

不同水稻品种对 NaCl 胁迫的生理响应及耐盐性评价

刘梦霜¹, 郭海峰¹, 陈观秀¹, 莫俊杰^{1,2}, 许江环¹, 杨善^{1,2*}, 周鸿凯^{1,2*}

1. 广东海洋大学滨海农业学院, 广东湛江 524088; 2. 国家耐盐碱水稻技术创新中心华南中心, 广东湛江 524088

摘要: 土壤盐渍化是限制作物生长的重要因素之一, 培育水稻耐盐新品种, 对扩大水稻种植面积具有重要意义。为探究不同品种水稻幼苗的生长及生理的变化趋势, 明确不同水稻品种苗期耐盐性强弱, 以 5 个水稻品种为试验材料, 采用水培方式研究不同浓度 NaCl (0、70、140 mmol/L) 处理对水稻苗期生长及相关生理指标的影响, 并利用主成分分析及隶属函数法进行综合评价其耐盐性。结果表明, 盐胁迫下, 盐分对各水稻品种的根长、根表面积、根体积、根尖数及根平均直径总体上起抑制作用, 其中‘HH11’和‘日本晴’的根系生长指标值变化较小, ‘9311’和‘JX99’的根长、根体积、根表面积、根尖数均受到显著抑制, ‘HD961’平均根尖数最多。随着 NaCl 浓度增大, 各品种株高、根系活力总体呈逐渐下降趋势, 叶绿素总含量、相对电导率、丙二醛含量、脯氨酸含量、根系 Na⁺/K⁺ 总体呈上升趋势, 而根系 Na⁺、K⁺ 含量呈先升高后减少的趋势。其中, 盐胁迫下‘9311’和‘JX99’相对电导率、脯氨酸含量增幅最大, ‘日本晴’和‘HH11’的丙二醛含量、根系 Na⁺/K⁺ 增幅最小, ‘日本晴’的株高下降率最小, ‘HH11’的根系活力下降率最小。主成分分析表明, 3 个相互独立的综合指标解释了盐胁迫下 16 个单项指标 94.23% 的变化, 其中根长、根体积、根尖数、叶绿素总量、丙二醛含量、电导率可作为评价水稻苗期耐盐性的主要作用因子, K⁺、Na⁺/K⁺、株高可作为评价水稻苗期耐盐性的次要作用因子。隶属函数结果分析表明, 5 个水稻品种耐盐性由强到弱依次为‘HH11’>‘HD961’>‘日本晴’>‘9311’>‘JX99’。

关键词: 水稻; NaCl 胁迫; 隶属函数

中图分类号: S511 文献标识码: A

Physiological Response and Salt Tolerance Evaluation of Different Rice (*Oryza sativa* L.) Cultivars under NaCl Stress

LIU Mengshuang¹, GUO Haifeng¹, CHEN Guanxiu¹, MO Junjie^{1,2}, XU Jianghuan¹, YANG Shan^{1,2*}, ZHOU Hongkai^{1,2*}

1. College of Coastal Agricultural Sciences, Guangdong Ocean University, Zhanjiang, Guangdong 524088, China; 2. South China Branch of National Saline-Alkali Tolerant Rice Technology Innovation Center, Zhanjiang, Guangdong 524088, China

Abstract: Soil salinization is one of the important factors limiting crop growth. Cultivating new salt-tolerant rice varieties is of great significance to expand rice planting area. In order to explore the change trend of growth and physiology of different varieties of rice seedlings and clarify the salt tolerance of different rice varieties at seedling stage, five rice varieties were used as the experimental materials. The effects of different concentrations of NaCl (0 mmol/L, 70 mmol/L, 140 mmol/L) on the growth and related physiological indexes were studied at rice seedlings using hydroponic method. The principal component analysis and membership function method were used to comprehensively evaluate the salt tolerance of five rice seedlings. The results showed that under salt stress, salt inhibited the root length, root surface area, root volume, root tip number and root mean diameter of all rice varieties in general. The root growth index values of ‘HH11’ and ‘Nipponbare’ changed little. The root length, root volume, root surface area and root tip number of ‘9311’ and ‘JX99’ were significantly inhibited. The average root tip number of ‘HD961’ was the largest among the five rice varieties. With the increase of NaCl concentration, the plant height and root activity of each variety showed a gradual

收稿日期 2022-04-24; 修回日期 2022-06-08

基金项目 广东省重点领域研发计划项目 (No. 2020B020219004); 湛江市科技计划竞争性项目 (No. 2019A03005); 广东省级农业科技创新及推广体系建设项目 (No. 2020KJ264)。

作者简介 刘梦霜 (1998—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 作物栽培生理。*通信作者 (Corresponding author): 杨善 (YANG Shan), E-mail: shanyang@gdou.edu.cn; 周鸿凯 (ZHOU Hongkai), E-mail: 897961801@qq.com。

downward trend, and the total chlorophyll content, relative conductivity, MDA content, proline content and Na^+/K^+ of root showed an overall upward trend, and the root Na^+ and K^+ contents showed a trend of first increase and then decrease. Among them, the relative electrical conductivity and proline content of '9311' and 'JX99' increased the most, the MDA and root Na^+/K^+ of 'Nipponbare' and 'HH11' increased the least, the plant height of Nipponbare decreased the least, and the root activity of 'HH11' decreased the least under salt stress. Principal component analysis showed that three independent comprehensive indexes explained 94.23% of the changes of 16 single indexes under salt stress. Among them, root length, root volume, root tip number, total chlorophyll content, malondialdehyde content and electrical conductivity could be used as the main factors to evaluate salt tolerance at seedling stage, and K^+ , Na^+/K^+ and plant height could be used as the secondary factors to evaluate salt tolerance at seedling stage. The results of membership function analysis showed that the salt tolerance of the five rice varieties from strong to weak was 'HH11' > 'HD961' > 'Nipponbare' > '9311' > 'JX99'.

Keywords: rice; NaCl stress; membership function

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.02.012

土壤盐渍化是限制作物生产发展的重要因素之一。据统计,全球范围内约有 80 亿 hm^2 的土地受到不同程度的盐渍化影响,使耕地资源遭到破坏、农业生产损失巨大^[1]。水稻是世界上主要的粮食作物之一,也是盐碱地开发利用的首选粮食作物^[2]。但是,它易受盐害影响,在水稻生长发育各个阶段,盐分均会对其造成严重的危害。因此,挖掘和利用好耐盐性强的水稻种质资源,进而选育出耐盐、高产、高质的水稻新品种,对保障耕地面积和稳定粮食产量具有重要意义。

盐胁迫不仅引起渗透胁迫、离子毒害和氧化胁迫等多重负效应,而且严重抑制植物正常生长发育^[3]。安辉等^[4]发现,140 mmol/L NaCl 胁迫下水稻幼苗叶绿素合成及抗氧化酶活性受到显著抑制,且丙二醛含量显著增加,从而限制水稻的生长发育。渗透胁迫会引起土壤水势降低,导致植物吸水困难造成水分亏缺。周毅等^[5]研究表明,200 mmol/L NaCl 胁迫下水稻幼苗细胞失水,相对含水量下降,造成渗透胁迫。NaCl 胁迫引起大量 Na^+ 、 Cl^- 积累,抑制 K^+ 、 PO_4^{3-} 等离子的吸收,导致营养平衡遭到破坏,从而使植物生长发育受损^[6]。滕祥勇等^[7]研究表明碱性盐胁迫下水稻幼苗体内积累大量 Na^+ 、 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 均显著降低,从而导致植物的离子平衡遭到破坏。然而,不同植物具有不同的适应性及耐抗性,盐胁迫下,植物自身可以通过积累渗透调节物质、离子区域化等方式避免或缓解盐胁迫造成的危害^[8]。海霞等^[9]研究发现,耐盐燕麦品种通过茎中 Na^+ 区域化,保持叶片和茎中较低的 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ 以适应盐胁迫。张婷婷等^[10]发现,盐碱胁迫下耐盐碱品种‘长白 9 号’脯氨酸、甜菜碱、肌醇等渗透物质积累量远大于普通栽培品种‘吉粳 78’,

从而有利于缓解盐碱胁迫逆境。

不同水稻品种之间的耐盐性存在差异性^[11]。水稻耐盐性的强弱可采用植株的形态生长参数及生理生化参数进行评价,从而筛选出水稻种质资源的耐盐性品种。张治振等^[12]利用营养液水培法对盐胁迫下 15 个粳稻品种的形态和生理特性进行综合评价,鉴定出耐盐性较强的水稻品种为‘南粳 46’和‘宁粳 44’。黄洁等^[13]利用盐胁迫下不同水稻品种生长指标测定以及丙二醛、可溶性糖和抗氧化酶活性的变化,比较了 4 个水稻品种的耐盐性强弱。耿雷跃等^[14]通过分蘖期对 2886 份水稻种质进行耐盐性评价,鉴定筛选出 137 份耐盐种质。

鉴于水稻丰富的遗传多样性,品种间的耐盐性存在差异,其生理生化指标的变化情况也各不相同。对于湛江海河交错潮汐带种植的水稻种质‘HD961’‘JX99’以及本课题组选育的‘HH11’等红米型水稻的苗期耐盐性评价尚无报道,因此,本研究以 5 个水稻品种为试验材料,通过测定 NaCl 胁迫下水稻幼苗生长及生理生化指标,对 5 个水稻品种的耐盐性进行隶属函数综合分析,以为水稻耐盐品种筛选提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验水稻品种为‘HH11’‘JX99’‘日本晴’‘9311’‘HD961’,其中‘日本晴’为粳稻,其余为籼稻;‘日本晴’和‘9311’为白米型水稻,其余为红米型水稻。‘HD961’为湛江海河交错潮汐带种植的古老地方种,俗称“长毛谷”“赤禾”。‘HD961’‘HH11’‘JX99’为耐盐水稻,‘日本晴’和‘9311’为水稻模式种。5 份水稻材料均由广东

海洋大学滨海农业学院水稻种质资源库提供。

1.2 方法

1.2.1 试验设计 选取籽粒饱满的种子于 45℃温水中处理 2 h 以打破休眠,于 30℃恒温培养箱浸种催芽 48 h,待种子发芽后,挑选长势一致的种子移栽至装有清水的 96 孔黑色水培盒,后置于光照培养箱中培养至一叶一心期时,每隔 3 d 更换一次 Yoshida 营养液,光照培养箱条件设为光照 16 000 lx, 28℃, 14 h; 黑暗, 24℃, 10 h; 湿度 75%。幼苗培养至三叶一心时,设 3 个不同 NaCl 浓度(0、70、140 mmol/L), 0 mmol/L 为对照,分别胁迫处理 7 d 后进行取样测定各项指标,每个处理 3 次生物学重复。

1.2.2 测定指标及方法 (1) 根系指标的测定。用根系扫描仪(中晶 ScanMaker i800 Plus)扫描根系,获取根系图片,后用根系分析软件分析根长、根表面积、根体积、根平均直径、根尖数等指标。

(2) 生理指标的测定。叶绿素含量测定采用乙醇-丙酮混合溶液浸泡法^[15];根系活力测定采用甲醇浸泡法^[16];丙二醛含量测定采用硫代巴比妥酸法^[17];参照李合生^[18]的方法测定相对电导率和脯氨酸含量;Na⁺和 K⁺含量测定参照王旭明等^[19]的方法。

1.3 数据处理

用 SPSS 25.0 软件对数据进行单因素方差分析、Duncan's 多重比较法分析以及主成分分析。

1.3.1 耐盐系数 参照 ZENG 等^[20]的方法计算各指标的耐盐系数(α),其中与耐盐性呈正相关,则该指标的 α =(处理组平均值/对照组平均值)×100%;反之,则该指标的 α =(对照组平均值/处理组平均值)×100%。

1.3.2 综合指标值 参考余家林^[21]的方法计算综合指标值:

$$CI(m) = \sum_{j=1}^n [B_j \times P(m)_j], (m=1, 2, 3; j=1, 2, 3, \dots, n)$$

式中, $CI(m)$ 为综合指标值, B_j 为单项指标耐盐系数进行规范化标准化的值; $P(m)_j$ 为综合指标的系数。

1.3.3 隶属函数值 参照谢志坚^[22]的方法计算各综合指标的隶属函数值:

$$\mu(x_j) = (x_j - x_{\min}) / (x_{\max} - x_{\min}), (j=1, 2, 3, \dots, n)$$

式中, x_j 代表某供试材料第 j 个综合指标, x_{\max}

与 x_{\min} 代表所有材料中该综合指标的最大值与最小值。

1.3.4 权重 结合综合指标的贡献率求各综合指标的权重^[22]:

$$W_j = P_j / \sum_{j=1}^n P_j, (j=1, 2, 3, \dots, n)$$

式中, W_j 表示第 j 个综合指标的权重, P_j 代表第 j 个综合指标的贡献率。

1.3.5 综合评价值 D 综合评价值 D 体现各供试材料的综合耐盐能力的强弱^[22]:

$$D = \sum_{i=1}^n [\mu(x_j) \times W_j]$$

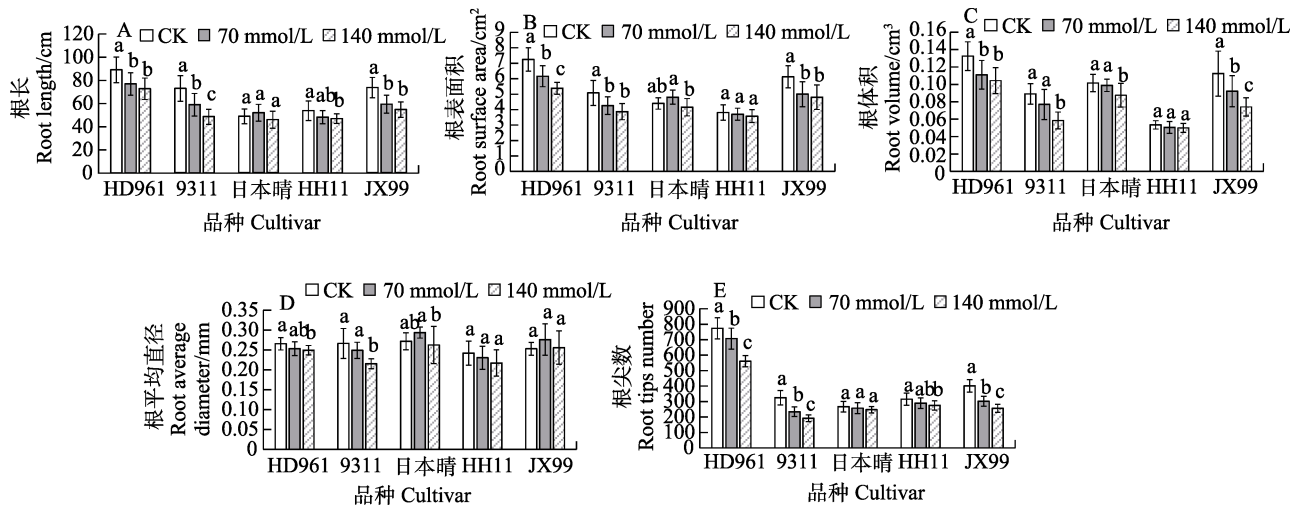
2 结果与分析

2.1 NaCl 胁迫对水稻根系形态的影响

由图 1 可看出,随着盐胁迫浓度的升高,各水稻品种的根长、根表面积、根体积、根平均直径以及根尖数总体上呈现下降趋势。图 1A 中,70 mmol/L NaCl 处理下,‘HD961’‘9311’和‘JX99’根长分别下降了 13.72%、19.17%、19.52%,而‘日本晴’和‘HH11’与 CK 无明显差异;140 mmol/L NaCl 处理下,‘HH11’和‘日本晴’的根长变化较小,‘JX99’的根长降低幅度最大,为 25.76%;图 1B、图 1C 中,盐胁迫下,‘HH11’和‘日本晴’的根表面积及体积变化相对稳定,‘9311’和‘JX99’的根表面积及体积较 CK 显著降低。图 1D 中,在 70 mmol/L NaCl 下,各供试水稻品种根平均直径较 CK 无显著性差异 ($P>0.05$),其中‘9311’在 140 mmol/L NaCl 下根平均直径较其他品种下降幅度最大,且与 CK 具有显著性差异 ($P<0.05$)。图 1E 中,70 mmol/L NaCl 处理下‘HD961’‘9311’‘日本晴’‘HH11’‘JX99’根尖数分别降低了 8.60%、27.80%、3.56%、7.99%、24.84%,140 mmol/L NaCl 处理下‘9311’和‘JX99’的根尖数下降率较高,分别为 40.79%、36.15%,特别值得注意的是‘HD961’根尖数远多于其他水稻品种,盐处理后其平均根尖数目为 634.15,分别较‘9311’‘日本晴’‘HH11’‘JX99’多 1.97 倍、1.51 倍、1.24 倍、1.27 倍。

2.2 NaCl 胁迫对水稻株高和根系活力的影响

由图 2 可知,各品种株高和根系活力总体上均随着盐胁迫浓度的升高而降低。70 mmol/L NaCl 处理下,‘HD961’‘日本晴’‘HH11’‘JX99’

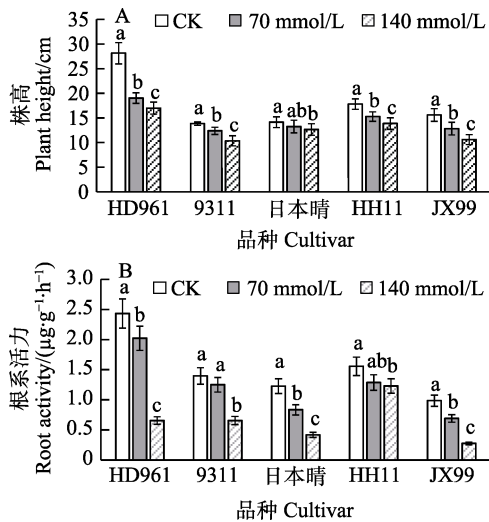


不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 1 盐胁迫对 5 份水稻根系形态的影响

Fig. 1 Effects of salt stress on root morphology of five rice varieties



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 2 盐胁迫对 5 份水稻株高和根系活力的影响

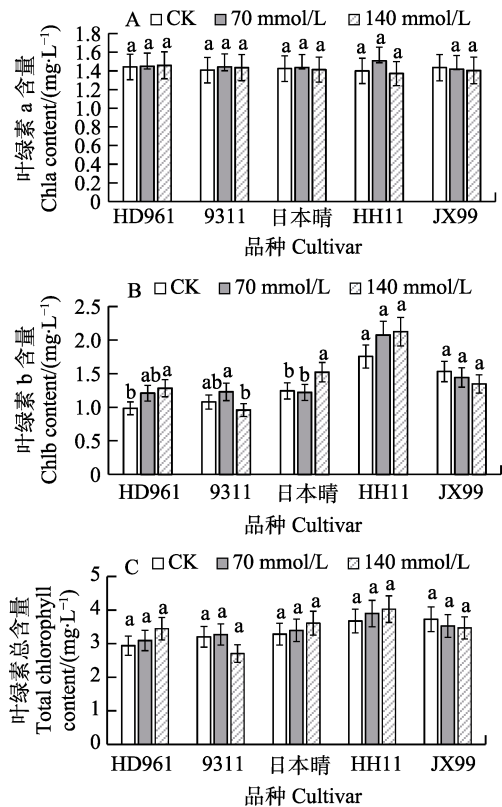
Fig. 2 Effect of salt stress on plant height and root activity of five rice varieties

株高和根系活力降低幅度分别为 32.37% 和 16.88%、6.22% 和 32.01%、14.20% 和 17.32%、17.69% 和 29.95%；140 mmol/L NaCl 处理下各供试材料株高和根活力均显著低于 CK ($P < 0.05$)，其中 ‘HD961’ 和 ‘JX99’ 降低幅度较大。另外，在盐处理下，株高较 CK 平均下降率最小的品种为 ‘日本晴’，而根系活力较 CK 平均下降率最小的品种为 ‘HH11’。

2.3 NaCl 胁迫对水稻叶片叶绿素含量的影响

由图 3 可知，各品种叶绿素 a 含量在盐胁迫

下均无显著性差异，其中 ‘HH11’ 叶绿素 a 含量在 70 mmol/L NaCl 处理下较 CK 高。‘日本晴’ 叶绿素 b 含量呈先降低后升高的趋势，而 ‘HD961’



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

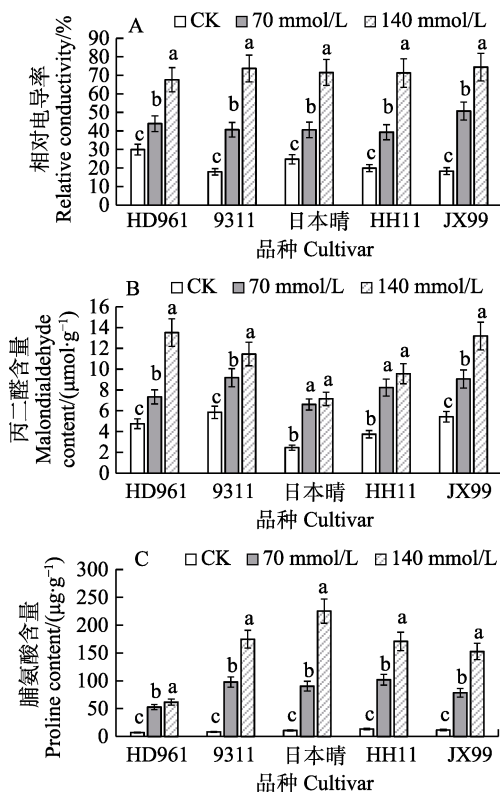
图 3 盐胁迫对 5 份水稻叶片叶绿素含量的影响

Fig. 3 Effects of salt stress on chlorophyll content in leaves of five rice varieties

和‘HH11’呈逐渐升高的趋势,140 mmol/L NaCl 处理下‘HD961’‘日本晴’和‘HH11’叶绿素 b 含量均比 CK 分别增加了 30.37%、22.35%、21.02%,但‘9311’和‘JX99’叶绿素 b 合成被抑制。图 3C 中,盐胁迫下叶绿素总量的变化趋势和叶绿素 b 的变化趋势类似,从叶绿素总含量值来看,‘JX99’和‘日本晴’相对稳定,‘9311’变化最大。

2.4 NaCl 胁迫对水稻叶片相对电导率、丙二醛含量和脯氨酸含量的影响

由图 4 可知,随着 NaCl 浓度的增加,5 个水稻品种相对电导率、丙二醛含量、脯氨酸含量逐渐增大。140 mmol/L NaCl 处理时,5 个水稻品种相对电导率显著升高,增加幅度由高到低依次为‘9311’>‘JX99’>‘HH11’>‘日本晴’>‘HD961’,分别为 CK 的 3.10、3.06、2.58、1.89、1.26 倍;70 mmol/L NaCl 处理时,相对电导率增幅最小的是‘HD961’,最大为‘JX99’;至于丙二醛含量,70 mmol/L NaCl 胁迫下,‘HD961’丙二醛含量上



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

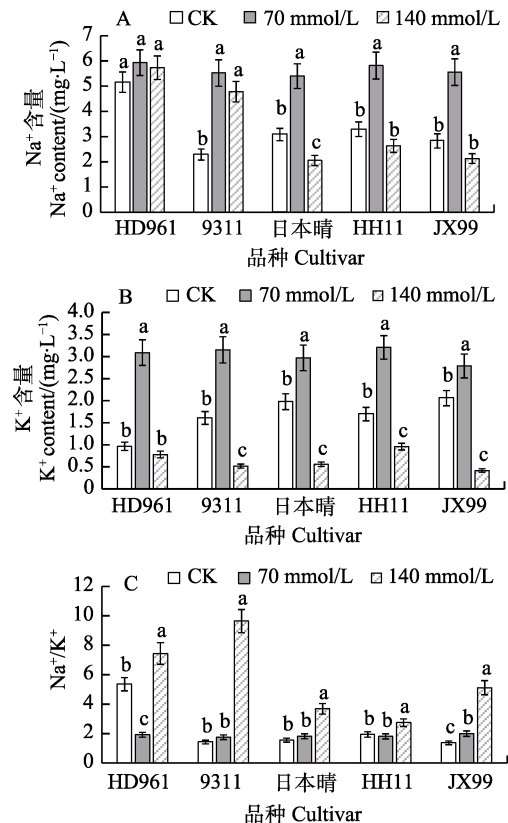
图 4 盐胁迫对 5 份水稻相对电导率、丙二醛含量和脯氨酸含量的影响

Fig. 4 Effects of salt stress on relative conductivity, MDA content and proline content of five rice varieties

升幅度最小,为 54.60%;140 mmol/L NaCl 处理时,‘HD961’‘9311’和‘JX99’丙二醛含量较 70 mmol/L NaCl 显著升高,但‘日本晴’和‘HH11’丙二醛含量在处理间无显著差异 ($P > 0.05$)。图 4C 中,70 mmol/L NaCl 胁迫下,‘HD961’‘日本晴’和‘HH11’的脯氨酸积累幅度较 CK 均接近 6.5 倍;140 mmol/L NaCl 胁迫下,各供试种质脯氨酸含量较 CK 显著上升,上升幅度顺序依次为‘9311’>‘日本晴’>‘JX99’>‘HH11’>‘HD961’。

2.5 NaCl 胁迫对水稻叶片 Na^+ 、 K^+ 含量的影响

由图 5 可知,随着 NaCl 胁迫的加剧,各品种 Na^+ 、 K^+ 含量呈先上升后下降的趋势。70 mmol/L NaCl 处理时,所有种质材料的 Na^+ 、 K^+ 含量达到最高值,‘HD961’‘9311’‘日本晴’‘HH11’和‘JX99’的 Na^+ 、 K^+ 含量分别较 CK 显著高于 14.98%和 80.90%、141.49%和 32.30%、75.12%和 28.28%、76.72%和 56.57%、96.49%和 20.39%,其中‘9311’和‘JX99’的 Na^+ 含量上升幅度较大,‘9311’和‘JX99’的 K^+ 积累最低,说明 NaCl



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 5 盐胁迫对 5 份水稻根系 Na^+ 、 K^+ 离子含量的影响

Fig. 5 Effects of salt stress on Na^+ and K^+ ion contents in roots of five rice materials

胁迫主要吸收 Na⁺，但阻碍或限制了水稻对 K⁺的吸收和积累。另外，从图 5C 可知，70 mmol/L NaCl 处理时，仅 ‘HD961’ 的 Na⁺/K⁺显著低于 CK；140 mmol/L NaCl 处理时各品种 Na⁺/K⁺均显著上升，其中 ‘HH11’ 和 ‘日本晴’ 的 Na⁺/K⁺增加幅度较其他品种小，说明其在高盐胁迫下能更好维持合理的 Na⁺/K⁺来减缓离子胁迫对自身造成的伤害。

2.6 盐胁迫下 5 份水稻的耐盐性综合评价

2.6.1 各项指标的耐盐系数及相关性分析 各项指标的耐盐系数如表 1，其中若以丙二醛来判定各材料的耐盐性，则 ‘9311’ 耐盐性最强，‘日本晴’ 最弱；而以根活力为衡量指标，则 ‘HH11’

耐盐性最强，‘JX99’ 最弱，这体现了 6 个生长指标及 10 个生理指标对盐胁迫的敏感性不同，故不能用单项指标对植物耐盐性进行评价。

利用 SPSS 25.0 软件对 16 个单项指标的耐盐系数进行相关性分析，结果如表 2 所示，盐胁迫下各指标间有不同程度的相关性，可见 5 份水稻材料的耐盐信息有所重叠，因而无法直接利用 16 个单项指标对水稻耐盐性进行准确的评价，其中根长与根表面积、根体积显著正相关，相关系数分别是 0.907*、0.962**；丙二醛含量与根长极显著负相关 ($P<0.01$)，但与根表面积、根尖数显著负相关 ($P<0.05$)。

表 1 各项指标的耐盐系数 α 值
Tab. 1 Salt tolerance coefficient α value of each index

品种 Cultivar	耐盐系数 Salt tolerance coefficient/%															
	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12	R13	R14	R15	R16
HD961	0.839	0.797	0.810	0.943	0.797	0.640	0.550	1.009	1.266	1.112	0.563	0.499	8.072	0.885	2.001	1.753
9311	0.737	0.800	0.763	0.872	0.657	0.820	0.682	1.022	1.015	0.933	0.343	0.574	16.323	0.446	1.141	0.480
日本晴	1.003	1.019	0.919	1.023	0.948	0.916	0.510	1.001	1.102	1.068	0.478	0.357	14.567	1.036	0.892	0.641
HH11	0.884	0.956	0.944	0.925	0.897	0.818	0.808	1.029	1.196	1.079	0.393	0.424	10.187	0.908	1.230	0.890
JX99	0.774	0.801	0.739	1.053	0.695	0.752	0.489	0.984	0.911	0.939	0.304	0.505	9.958	0.919	0.779	0.478

注：R1 为根长；R2 为根表面积；R3 为根体积；R4 为根平均直径；R5 为根尖数；R6 为株高；R7 为根活力；R8 为叶绿素 a；R9 为叶绿素 b；R10 为叶绿素总量；R11 为相对电导率；R12 为丙二醛含量；R13 为脯氨酸含量；R14 为 Na⁺；R15 为 K⁺；R16 为 Na⁺/K⁺。

Note: R1 is root length; R2 is root surface area; R3 is root volume; R4 is mean root diameter; R5 is number of root tips; R6 is plant height; R7 is root vigor; R8 is chlorophyll a; R9 is chlorophyll b; R10 is total chlorophyll; R11 is relative conductivity; R12 is malondialdehyde content; R13 is proline content; R14 is Na⁺; R15 is K⁺; R16 is Na⁺/K⁺.

表 2 各单项指标的相关系数矩阵
Tab. 2 Correlation matrix of every single index

项目 Item	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12	R13	R14	R15
R2	0.907*														
R3	0.842	0.910*													
R4	0.376	0.234	-0.025												
R5	0.962**	0.906*	0.941*	0.238											
R6	0.505	0.760	0.503	0.111	0.421										
R7	-0.123	0.174	0.425	-0.748	0.103	0.158									
R8	-0.015	0.180	0.455	-0.892*	0.171	0.123	0.913*								
R9	0.438	0.260	0.591	-0.387	0.581	-0.301	0.336	0.552							
R10	0.699	0.481	0.718	-0.023	0.797	-0.164	0.110	0.284	0.924						
R11	0.548	0.212	0.390	-0.058	0.547	-0.300	-0.200	0.120	0.841	0.869					
R12	-0.969**	-0.929*	-0.849	-0.485	-0.954*	-0.533	0.083	0.078	-0.325	-0.622	-0.378				
R13	0.027	0.243	0.001	-0.269	-0.109	0.757	0.094	0.205	-0.411	-0.473	-0.319	0.051			
R14	0.744	0.563	0.520	0.763	0.733	0.054	-0.382	-0.453	0.257	0.596	0.390	-0.821	-0.528		
R15	-0.081	-0.341	0.012	-0.482	0.032	-0.737	0.137	0.377	0.813	0.620	0.745	0.224	-0.509	-0.074	
R16	0.133	-0.187	0.135	-0.203	0.233	-0.726	-0.024	0.184	0.848	0.770	0.840	-0.020	-0.677	0.245	0.947*

注：*表示显著相关 ($P<0.05$)；**表示极显著相关 ($P<0.01$)。

Note: * indicates significant correlation ($P<0.05$); ** indicates extremely significant correlation ($P<0.01$).

2.6.2 主成分分析 对盐胁迫下 5 份水稻材料的 16 个单项指标的耐盐系数进行主成分分析, 结合特征值大于 1 及累计贡献率大于 85% 的依据共提取到 3 个主成分 (表 3), 3 个综合指标的贡献率分别为 42.73%、30.01%、21.49%, 累计贡献率高达 94.23%, 这表明 3 个相互独立的综合指标解释了盐胁迫下 16 个单项指标 94.23% 的变化。从主成分分析结果来看, 根长、根体积、根尖数、叶绿素总量、丙二醛含量、电导率可作为评价水稻耐盐性的主要作用因子, K^+ 、 Na^+/K^+ 、株高可作

为评价水稻耐盐性的次要作用因子。

2.6.3 隶属函数分析及综合评价 各品种综合指标值 $CI(x)$ 、隶属函数值 $\mu(x)$ 和综合评价价值 D 的计算结果如表 4 所示。经计算, 3 个综合指标的权重分别为 0.453、0.318、0.228。根据综合评价 D 值的大小对 5 份水稻材料的耐盐能力进行排序, 由此可确定, 不同种质间耐盐性存在一定的差异, ‘HH11’ 表现出强耐盐性, ‘JX99’ 耐盐性最差, 5 份供试水稻材料耐盐性由强到弱依次为 ‘HH11’ > ‘HD961’ > ‘日本晴’ > ‘9311’ > ‘JX99’。

表 3 各综合指标的系数及贡献率

Tab. 3 Coefficients of comprehensive indexes and contribution proportion

项目 Item	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12	R13	R14	R15	R16	贡献率 Contribution rate/%
P(1)	0.347	0.294	0.337	0.066	0.369	0.072	0.028	0.069	0.285	0.353	0.276	-0.333	-0.106	0.281	0.106	0.182	42.73
P(2)	-0.173	-0.262	-0.098	-0.258	-0.111	-0.385	0.099	0.174	0.291	0.175	0.229	0.221	-0.241	-0.123	0.433	0.384	30.01
P(3)	-0.017	0.151	0.211	-0.431	0.046	0.254	0.464	0.486	0.102	-0.022	-0.101	0.037	0.305	-0.307	-0.014	-0.132	21.49

表 4 各品种综合指标值 $CI(x)$ 、隶属函数值 $\mu(x)$ 和综合评价价值 D

Tab. 4 The value of comprehensive index $CI(x)$, membership function and $\mu(x)$, and value D of each variety

品种 Cultivar	$CI(1)$	$CI(2)$	$CI(3)$	$\mu(1)$	$\mu(2)$	$\mu(3)$	D 值 D value	排序 Ranking
HD961	1.158	3.352	-1.291	0.751	1.000	0.077	0.676	2
9311	-3.227	0.144	1.658	0.000	0.443	1.000	0.369	4
日本晴	2.614	-2.408	-0.029	1.000	0.000	0.472	0.561	3
HH11	1.773	-0.040	1.190	0.856	0.411	0.854	0.714	1
JX99	-2.319	-1.051	-1.536	0.155	0.236	0.000	0.145	5
权重				0.453	0.318	0.228		

3 讨论

研究表明, 当暴露于胁迫时, 植物根系最先接收到逆境胁迫信号, 且能够迅速响应逆境胁迫, 同时将盐信号传递到地上部, 以使整个植物适应盐胁迫环境^[23]。本研究发现, 与 CK 相比, 在盐胁迫下各品种的根长、根表面积、根体积总体呈下降趋势, 其中 ‘日本晴’ 和 ‘HH11’ 的下降幅度较其他品种小, 受到抑制较轻, 由此表明, 各水稻品种在盐胁迫下其根系生长均会受到抑制。这与前人研究结果^[24-25]类似, 说明盐胁迫对水稻根系生长有抑制作用, 强耐盐性品种在盐胁迫下根长、根表面积、根体积等变化幅度较盐敏感品种小。盐胁迫下, 可通过增大平均直径和增加根尖数量来吸收更多的养分以缓解逆境, 有利于植物的生长发育。本研究中, 盐胁迫下, ‘HD961’ 和 ‘HH11’ 的根平均直径相对稳定, 而 ‘HD961’ 的平均根尖数最高, 这有利于缓解盐逆境。此外,

株高是直观体现植物对盐胁迫程度的重要生长指标^[26]。黄洁等^[13]研究发现耐盐性强的粳稻品种地上部生长状况如株高受盐胁迫影响较小。在本研究中, 与 CK 相比, 盐胁迫下各品种的株高均呈不同程度的下降趋势, 其中 ‘日本晴’ 降低幅度较小, 其生长抑制程度较低, 其余 4 个品种均受到显著抑制。综上表明, 5 个水稻品种在盐处理下生长均受到抑制, 并表现出不同水稻品种在盐逆境下的不同适应性与耐受性。

盐胁迫对植物的影响除个体形态发生变化外, 还体现在植物生理适应机制上。植物根系活力是评价根系生长发育状况的重要指标^[27]。本研究发现, 各品种根系活力在盐胁迫下均有不同程度下降, 其中 ‘HH11’ 根活力下降幅度最小, 这可能是根系保持相对较高的活性来抵御盐毒害, 这与谷娇娇等^[28]的研究结果基本保持一致。此外, 盐分还会影响植物叶绿体结构, 提高叶绿素

酶活性，使叶绿素合成受阻以及分解加快，从而导致叶片叶绿素的含量减少^[29]。本研究发现，各品种叶绿素总含量与叶绿素 b 的变化趋势相似，‘日本晴’叶绿素 b 含量呈先降低后升高的趋势，而‘HD961’‘日本晴’和‘HH11’呈逐渐升高的趋势，但是同一品种不同处理间叶绿素 a 无显著性差异，由此表明，盐胁迫对水稻叶绿素 b 的影响大于叶绿素 a，对不同水稻品种叶绿素含量的影响存在差异。而赵海新^[30]的研究结果表明，随着碱浓度的提高，对水稻叶绿素 a 的影响大于叶绿素 b，均呈现先增后降趋势。与本研究结果存在差异，可能是由于碱胁迫与盐胁迫的不同引起的。

盐胁迫可破坏细胞膜的完整性，导致膜脂过氧化以及膜透性增大^[31]。相对电导率是直接反映膜透性的指标，其高低直接反映逆境胁迫下植物内环境的稳定能力以及适应与抵御逆境的能力，而丙二醛是膜脂过氧化的终产物，其含量高低可以衡量脂质过氧化水平的程度。本研究发现，各品种相对电导率随着 NaCl 浓度升高均逐渐增加，其中‘JX99’上升幅度最大，‘9311’次之，‘HD961’最小，说明盐胁迫导致叶片电解质外渗，从而对水稻生长造成伤害，这与李瑶等^[32]的研究结果一致。各品种丙二醛含量随着盐浓度增加持续上升，其中只有‘日本晴’和‘HH11’的丙二醛含量在盐处理间无显著差异，这可能是其体内抗氧化物质积累更多，以清除过氧化物质。盐胁迫下，植物会通过合成、积累大量游离脯氨酸来保护大分子物质以及抵抗渗透胁迫，从而抵御盐离子引起的水分缺失^[33]。本研究表明，随着盐胁迫程度加剧，各水稻品种脯氨酸含量均呈上升趋势，这表明处于盐逆境下，水稻通过大量合成、积累体内脯氨酸含量以维持自身的渗透势平衡。王苗苗等^[34]研究发现耐盐性弱的燕麦品种需要合成和积累更多的脯氨酸去抵御盐胁迫，这与本研究中‘9311’和‘JX99’脯氨酸含量增幅结果一致。NaCl 胁迫下大量 Na⁺流入细胞内引起细胞膜去极化，从而诱导 K⁺外流，故细胞内的离子动态平衡遭到破坏，导致植物的生理功能紊乱^[35]。本研究中，随着 NaCl 胁迫浓度升高，各品种根部 Na⁺含量和 K⁺含量呈先升高后降低的趋势，在 70 mmol/L NaCl 时最高，推测可能是盐胁迫下水稻植株内的 K⁺更多地流向最先感知盐胁迫信号的根部，以平衡 Na⁺在根部的积累，其次再分配到同化器官叶

中，以保障叶片光合作用的正常进行，这与王佳珍等^[36]在锦葵中的研究结果相似。此外，相比 70 mmol/L NaCl，各品种 Na⁺/K⁺在 140 mmol/L NaCl 下显著增大，可能是由于 Na⁺和 K⁺具有相似的离子半径和水合能，相互竞争同一转运位点，而高浓度的 Na⁺进入细胞后抑制了细胞对 K⁺的吸收所致^[37]。

植物的耐盐性是由多基因决定的数量性状，从单一指标很难真实地评价其耐盐性强弱，需要利用多个综合指标对植物耐盐性进行准确评价^[38]。本研究利用主成分分析及隶属函数法进行综合评价，得到耐盐性强弱排序为‘HH11’>‘HD961’>‘日本晴’>‘9311’>‘JX99’，‘JX99’苗期耐盐性较‘日本晴’差。然而，王旭明等^[39]在水稻孕穗期应用模糊隶属函数综合分析 4 个水稻品种的耐盐性为：‘JX99’>‘PoKKali’>‘FL478’>‘IR29’，‘JX99’表现出强耐盐性。与本研究结果存在差异，可能是由于试验测定的时期不一样。有研究认为水稻在不同的生育期，其耐盐碱性不尽相同^[40]。并且，有研究者对 21 份耐盐碱性不同的水稻种质在芽期和苗期进行耐碱性筛选，最终筛选到了 4 份耐盐碱性强的水稻品种，其中包括‘日本晴’，说明‘日本晴’在苗期确实表现出强耐盐性^[41]。由此表明，本研究对 5 个品种水稻苗期耐盐性的综合分析结果具有一定的准确性和代表性。

参考文献

- [1] NEGRAO S, COURTOIS B, AHMADI N, ABREU I, OLIVEIRA M M. Recent updates on salinity stress in rice: from physiological to molecular responses[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2011, 30(4): 329-377.
- [2] YEO A R, FLOWERS T J. Salinity resistance in rice (*Oryza sativa* L.) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1986, 13(1): 161-173.
- [3] HAKIM M A, JURAIMI A S, HANAFI M M, ALI E D, ISMAI M R E, SELAMAT A C, KARIM S M R. Effect of salt stress on morpho-physiology, vegetative growth and yield of rices[J]. *Journal of Environmental Biology*, 2014, 35(2): 317-326.
- [4] 安辉, 盛伟, 于玉凤, 张露倩, 曾红丽, 陈光辉. 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.

AN H, SHENG W, YU Y F, ZHANG L Q, ZENG H L,

- CHEN G H. Effects of exogenous 2,4-e-pibrassinolide on physiological characteristics of rice seedlings under salt stress[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(8): 2740-2746. (in Chinese)
- [5] 周毅, 崔丰磊, 杨萍, 张帆涛, 罗向东, 谢建坤. 盐胁迫对不同品种水稻幼苗生理生化特性的影响[J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(1): 90-93.
- ZHOU Y, CUI F L, YANG P, ZHANG F T, LUO X D, XIE J K. Effects of salt stress on physiological and biochemical characteristics of rice seedlings of different varieties[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2016, 44(1): 90-93. (in Chinese)
- [6] 刘晓龙, 徐晨, 季平, 李前, 杨洪涛, 武志海, 王洪君. 盐胁迫下水稻叶绿素荧光特性与离子积累的相关性分析[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(3): 972-982.
- LIU X L, XU C, JI P, LI Q, YANG H T, WU Z H, WANG H J. Correlation analysis of chlorophyll fluorescence characteristics of leaves and ions accumulation in rice under salt stress[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(3): 972-982. (in Chinese)
- [7] 滕祥勇, 李鹏志, 林秀云, 王金明, 孙强, 盖志佳. 碱性盐胁迫对水稻苗期矿质离子吸收与分配的影响[J]. *东北农业科学*, 2022, 47(1): 11-16.
- TENG X Y, LI P Z, LIN X Y, WANG J M, SUN Q, GAI Z J. Effects of saline-alkali stress on mineral ion absorption and distribution of rice seedling[J]. *Journal of Northeast Agricultural Sciences*, 2022, 47(1): 11-16. (in Chinese)
- [8] 黄洁, 白志刚, 钟楚, 金千瑜, 朱练峰, 曹小闯, 朱春权, 张均华. 水稻耐盐生理及分子调节机制[J]. *核农学报*, 2020, 34(6): 1359-1367.
- HUANG J, BAI Z G, ZHONG C, JIN Q Y, ZHU L F, CAO X C, ZHU C Q, ZHANG J H. Physiological and molecular mechanisms of salt stress tolerance in rice[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2020, 34(6): 1359-1367. (in Chinese)
- [9] 海霞, 刘景辉, 杨彦明, 赵洲, 陈晓晶, 贾硕. 盐胁迫对燕麦幼苗 Na^+ 、 K^+ 吸收和离子积累的影响[J]. *麦类作物学报*, 2019, 39(5): 613-620.
- HAI X, LIU J H, YANG Y M, ZHAO Z, CHEN X J, JIA S. Na^+ and K^+ uptake and ion accumulation in oat seedlings under salt stress[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(5): 613-620. (in Chinese)
- [10] 张婷婷, 杨美英, 王春红, 孙合美, 齐春艳, 侯立刚, 武志海. 盐碱胁迫下不同水稻品种渗透调节物质及相关基因的变化[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2016, 44(4): 39-47.
- ZHANG T T, YANG M Y, WANG C H, SUN H M, QI C Y, HOU L G, WU Z H. Changes in osmolytes and related genes of different rice varieties under saline-alkali stress[J]. *Journal of North-west A & F University (Natural Science Edition)*, 2016, 44(4): 39-47. (in Chinese)
- [11] ZHANG R, HUSSAIN S, WANG Y, LIU Y H, LI Q, CHEN Y L, WEI H H, GAO P L, DAI Q G. Comprehensive evaluation of salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) germplasm at the germination stage[J]. *Agronomy*, 2021, 11(8): 1569.
- [12] 张治振, 李稳, 周起先, 孙伟, 郑崇珂, 谢先芝. 不同水稻品种幼苗期耐盐性评价[J]. *作物杂志*, 2020(3): 92-101.
- ZHANG Z Z, LI W, ZHOU Q X, SUN W, ZHENG C K, XIE X Z. Salt tolerance evaluation of different rice varieties at seedling stage[J]. *Crops*, 2020(3): 92-101. (in Chinese)
- [13] 黄洁, 黄晶, 梁青铎, 金千瑜, 朱练峰, 曹小闯, 朱春权, 孔亚丽, 张均华. 盐胁迫对粳稻品种生长和生理特性的影响[J]. *中国稻米*, 2021, 27(3): 37-40.
- HUANG J, HUANG J, LIANG Q D, JIN Q Y, ZHU L F, CAO X C, ZHU C Q, KONG Y L, ZHANG J H. Effects of salt stress on elements absorption and stress resistance of japonica rice varieties[J]. *China Rice*, 2021, 27(3): 37-40. (in Chinese)
- [14] 耿雷跃, 张薇, 马小定, 崔迪, 韩冰, 张启星, 韩龙植. 水稻分蘖期耐盐性鉴定评价方法确立及种质筛选[J]. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(3): 588-596.
- GENG L Y, ZHANG W, MA X D, CUI D, HAN B, ZHANG Q X, HAN L Z. Establishment of an updated assay for testing salt tolerance at the tillering stage of rice and germplasm screening[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(3): 588-596. (in Chinese)
- [15] 姚晓云, 蓝海军, 邓伟, 陈红萍, 罗晨曦, 况震, 罗宗铭, 王记林, 陈大洲. 水稻淡白叶突变体的叶绿素含量测定及农艺性状比较分析[J]. *江西农业学报*, 2020, 32(12): 12-15.
- YAO X Y, LAN H J, DENG W, CHEN H P, LUO C X, KUANG Z, LUO Z M, WANG J L, CHEN D Z. Determination of chlorophyll content and comparative analysis of agronomic traits of pale-white-leaf mutant in rice[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2020, 32(12): 12-15. (in Chinese)
- [16] 白宝璋, 金锦子, 白崧, 黄丽萍. 玉米根系活力 TTC 测定法的改良[J]. *玉米科学*, 1994, 2(4): 44-47.
- BAI B Z, JIN J Z, BAI S, HUANG L P. Improvement of TTC method determining root activity in corn[J]. *Journal of Maize Sciences*, 1994, 2(4): 44-47. (in Chinese)
- [17] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 210-211.
- GAO J F. *Experimental guidance for plant physiology*[M]. Beijing: Higher education press, 2006: 210-211. (in Chinese)
- [18] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 257-261.
- LI H S. *principles and techniques of plant physiological bio-*

- chemical experiment[M]. Beijing: Higher education press, 2000: 257-261. (in Chinese)
- [19] 王旭明, 赵夏夏, 黄露莎, 陈景阳, 莫俊杰, 叶昌辉, 周鸿凯, 谢平. 盐胁迫下 4 个不同耐盐基因型水稻 Na^+ 、 K^+ 积累效应[J]. 热带作物学报, 2018, 39(11): 2140-2146.
- WANG X M, ZHAO X X, HUANG L S, CHEN J Y, MO J J, YE C H, ZHOU H K, XIE P. The Na^+ and K^+ accumulative effect of four different salt tolerance genotypes in rice under salt stress[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2018, 39(11): 2140-2146. (in Chinese)
- [20] ZENG L, SHANNON M C, GRIEVE C M. Evaluation of salt tolerance in rice genotypes by multiple agronomic parameters[J]. Euphytica, 2002, 127(2): 235-245.
- [21] 余家林. 农业多元试验统计[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1993: 141-192.
- YU J L. Agricultural multivariate test statistics[M]. Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1993: 141-192. (in Chinese)
- [22] 谢志坚. 农业科学中的模糊数学方法[M]. 武汉: 华中理工大学出版社, 1983: 99-193.
- XIE Z J. Fuzzy mathematics method in agricultural science[M]. Wuhan: Huazhong University of Technology Press, 1983: 99-193. (in Chinese)
- [23] HODGE A, BERTA G, DOUSSAN C, MERCHAN F, CRESPI M. Plant root growth, architecture and function[J]. Plant and Soil, 2009, 321(1): 153-187.
- [24] 母德伟, 冯乃杰, 郑殿峰, 周行, 余明龙, 陈观杰. 乙烯利缓解盐胁迫对水稻幼苗根系的伤害[J/OL]. 分子植物育种, 2022: 1-20.
- MU D W, FENG N J, ZHENG D F, ZHOU H, YU M L, CHEN G J. Ethephon alleviates the damage of salt stress to rice seedling root system[J]. Molecular Plant Breeding, 2022: 1-20. (in Chinese).
- [25] 卢楠楠, 闫丽华, 郑崇珂, 尹海波, 郭善利, 谢先芝. 盐胁迫对水稻盐丰 47 和盐粳 456 生长和农艺性状的影响[J]. 作物杂志, 2017(5): 106-111, 173.
- LU N N, YAN L H, ZHENG C K, YIN H B, GUO S L, XIE X Z. Effects of salt stress on growth and agronomic traits of Yanfeng 47 and Yanjing 456[J]. Crops, 2017(5): 106-111, 173. (in Chinese).
- [26] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 651-681.
- [27] GALVAN-AMPUDIA C S, TESTERINK C. Salt stress signals shape the plant root[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2011, 14(3): 296-302.
- [28] 谷娇娇, 胡博文, 贾琰, 沙汉景, 李经纬, 马超, 赵宏伟. 盐胁迫对水稻根系相关性状及产量的影响[J]. 作物杂志, 2019(4): 176-182.
- GU J J, HU B W, JIA Y, SHA H J, LI J W, MA C, ZHAO H W. Effects of salt stress on root related traits and yield of rice[J]. Crops, 2019(4): 176-182. (in Chinese)
- [29] SOTIROPOULOS T E. Effect of NaCl and CaCl_2 on growth and contents of minerals, chlorophyll, proline and sugars in the apple rootstock M 4 cultured *in vitro*[J]. Biologia Plantarum, 2007, 51(1): 177-180.
- [30] 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.
- ZHAO H X. Effects of alkali stress on chlorophyll and the contents of proline and soluble sugar in rice[J]. Crops, 2020(1): 98-102. (in Chinese)
- [31] FU M, LI C, MA F. Physiological responses and tolerance to NaCl stress in different biotypes of *Malus prunifolia*[J]. Euphytica, 2013, 189(1): 101-109.
- [32] 李瑶, 郑殿峰, 冯乃杰, 冯胜杰, 余明龙, 黄露, 张容郡, 孟枫岩. 调环酸钙对盐胁迫下水稻幼苗生长及抗性生理的影响[J]. 植物生理学报, 2021, 57(10): 1897-1906.
- LI Y, ZHENG D F, FENG N J, FENG S J, YU M L, HUANG L, ZHANG R J, MENG F Y. Effects of prohexadione-calcium on growth and resistance physiology of rice seedlings under salt stress[J]. Plant Physiology Journal, 2021, 57(10): 1897-1906. (in Chinese)
- [33] 陆瑛, 鲁延芳, 占玉芳, 杜国新, 滕玉凤. 盐胁迫对“宁杞 1 号”生长表现和生理指标的影响[J]. 林业科技通讯, 2018(5): 70-75.
- LU Y, LU Y F, ZHAN Y F, DU G X, TENG Y F. The influence of growth performance and physiological index in salt stress for 3 kinds of tree species[J]. Forest Science and Technology, 2018(5): 70-75. (in Chinese)
- [34] 王苗苗, 周向睿, 梁国玲, 赵桂琴, 焦润安, 柴继宽, 高雪梅, 李娟宁. 5 份燕麦材料苗期耐盐性综合评价[J]. 草业学报, 2020, 29(8): 143-154.
- WANG M M, ZHOU X R, LIANG G L, ZHAO G Q, JIAO R A, CHAI J K, GAO X M, LI J N. A multi-trait evaluation of salt tolerance of 5 oat germplasm lines at the seedling stage[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(8): 143-154. (in Chinese)
- [35] TAKAHASHI R, NISHIO T, ICHIZEN N, TAKANO T. Cloning and functional analysis of the K transporter, PHAK2, from salt-sensitive and salt-tolerant reed plants[J]. Biotechnology Letters, 2007, 29(3): 501-506.
- [36] 王伶珍, 刘倩, 高娅妮, 柳旭. 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.
- WANG Q Z, LIU Q, GAO Y N, LIU X. Review on the mechanisms of the response to salinity-alkalinity stress in plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(16): 5565-5577. (in Chinese)

- [37] 严卓立, 李爱, 张源一, 张永杰, 杨李雄. 十二种薄荷对 NaCl 胁迫的生理响应与综合评价[J]. 植物生理学报, 2021, 57(1): 159-168.
YAN Z L, LI A, ZHANG Y Y, ZHANG Y J, YANG L X. Physiological responses of twelve mints to NaCl stress and evaluation of salt tolerance[J]. Plant Physiology Journal, 2021, 57(1): 159-168. (in Chinese)
- [38] 耿雷跃, 马小定, 崔迪, 张启星, 韩冰, 韩龙植. 水稻全生育期耐盐性鉴定评价方法研究[J]. 植物遗传资源学报, 2019, 20(2): 267-275.
GENG L Y, MA X B, CUI D, ZHANG Q X, HAN B, HAN L Z. Identification and evaluation method for saline tolerance in rice during the whole growth stage[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(2): 267-275. (in Chinese)
- [39] 王旭明, 麦绮君, 周鸿凯, 赵夏夏, 陈景阳, 龚茂健, 杨善, 谢平, 莫俊杰, 叶昌辉. 盐胁迫对 4 个水稻种质抗逆性生理的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(2): 149-156.
WANG X M, MAI Q J, ZHOU H K, ZHAO X X, CHEN J Y, GONG M J, YANG S, XIE P, MO J J, YE C H. Effects of salt stress on resistance physiology of four rice germplasm[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2019, 27(2): 149-156. (in Chinese)
- [40] 潘晓飏, 谢留杰, 黄善军, 段敏, 陈剑, 徐建龙. 杂交水稻不同生育阶段的耐盐性及育种策略[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(6): 56-60.
PAN X B, XIE L J, HUANG S J, DUAN M, CHEN J, XU J L. Salt tolerance and breeding strategies of hybrid rice at different growth stages[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2017, 45(6): 56-60. (in Chinese)
- [41] 孙平勇, 张武汉, 舒服, 何强, 张莉, 阳祝红, 彭志荣, 谢芸, 邓华凤. 水稻资源芽期和苗期耐盐碱性综合评价及耐盐基因分析[J]. 生物工程学报, 2022, 38(1): 252-263.
SUN P Y, ZHANG W H, SHU F, HE Q, ZHANG L, YANG Z H, PENG Z R, XIE Y, DENG H F. Comprehensive evaluation of salt-alkali tolerance of rice germplasm at germination and seedling stages and analysis of salt-tolerant genes[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2022, 38(1): 252-263. (in Chinese)