

DOI: 10.3969/j.issn.2095-3704.2012.04.024

水稻盐胁迫的研究进展

董海凤, 王义霞, 孙运杰

(山东农业大学 资源与环境学院, 山东 泰安 271018)

摘要: 盐胁迫是制约水稻生长和产量的主要逆境因素之一。根据国内外近年的研究成果, 从盐胁迫对水稻农艺性状的影响、生理生化变化、水稻的抗盐机理及增强水稻抗盐胁迫的方法等方面进行论述。

关键词: 水稻; 盐胁迫; 胁迫反应; 抗盐机理; 抗胁迫方法

中图分类号: S511 文献标志码: 文章编号: 2095-3704 (2012) 04-0439-04

Research Progress on Salt-stress in Rice

DONG Hai-feng, WANG Yi-xia, SUN Yun-jie

(Resource and Environment Department of Shandong Agriculture University, Tai'an 271018, China)

Abstract: Salt-stress is the major environmental factor limiting rice growth and productivity. According to the documents and data at home and abroad, summaries were made of the research on salt-stress, including salty coercion to the paddy rice growth change, the physiological biochemistry change, paddy rice's anti-salty mechanism and anti-salt-stress enhancement method for paddy rice.

Key words: rice; salt-stress; stress reaction; mechanism of salt resisting; methods of stress resisting

目前, 盐胁迫是制约农作物产量的主要逆境因素之一, 包括渗透胁迫、离子胁迫^[1]。水稻(*Oryza sativa* L)是禾本科植物的模式物种, 是一种对盐中度敏感的作物, 盐胁迫已成为中国盐碱稻区水稻稳产的主要制约因素^[2-4], 笔者根据近年来国内外抗盐胁迫研究报道, 对水稻抗盐胁迫进行综合阐述。

1 盐胁迫对水稻生长发育的影响

盐胁迫会造成水稻发育迟缓, 抑制水稻组织和器官的生长和分化。在NaCl胁迫下, 随着浓度升高, 水稻叶片的生长发育受到明显抑制, 叶片逐渐变短、变小, 绿色也随之变浅; 植株高度与干重都受到明显的抑制^[2-3]。水稻幼苗生长受到抑制, 表现为植株矮化, 心叶卷曲, 但不同品种对胁迫的反应不尽相同。梁正伟等^[4]研究发现, 在pH 9.49的苏打盐碱土中, 水稻单株分蘖力明显下降^[4]。Girdhar研究表明, 盐分可延迟水稻种子的萌芽和出苗; 佟立纯等^[5]也

报道, 水稻种子在萌发阶段受到盐碱胁迫, 常会导致种子发芽不齐, 发芽势降低, 发芽率下降。在盐碱胁迫下, 分蘖高峰明显推迟或不出现分蘖高峰, 抽穗期延长, 不耐盐碱的早熟品种比耐盐碱的中熟品种抽穗晚; 水稻株高降低, 单茎绿叶数和有效分蘖数减少^[5]。研究证明, 水稻叶片在分蘖期受害最严重, 茎秆和花序的长度在孕穗期严重缩短, 有效穗数、千粒重和分蘖数等产量指标明显降低^[1]。

2 盐胁迫下水稻生理生化变化

2.1 对游离脯氨酸的影响

脯氨酸(Pro)是植物蛋白质的组分之一^[6]。盐碱胁迫下, 在水稻叶片中会累积大量的脯氨酸, 而脯氨酸的积累量可反映水稻幼苗受伤害的程度。研究发现: 在NaCl胁迫下, 水稻叶片内游离脯氨酸的含量随着盐胁迫时间和强度的增加而迅速增加, 二者呈正相关^[7-8]。Nguyen等用100 mmol/L的NaCl溶

收稿日期: 2012-10-20

作者简介: 董海凤, 女, 山东济宁人, 硕士, 主要从事土壤肥力、林木营养等方面的研究, E-mail: douliupaihuai@163.com。

液处理水稻幼苗6 d后发现,在植株茎内盐诱导出一些含氮化合物,包括游离氨基酸和胺类物质,尤其脯氨酸含量显著增加,并且游离氨基酸在茎的累积量与 Na^+ 浓度高度正相关^[1]。

2.2 对MDA和质膜透性的影响

MDA含量和细胞膜透性与耐盐性的关系密切,盐胁迫导致叶片中MDA积累和细胞膜透性增大^[9-11]。水稻幼苗在NaCl胁迫下,随处理浓度的提高和时间的延长,细胞质膜相对透性及伤害率均加大^[12-13]。研究表明:200 mmol/L的NaCl胁迫可使水稻叶绿体内MDA含量增加,只是不同的耐盐品种增加的幅度有所不同^[1]。

2.3 对保护性酶SOD、POD、CAT及APX的影响

抗氧化酶类如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等是植物细胞中清除活性氧的重要组分,其活性的增加是植物提高耐盐能力的重要因素^[14-15]。符秀梅等^[9]的研究表明,水稻叶片中的SOD活性、POD活性随着盐胁迫强度的增加呈现先上升后下降的变化,在一定的范围内呈正相关。华春等^[11]研究表明:在盐胁迫下,水稻叶绿体内总SOD活性下降,APX活性是呈先升后降的趋势。

3 水稻抗盐机理

盐碱环境对植物产生2种胁迫,即渗透胁迫和离子胁迫^[16]。植物若要在盐碱胁迫的环境中正常生长,就必须克服这两种胁迫^[1]。抗盐性是水稻在高盐基质上生长并完成整个生命周期的能力,水稻的耐盐性是多个生理过程综合作用的体现^[17]。

3.1 渗透胁迫调节的转基因表达对水稻耐盐性的影响

水稻耐盐生理学研究表明,脯氨酸作为重要的渗透调节物质之一,可在盐胁迫后的细胞内大量积累,起着细胞质渗透调节剂的作用,维持盐离子积累增加后的渗透平衡^[18]。在盐胁迫背景下,水稻幼苗能通过自身细胞的渗透调节作用,目前,已成功导入水稻的耐盐基因主要包括:吡咯啉-5-羧酸合成基因(pyrroline-5-carboxylatesynthetase, P5CS),编码脯氨酸合成途径中的一个关键酶;胆碱单加氧酶(choline monoxygenase, CMO)基因和甜菜碱醛脱氢酶(betaine aldehydedehydrogenase, BADH)基因,分别参与催化由胆碱生成甜菜碱的第一和第二步氧

化反应;6-磷酸山梨醇脱氢酶(glucitol-6-phosphatedehydro-genase, gutD)基因和1-磷酸甘露醇脱氢酶(mannitol-1-phosphate dehydrogenase, mtID)基因,分别在水稻细胞中产生并积累山梨醇和甘露醇;S-腺苷蛋氨酸脱羧酶(S-adenosylmethioninedecarboxylase, SAMDC)基因,在细胞中产生并积累多胺^[19]。苏金等^[17]证实,mtID转基因表达能提高转基因水稻幼苗的抗盐性。大量的研究表明,通过转基因工程手段,可以提高这些渗透保护物质的含量来提高水稻的耐盐性^[1]。

3.2 离子的吸收运输调节

水稻重要的耐盐机制之一就是离子平衡和区域化。郑少玲等^[18-22]研究表明,与敏盐水稻品种相比,耐盐水稻品种的中柱薄壁细胞对 Na^+ 有相对积累作用,从而控制 Na^+ 向地上部的运转,减少对地上部组织的盐害,进而提高自身耐盐性。Komatsu^[23]对水稻24 h短期盐胁迫处理结果表明,水稻木质部内的溶液离子浓度,如 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的浓度显著提高,体内的 Na^+ 转运被抑制, K^+ 数量迅速增加,表现出较高的离子调节能力。Asada^[25]用不同浓度的氯化钠溶液处理水稻幼苗结果表明,根干重显著减少,钾离子浓度在地上部组织中显著降低,在茎和根中的 Na^+/K^+ 比率下降,认为离子选择性吸收是主要的耐盐机理^[1]。

3.3 转录因子

与水稻耐盐性转录因子在植物非生物胁迫中起着非常重要的作用,研究发现,在盐诱导早期表达的基因中,大部分编码转录因子^[20-21]。在盐胁迫环境下,植物中特定的转录因子与耐盐性基因上游的启动子结合,特异性地调控目的基因在植物体内的表达,从而提高植物的抗盐性^[22-23]。在水稻中,已发现一些这类转录因子,如锌指蛋白、NAC转录因子、DREB/CBF蛋白等^[1]。

4 增强水稻抗盐胁迫性的方法

利用化学调控手段是提高作物耐盐性的有效措施之一^[24-27]。大量的研究表明,添加外源物质可以提高水稻的抗盐胁迫性^[2]。

4.1 添加Si对水稻抗盐性的影响

黄益宗等^[20]的研究发现:外源Si的加入可显著提高盐胁迫下水稻茎叶与根系的生物量,对水稻营养元素(P、K、Mg、Mn、Ca、Fe等)的吸收具有促

进作用,对水稻吸收 Na^+ 离子有明显的抑制作用;外源Si还可降低盐胁迫下水稻叶片的MDA含量,提高水稻的根系活力^[28-29]。在盐胁迫背景下,添加外源Si可以促进水稻种子的萌发,提高水稻种子的芽长、发芽势、发芽率等。同时,Si可提高水稻对于氮、磷、钾等营养元素的吸收^[1]。

4.2 添加激素对水稻抗盐性的影响

植物逆境响应过程大多与内源激素的信号转导相关,大量研究表明,在盐胁迫下,添加赤霉素(GA3)能够诱导种子发芽,促进植物的伸长生长,提高根部果糖二磷酸醛缩酶的活性,影响水稻根部、叶鞘以及液泡膜的蛋白质表达^[30-31]。GA3还可以增加盐胁迫下水稻芽的长度和干重、增加氨基乙酰丙酸脱水酶活性、减少总吡啶含量并提高类胡萝卜素的含量,可以缓解盐对水稻等植物的抑制作用^[1]。温福平等^[24]研究证明,盐胁迫使水稻的内源赤霉素活性下降,导致水稻生长受抑制,而外源GA3可以部分抵消这种影响,进而提高水稻的耐盐性。

4.3 外源抗坏血酸(AsA)与水杨酸(SA)对水稻抗盐胁迫的影响

AsA是叶绿体内一个重要抗氧化剂,能够直接或间接地清除 O_2^- 、 H_2O_2 、 $\cdot\text{OH}$ 等活性氧^[32]。APX是叶绿体内清除 H_2O_2 的关键酶,高浓度的AsA能够保证APX有足够的底物,促成叶绿体内 H_2O_2 的清除^[2]。研究表明:盐胁迫下,外源AsA能提高不同耐盐性水稻叶绿体中SOD、APX、GR活性,增加叶绿体中AsA和GSH含量,外源AsA可以促进盐胁迫下叶绿体中AsA-GSH的循环,提高叶绿体中抗氧化酶活性和抗氧化剂含量,缓解由于盐胁迫引起的过多活性氧对叶绿体的伤害。添加外源水杨酸还能改善盐胁迫下水稻幼苗的多种生理指标,提高叶绿素含量及叶绿素a/b值,增加抗氧化能力,提高膜稳定性,从而提高水稻的耐盐能力,且水杨酸对低浓度盐胁迫下的水稻生长缓解效应优于高浓度盐胁迫下的缓解效应^[1]。

4.4 外源 Ca^{2+} 对水稻抗盐胁迫的影响

钙是细胞内生理生化反应的第二信使偶联外信号,同时也是一种很好的膜保护剂,它对维持细胞壁、细胞膜以及膜结合蛋白的稳定性,调节无机离子运输,调控多种酶活性等起着重要的作用。朱晓军等^[28]研究结果表明:适量的 Ca^{2+} 供应,能有效提高水稻叶片SOD、CAT、POD以及APX的酶活性,

使之维持在较高的水平上,并降低了丙二醛(MDA)含量和细胞膜透性^[33]。此外,外源 Ca^{2+} 还增加了AsA的含量,增强了水稻幼苗的根系活力。结果表明,外源 Ca^{2+} 能有效改善水稻的光合作用,提高水稻叶片叶绿素的含量,增加脯氨酸和可溶性糖的积累,此外,外源 Ca^{2+} 还降低了丙二醛含量和细胞膜透性,并有效增强SOD酶的活性^[2]。

4.5 外源NO供体与外源CO对盐胁迫下水稻抗盐的影响

研究表明:50%饱和度的外源一氧化碳(CO)溶液预处理3 h,可以缓解随后由200 mmol/L的NaCl引起的细胞死亡率上升;CO清除剂血红蛋白(Hb)有逆转CO的保护效应^[30]。CO在不同程度上还可以促进SOD、CAT和APX活性的上升或相应基因的表达。肖强等^[34]也报道,适当低浓度外源NO供体(SNP)处理,可以显著提高盐胁迫下水稻叶片中叶绿素和脯氨酸含量,并明显缓解盐胁迫下叶片和幼根受到的氧化性损伤。黄本开^[35]的研究结果也表明,在处理后期,不同浓度的SNP均具有缓解水稻幼苗地上部组织氧化损伤的作用,其中低浓度SNP的效应要大于高浓度处理。

5 展望

综上所述,可以看出利用分子生物学方法和技术,在水稻耐盐碱基因源的鉴定、重要基因的分离、克隆和转导等方面取得了较大进展,转基因技术培育耐盐品种为水稻抗盐育种的研究开辟了广阔的应用前景,特别是将现代生物技术与传统育种方法相结合,为水稻抗盐育种取得突破带来了希望^[2]。随着突变体筛选、分子生物学研究手段及基因工程技术在植物耐盐研究中的广泛应用,人们对水稻耐盐机制的了解将更深入;同时,将获得更多的耐盐突变体和耐盐转基因水稻品种,并最终培育出能用于生产的耐盐水稻品种,从而推动中国和世界盐碱地及次生盐碱地水稻生产的开发利用。

参考文献:

- [1] 陈丽珍,叶剑秋,王荣香. 水稻盐胁迫的研究进展[J]. 热带农业科学, 2011, 31(3): 87-93.
- [2] 祁栋灵,郭桂珍,李明哲. 水稻耐盐碱性生理和遗传研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2007, 8(4): 486-493.
- [3] 李姝晋,朱建清,叶小英,等. 干旱和盐胁迫下水稻品种

- 的双重耐性差异[J]. 西南农业学报, 2005, 182: 128-132.
- [4] 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.
- [5] 佟立纯, 谷音. 盐碱对水稻生产的危害及防治对策[J]. 垦殖与稻作, 2006(2): 45-46.
- [6] 赵可夫. 植物抗盐生理[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1993: 136-138.
- [7] 李海波, 陈温福, 李全英. 盐胁迫下水稻叶片光合参数对光强的响应[J]. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1588-1592.
- [8] 薛庆林, 李广敏. 不同品种水稻幼苗对盐胁迫的反应[J]. 河北农业大学学报, 1991, 14(4): 110-112.
- [9] 符秀梅, 朱红林, 李小靖, 等. 盐胁迫对水稻幼苗生长及生理生化的影响[J]. 广东农业科学, 2010, 37(4): 19-21.
- [10] 柯玉琴, 潘廷国, 艾育芳. 盐胁迫对发芽水稻种子质膜透性及物质转化的影响[J]. 中国生态农业学报, 2002, 10(4): 10-12.
- [11] 华春, 王仁雷. 水稻幼苗叶绿体保护系统对盐胁迫的反应[J]. 西北植物学报, 2004, 24(1): 136-140.
- [12] 柯玉琴, 潘廷国. NaCl 胁迫对甘薯叶片叶绿体超微结构及一些酶活性的影响[J]. 植物生理学报, 1999, 25(3): 229-233.
- [13] 秘彩莉, 黄占景, 邵素霞, 等. 近似等位基因系小麦盐胁迫下叶绿体超微结构的比较研究[J]. 电子显微学报, 2001, 20(2): 98-101.
- [14] 赵可夫. 植物对盐胁迫的适应[J]. 生物学通报, 2002, 37(6): 7-10.
- [15] 王慧中, 卢德赵, 颜美仙, 等. 6-磷酸山梨醇脱氢酶基因转化水稻(*Oryza sativa* L.)研究[J]. 科技通报, 2002, 18(6): 441-445.
- [16] 李子银, 张劲松, 陈受宜. 水稻盐胁迫应答基因的克隆、表达及染色体定位[J]. 中国科学C辑, 1999, 29(6): 561-570.
- [17] 苏金, 朱汝财. 渗透胁迫调节的转基因表达对植物抗旱耐盐性的影响[J]. 植物学通报, 2001, 18(2): 129-136.
- [18] 郑少玲, 严小龙. 盐胁迫下不同水稻基因型根内Na⁺和Cl⁻分布情况比较[J]. 华南农业大学学报, 1996, 17(4): 24-28.
- [19] Baba T, Fujiyama H. Short-term response of rice and tomato to NaCl stress in relation to ion transport[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2003, 49(4): 513-519.
- [20] 黄益宗, 张文强, 招礼军, 等. Si 对盐胁迫下水稻根系活力、丙二醛和营养元素含量的影响[J]. 生态毒理学报, 2009, 4(6): 860-866.
- [21] 张文强, 黄益宗, 招礼军, 等. 盐胁迫下外源硅对硅突变体与野生型水稻种子萌发的影响[J]. 生态毒理学报, 2009, 4(6): 867-873.
- [22] 徐呈祥, 刘兆普, 刘友良. 硅在植物中的生理功能[J]. 植物生理学通讯, 2004, 40(6): 753-757.
- [23] Komatsu S, Konishi H. Proteome analysis of rice root proteins regulated by gibberellin[J]. Genomics Proteomics Bioinformatics, 2005, 3(3): 132-142.
- [24] 温福平, 张檀, 张朝晖, 等. 赤霉素对盐胁迫抑制水稻种子萌发的缓解作用的蛋白质组分析[J]. 作物学报, 2009, 35(3): 483-489.
- [25] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 601-639.
- [26] 华春, 王仁雷, 刘友良. 外源AsA 对盐胁迫下水稻叶绿体活性氧清除系统的影响[J]. 作物学报, 2004, 30(7): 692-696.
- [27] 徐芬芬, 叶利民, 潘维华. 外源水杨酸对盐胁迫下水稻幼苗生长的影响[J]. 广东农业科学, 2009, (9): 22-24.
- [28] 朱晓军, 杨劲松, 梁永超, 等. 盐胁迫下钙对水稻幼苗光合作用及相关生理特性的影响[J]. 中国农业科学, 2004, 37(10): 1497-1503.
- [29] 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, 36(1): 119-121.
- [30] 王智, 陈楚琴, 袁星星, 等. 外源一氧化碳对盐胁迫下水稻悬浮细胞死亡的缓解效应[J]. 植物生理学通讯, 2009, 45(7): 643-646.
- [31] 祁栋灵. 水稻耐碱性数量性状座位(QTLs)初步分析[D]. 成都: 四川农业大学, 2008.
- [32] 鄂志国, 张丽靖. 水稻盐胁迫应答的分子机制[J]. 杂交水稻, 2010, 25(2): 1-5.
- [33] Zhu Jian-kang. Plant salt tolerance[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6(2): 66-71.
- [34] 肖强, 陈娟, 吴飞华, 等. 外源 NO 供体硝普钠(SNP)对盐胁迫下水稻幼苗中叶绿素和游离脯氨酸含量以及抗氧化酶的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(10): 1849-1853.
- [35] 黄本开, 刘开力, 徐晟, 等. 一氧化氮供体对盐胁迫下水稻幼苗叶片脂质过氧化的调节[J]. 南京农业大学学报, 2005, 28(3): 22-25.