌, 王海凤, 刘海学. 水杨酸促进盐胁迫下水稻种子萌发的机理研究[J]. 华北农学报, 2012, 27(4): 223-227.

[19] 沙汉景. 外源脯氨酸对盐胁迫下水稻耐盐性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013.

[20] SOBAHAN M A, ARIAS C R, OKUMA E, et al. Exogenous proline and glycinebetaine suppress apoplastic flow to reduce Na^+ uptake in rice seedlings[J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2009, 73(9): 2037-2042.

[21] NOUNJAN N, NGHIA P T, THEERAKULPISUT P. Exogenous proline and trehalose promote recovery of rice seedlings from salt-stress and differentially modulate antioxidant enzymes and expression of related genes[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169(6): 596-604.

[22] 吴楠, 聂丹丹, 陈亮, 等. 外源脱落酸在水稻盐碱胁迫作用中的进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(1): 275-279.

[23] 陈观杰, 郑殿峰, 冯乃杰, 等. 盐胁迫下 ABA 对水稻萌芽期及孕穗期生长、生理代谢的影响[J]. 杂交水稻, 2022, 37(2): 100-108.

[24] 王敬东, 白海波, 马斯雷, 等. 外源激素 IAA 对 NaCl 胁迫下水稻种子萌发的影响[J]. 安徽农业科学, 2021, 49(14): 25-28.

[25] 刘佳奇, 李丽, 杨红红, 等. 盐胁迫下褪黑素对小麦种子萌发和幼苗生理特性的影响[J/OL]. 麦类作物学报, 2022(7): 1-7[2022-07-06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1359.S.20220704.1333.004.html>.

[26] 宋雪飞, 甘淳丹, 赵海燕, 等. 叶面喷施褪黑素调控水稻幼苗耐盐性的浓度效应研究[J]. 土壤学报, 2018, 55(2): 455-466.

- [27] 向警,黄倩,鞠春燕,等. 外源褪黑素对盐胁迫下水稻种子萌发与幼苗生长的影响[J]. 植物生理学报, 2021, 57(2): 393-401.
- [28] YAN F Y, WEI H M, LI W W, et al. Melatonin improves K^+ and Na^+ homeostasis in rice under salt stress by mediated nitric oxide[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 206: 111358.
- [29] 侯会云. 油菜素内酯对盐胁迫下水稻种子萌发的影响[J]. 热带农业科学, 2020, 40(7): 1-6.
- [30] 安辉,盛伟,于玉凤,等. 外源 2,4-表油菜素内酯对盐胁迫下水稻幼苗生理特性的影响[J]. 分子植物育种, 2021, 19(8): 2740-2746.
- [31] LARRÉ C F, MARINI P, MORAES C L, et al. Influence of the 2,4-epibrassinolide on tolerance to salt stress in rice seedlings[J]. Semina: Ciências Agrárias, 2014, 35(1): 67-76.
- [32] HASANUZZAMAN M, ALAM M M, RAHMAN A, et al. Exogenous proline and glycine betaine mediated upregulation of antioxidant defense and glyoxalase systems provides better protection against salt-induced oxidative stress in two rice (*Oryza sativa* L.) varieties[J]. Biomed Research International, 2014: 757219.
- [33] TEH C Y, SHAHARUDDIN N A, Ho C L, et al. Exogenous proline significantly affects the plant growth and nitrogen assimilation enzymes activities in rice (*Oryza sativa*) under salt stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38: 151.
- [34] WUTIPRADITKUL N, WONGWEAN P, BUABOOCHA T. Alleviation of salt-induced oxidative stress in rice seedlings by proline and/or glycine betaine[J]. Biologia Plantarum, 2015, 59(3): 547-553.
- [35] 沙汉景,胡文成,贾琰,等. 外源水杨酸、脯氨酸和 γ -氨基丁酸对盐胁迫下水稻产量的影响[J]. 作物学报, 2017, 43(11): 1677-1688.
- [36] 赵华,曹云英,周蓉,等. 外源甜菜碱对盐胁迫下水稻幼苗光合功能的改善[J]. 华北农学报, 2006(6): 72-74.
- [37] 余海兵,杨安中,熊祖煦. 亚精胺浸种对水稻生长及其产量的影响[J]. 安徽技师师范学院学报, 2002(4): 47-49.
- [38] 张文平,杨臻,吴佩佳,等. 乳酸菌胞外多糖对逆境胁迫下水稻种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 核农学报, 2019, 33(1): 138-147.
- [39] 王燕,刘青,华春,等. 外源亚精胺对盐胁迫下水稻根系抗氧化酶活性的影响[J]. 西北农业学报, 2009, 18(6): 161-165.
- [40] 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(2): 205-212.
- [41] 张怡,邢亚涛,孙惠娟,等. 外源 SO_2 对盐胁迫下水稻种子萌发的促进作用[J]. 常熟理工学院学报, 2019, 33(2): 88-94.
- [42] 谢平凡,邱冬冬,陈珍. 外源硫化氢缓解水稻盐胁迫的作用机理[J]. 贵州农业科学, 2017, 45(3): 8-13.
- [43] 晏斌,戴秋杰. 外界 K^+ 水平对水稻幼苗耐盐性的影响[J]. 中国水稻科学, 1994(2): 119-122.
- [44] 徐建明,李才生,毛善国,等. 锌营养对盐胁迫下水稻幼苗叶片细胞膜和叶绿素荧光特性的影响[J]. 安徽农业科学, 2008(1): 119-121.
- [45] 沈嵘,刘晓宇,张红晓,等. Zn^{2+} 对高盐和紫外线胁迫条件下水稻根尖细胞程序性死亡的影响[J]. 南京农业大学学报, 2010, 33(2): 13-18.
- [46] 晏斌,戴秋杰,刘晓忠,等. 钙提高水稻耐盐性的研究[J]. 作物学报, 1995(6): 685-690.
- [47] 朱晓军,梁永超,杨劲松,等. 钙对盐胁迫下水稻幼苗抗氧化酶活性和膜脂过氧化作用的影响[J]. 土壤学报, 2005(3): 453-459.

Research Progress on Effects of Salt Stress on Growth and Development in Rice and Regulation Mechanism of Exogenous Substances

CHANG Hui-lin^{1,2}, NIE Shou-jun^{1,2}, LIU Qing^{1,2}, LIU Yu-qiang^{1,2}, MA Cheng^{1,2}, WANG Jing-ze^{1,2}, ZONG Tian-peng^{1,2}, SUN Zhong-hua^{1,2}

(1. Suihua Branch, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Suihua 152000, China; 2. Northeast Branch of National Center of Technology Innovation for Saline-Alkali Tolerant Rice, Harbin 150086, China)

Abstract: Soil salinization has adverse effects on agricultural productivity. It is a major challenge for agricultural researchers to reduce the adverse effects of salt damage. Exogenous substances can reduce salt damage by enhancing photosynthesis, improving osmotic regulation, increasing antioxidant enzyme activity, regulating ion transport and decreasing ion toxicity. In this paper, we summarized the effects of seed germination, plant growth and leaf development in rice under salt stress, which led to physiological changes such as Na^+/K^+ changed, stomatal conductance depression, photosynthetic rate reduction and content of reactive oxygen species elevation and effects of biomass and yield. We explored the regulatory effects of hormones, organic osmotic regulators, gas signaling and ion-based exogenous substances on growth under salt stress in rice and prospected mitigation methods of rice under salt stress in the future.

Keywords: rice; salt stress; exogenous