



植物遗传资源学报
Journal of Plant Genetic Resources
ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目: 盐碱胁迫对粳稻种质资源穗部形态建成的影响
作者: 孔维儒, 宋佳伟, 段凯蓉, 乔承彬, 冯培媛, 马帅国, 李培富, 罗成科, 田蕾
DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20240320005
收稿日期: 2024-03-20
网络首发日期: 2024-10-25
引用格式: 孔维儒, 宋佳伟, 段凯蓉, 乔承彬, 冯培媛, 马帅国, 李培富, 罗成科, 田蕾. 盐碱胁迫对粳稻种质资源穗部形态建成的影响[J/OL]. 植物遗传资源学报. <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240320005>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

盐碱胁迫对粳稻种质资源穗部形态建成的影响

孔维儒¹, 宋佳伟¹, 段凯蓉¹, 乔承彬¹, 冯培媛¹, 马帅国^{1,2}, 李培富¹, 罗成科¹,
田蕾¹

(¹宁夏大学农学院/宁夏优势特色作物现代分子育种重点实验室, 银川 750021; ²塔里木大学农学院, 阿拉尔 843300)

摘要: 盐碱胁迫是制约水稻高产稳产的重要限制因素之一。解析不同盐碱逆境对水稻穗部形态的影响, 筛选耐盐碱水稻种质, 对耐盐碱水稻育种具有重要意义。本研究以正常稻田土为对照 (CK), 设置两种不同类型盐碱土的逆境胁迫, 处理I以盐胁迫为主, 处理II以碱胁迫为主。通过测定 164 份粳稻种质资源的 11 个穗部性状, 利用相关性分析、主成分分析、线性回归分析和通径分析等多元统计学方法, 综合评价了不同盐碱逆境下粳稻种质穗部性状的优劣。结果表明: 在两种盐碱处理下, 粳稻种质的 7 个穗部性状, 即穗长、每穗粒数、穗着粒密度、一次枝梗粒数、一次枝梗数、二次枝梗粒数和二次枝梗数相较于 CK 均显著降低。处理I的穗长、每穗粒数、二次枝梗着粒密度、二次枝梗粒数和二次枝梗数均显著高于处理II。在不同处理条件下, 11 个穗部性状之间的相关性存在一定的差异, 处理I和处理II的千粒重与结实率呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 而 CK 条件下相关性未达到显著水平。CK、处理I和处理II的穗部性状主成分分析均提取到了 3 个主成分, 累计贡献率分别为 80.4%、86.4% 和 83.9%。结合主成分和线性回归分析, 确定每穗粒数、穗着粒密度、一次枝梗粒数和一次枝梗数 4 个指标可作为评价盐碱土条件下粳稻穗部形态的重要指标。基于穗部性状的综合 D 值, 筛选到辽粳 1201、平粳 8 号、丰稻 508、松 820、宁恢 1 号 5 份耐盐碱种质, 可作为复杂盐碱环境下水稻株型育种的重要材料。

关键词: 粳稻; 种质资源; 盐碱胁迫; 穗部; 形态建成

Effects of Saline-alkaline Stress on the Morphogenesis of Panicle of *Japonica* Rice Germplasm

KONG Weiru¹, SONG Jiawei¹, DUAN Kairong¹, QIAO Chengbin¹, FENG Peiyuan¹, MA Shuaiguo^{1,2}, LI Peifu¹,
LUO Chengke¹, TIAN Lei¹

(¹College of Agriculture, Ningxia University/Key Laboratory of Modern Molecular Breeding for Dominant and Characteristic Crops in Ningxia, Yinchuan 750021; ²College of Agriculture, Tarim University, Alar 843300)

Abstract: Saline-alkaline stress is a critical limiting factor for high-yield and stable production of rice. Elucidating the effects of different Saline-alkali soils on rice panicle morphology, and screening saline-alkali-tolerant rice germplasm accessions are of great significance to the breeding of saline-alkali tolerant rice varieties. In the present study, normal paddy soil was used as control (CK), with two different types of saline-alkali soil being used as experimental treatments. Treatment I focused on salt stress, while treatment II focused on alkali stress. A total of 164 *japonica* rice germplasm were examined for 11 panicle traits. Then, multivariate statistical methods, such as correlation analysis, principal component analysis (PCA), linear regression analysis (LRA) and path analysis were used to comprehensively evaluated the panicle traits of these *japonica* rice germplasm under different saline and alkaline adversities. The results indicated that under the two saline-alkali treatments, spike length (SL), grain number per panicle (GNP), grain density (GD), grain number of primary branch (GNPB), primary branch number (PBN), grain number of secondary branch (GNSB), and secondary branch number (SBN), were significantly reduced compared to CK. Compared with treatment II, Treatment I showed significantly increased in SL, GNP, secondary branch grain density (SBGD), GNSB, and SBN. Under different treatment conditions, variations in the correlation among 11 panicle traits were noted. Particularly, there was a significant positive correlation ($p < 0.01$) between the thousand grain weight (TGW) and seed setting rate

收稿日期: 2024-03-20

第一作者研究方向为耐盐碱水稻遗传育种, E-mail: 17809971369@163.com

通信作者: 田蕾, 研究方向为水稻抗逆分子育种, E-mail: tianlei2012@nxu.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(32260492); 宁夏自然科学基金优秀青年项目(2022AAC05011); 国家重点研发计划项目课题(2021YFD1900603)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China (32260492); Natural Science Foundation of Ningxia Outstanding Youth Project (2022AAC05011); National Key Research and Development Project (2021YFD1900603)

(SSR) under the two saline-alkali conditions, while there was no significant correlation under CK condition. PCA with 11 evaluation index from CK, treatment I and treatment II suggested three major components, with cumulative contribution rate of 80.4%, 86.4% and 83.9%, respectively. Using LRA and PCA, GNP, GD, GNPB and PBN were selected as the key indexes for evaluating panicle morphology of *japonica* rice under saline-alkali condition. Five saline-alkali-tolerant *japonica* rice accessions, namely Liaogeng 1201, Pinggeng 8, Fengdao 508, Song 820, and Ninghui 1, identified through a comprehensive evaluation value *D* of panicle traits can be used as valuable assets for rice-plant-architecture breeding under intricate saline-alkali environments.

Key words: *Oryza sativa japonica*; germplasm resource; saline-alkaline stress; panicle; morphogenesis

土壤盐碱化是当前农业生产的主要限制因子之一，全球目前有超过 4.12 亿公顷的盐碱化农田，约占总耕地面积的 20%^[1]。随着气候变化对土壤盐度时空演化的影响，土壤盐碱化日益加剧，面积不断扩大，程度不断加深。因此开发及利用盐碱地对于保障耕地资源具有重大意义^[2]。已有研究证明，种植水稻是盐碱地改良和利用最有效的措施之一^[3]。水稻 (*Oryza sativa* L.) 生长需要的水生环境，不仅可以淋溶盐碱土壤的可溶性盐碱成分，而且可以改进土壤质量，提高土壤肥力^[4-5]。由于盐碱胁迫会影响水稻的生长发育，抑制花芽分化，降低花药育性，严重影响一次枝梗、二次枝梗和着粒密度等穗部性状的建成，进而引起穗粒数减少，显著降低水稻产量^[6-7]。因此，探究盐碱胁迫对水稻穗部形态的影响，对提高盐碱地水稻产量具有重要意义。

穗部作为水稻产量形成的关键场所，其形态建成是理想株型育种的重要研究内容之一。盐碱胁迫对水稻穗部形态有较大影响，严重降低水稻穗粒数、千粒重和结实率，导致水稻产量下降^[8-9]。其中，盐碱胁迫引起的穗粒数减少是导致水稻产量显著降低的主要原因。水稻穗粒数作为重要的产量构成因素，是由其穗部形态所决定的，受到枝梗数、枝梗长度、枝梗粒数、着粒密度和穗长的共同影响^[10-11]。盐碱胁迫下水稻穗长、一次枝梗数和二次枝梗数均显著降低，进而导致了水稻穗粒数的减少^[12-13]。李红宇等^[14]采用盆栽试验，通过设置盐碱胁迫和对照处理，对 21 份耐盐碱水稻种质进行鉴定，发现盐碱胁迫显著抑制了一次枝梗粒数和二次枝梗粒数的发育。左静红等^[15]通过分析盐碱胁迫对北方粳稻穗部性状的影响，发现在盐碱条件下，粳稻穗长和穗着粒密度均显著下降，结实率与千粒重无显著变化。

在自然界中，土壤的盐化和碱化往往相伴而生^[16]。盐胁迫主要来自 NaCl、Na₂SO₄ 等中性盐，水稻生殖生长期受到盐胁迫会导致幼穗分化减缓、花期推迟、颖花数减少和结实率降低，最终影响产量^[17-18]。碱胁迫则是以 Na₂CO₃ 和 NaHCO₃ 为主，引起颖花数、千粒重和成穗率显著下降，严重抑制水稻产量构成因素的发育^[19]。研究表明，碱胁迫对水稻的伤害比盐胁迫更为复杂，由于其较高的 pH 值，严重阻碍了水稻组织和器官的生长与分化^[20]。因此，两者影响水稻穗部形态建成的表现方式可能也存在一定的差异。

虽然对于盐碱逆境下水稻穗部性状的变化规律已经有了一些研究报告，但盐碱类型相对单一，不能全面解析不同类型盐碱土壤对水稻穗部性状的差异影响。本研究以 164 份粳稻种质资源为试验材料，于大田种植，以正常稻田土为对照 (CK)，采用盐胁迫为主和碱胁迫为主的两种不同类型盐碱土分别进行盐碱胁迫。通过相关性分析、主成分分析、隶属函数和线性回归等多元统计学方法，对不同盐碱条件下粳稻种质穗部相关性状进行综合评价，以期筛选出不同盐碱胁迫下影响穗部形态建成的关键指标以及穗部形态优异的种质，解析不同盐碱胁迫对水稻穗部形态建成影响的差异，为培育耐盐碱高产水稻品种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以本实验室收集的 164 份粳稻种质资源为参试材料 (表 1)，包括来自中国 125 份 (宁夏 36 份、吉林 22 份、新疆 13 份、辽宁 12 份、黑龙江 11 份、北京 7 份、贵州 5 份、山西 5 份、江苏 4 份、云南 4 份、浙江 2 份、台湾 2 份、山东 1 份、天津 1 份)，日本 21 份、韩国 4 份、朝鲜 3 份、澳大利亚 2 份、法国 2 份、葡萄牙 2 份、几内亚 1 份、南斯拉夫 1 份、阿尔巴尼亚 1 份、俄罗斯 1 份、意大利 1 份。

表 1 164 份粳稻种质资源名称及来源

Table 1 Names and origin of 164 *japonica* rice germplasm accessions.

编号	名称	原产地或来源	编号	名称	原产地或来源	编号	名称	原产地或来源	编号	名称	原产地或来源
No.	Name	Origin	No.	Name	Origin	No.	Name	Origin	No.	Name	Origin
1	毛毛糯	中国宁夏	42	矮脚早	中国云南	83	新稻 10 号	中国新疆	124	美山锦	日本
2	小糯稻	中国宁夏	43	呈贡旱谷	中国云南	84	阿稻 29	中国新疆	125	伊粳 13 号	中国新疆
3	黑兰稻	中国宁夏	44	惠糯	日本	85	沈农 2 号	中国辽宁	126	上南早稻	韩国
4	杨和白皮稻	中国宁夏	45	宁恢 1 号	中国江苏	86	沈农 1304	中国辽宁	127	隆优 649	中国天津
5	叶盛白皮大稻	中国宁夏	46	开系 7 号	中国辽宁	87	龙粳 22	中国黑龙江	128	中科长 6 号	中国北京
6	大白芒稻	中国宁夏	47	辽开 79	中国辽宁	88	黑交 06.213	中国黑龙江	129	吉农大 398	中国吉林
7	小红板稻	中国宁夏	48	^4154-4	中国江苏	89	新稻 36 号	中国新疆	130	阿新 6	中国新疆
8	小琥板稻	中国宁夏	49	有芒早沙粳	中国江苏	90	龙粳香 1 号	中国黑龙江	131	松辽 1508	中国吉林
9	有芒小琥板稻	中国宁夏	50	Hitomohore	日本	91	龙粳 14	中国黑龙江	132	中科 8043	中国北京
10	小白板稻	中国宁夏	51	沈农 1033	中国辽宁	92	五优稻 1 号	中国黑龙江	133	铁 10A7	中国辽宁
11	有芒大琥板稻	中国宁夏	52	尤福	中国江苏	93	粮黑 2 号	中国新疆	134	辽粳 1201	中国辽宁
12	宁资 629	中国宁夏	53	新竹 8 号	中国台湾	94	粮香 5 号	中国新疆	135	珍珠稻	中国吉林
13	大琥板稻	中国宁夏	54	汤 K	日本	95	伊粳 12 号	中国新疆	136	平粳 8 号	中国吉林
14	宁粳 7 号	中国宁夏	55	抚 105	中国辽宁	96	阿稻 28	中国新疆	137	松粳 3 号	中国黑龙江
15	宁粳 14 号	中国宁夏	56	云村稻	朝鲜	97	粮粳 15	中国新疆	138	松峰 899	中国吉林
16	宁粳 15 号	中国宁夏	57	丰光	日本	98	苏选 2	中国新疆	139	绿达 9320	中国吉林
17	宁粳 27 号	中国宁夏	58	降糖稻	中国吉林	99	丰稻 508	中国新疆	140	中亚粳稻	中国吉林
18	宁粳 32 号	中国宁夏	59	标记稻	中国吉林	100	367-4	中国山西	141	延粳 28	中国吉林
19	宁粳 36 号	中国宁夏	60	绿米	中国吉林	101	159-1	中国山西	142	庆林 518	中国吉林
20	宁粳 37 号	中国宁夏	61	大粒糯	中国吉林	102	H80-135	中国山西	143	通禾 899	中国吉林
21	宁粳 41 号	中国宁夏	62	长白 9 号	中国吉林	103	TOPOLea	中国山西	144	法国稻	法国
22	宁粳 43 号	中国宁夏	63	通粘 1 号	中国吉林	104	安粳 698	中国贵州	145	日本晴	日本
23	宁粳 44 号	中国宁夏	64	九稻 72	中国吉林	105	六粳 2 号	中国贵州	146	千重浪	日本
24	宁糯 5 号	中国宁夏	65	长白 26	中国吉林	106	毕粳 38 号	中国贵州	147	Galhardo	葡萄牙
25	农科 843	中国宁夏	66	龙粳 25	中国黑龙江	107	毕粳 41 号	中国贵州	148	Banat 725	澳大利亚
26	花育 2 号	中国宁夏	67	松 820	中国黑龙江	108	毕粳 45 号	中国贵州	149	东北小粒种	中国黑龙江
27	花 119	中国宁夏	68	龙粳 30	中国黑龙江	109	花东稻	韩国	150	Banat 2951	澳大利亚
28	京宁 2 号	中国宁夏	69	垦稻 12	中国吉林	110	仁月稻	韩国	151	Cigalon	法国
29	黑香米	中国宁夏	70	长粒-1	中国吉林	111	奥羽 394	日本	152	Agostono	意大利
30	优引 3 号	中国宁夏	71	Muthomate	日本	112	里歌	日本	153	嘉南 8 号	中国台湾
31	节 17	中国宁夏	72	Titonio	日本	113	舞姬	日本	154	加合 1 号	中国浙江
32	花 124	中国宁夏	73	秋田小町	日本	114	晋 09121	中国山西	155	漾潞光壳陆稻	中国云南
33	宁资 69	中国宁夏	74	神禾糯	中国山东	115	垦选 902	中国黑龙江	156	Bertone	葡萄牙
34	宁大 15152	中国宁夏	75	京糯 3 号	中国北京	116	黄叶彩稻	中国北京	157	惶罗	俄罗斯
35	宁粳 51 号	中国宁夏	76	辽原所 12 号	中国辽宁	117	田丰 807	中国辽宁	158	Gostima	阿尔巴尼亚
36	花 127	中国宁夏	77	吉大 6 号	中国吉林	118	吉玉粳	中国吉林	159	越光	日本
37	兴粳 2 号	中国辽宁	78	长元 26	中国北京	119	雄基 3 号	朝鲜	160	京香 2 号	中国北京
38	石胜	日本	79	秋光	日本	120	镜城 8 号	朝鲜	161	幸实	日本
39	花系 N9	中国北京	80	矮化七五二	中国云南	121	胡依姬	日本	162	咸南 22 号	韩国
40	铁粳 2 号	中国辽宁	81	大黑	日本	122	新稻 32	中国新疆	163	Hrborio Cyauco	南斯拉夫

1.2 试验设计

试验于 2022 年在中国宁夏回族自治区进行。正常试验田 (CK) 在永宁县宁夏大学教学实验农场 (106.23°E, 38.23°N), 盐碱试验田共设 2 个处理, 其中处理 I (盐胁迫) 在平罗县前进农场 (106.30°E, 38.85°N), 处理 II (碱胁迫) 在平罗县交济村 (106.55°E, 38.83°N)。3 个试验点的土壤化学性质见表 2。采用随机区组设计, 每 164 份种质资源为 1 个处理, 每个处理 3 次重复; 采用插秧种植, 每份资源种植 2 行, 行长 1.2 m, 单株插秧, 行距 30 cm, 株距 10 cm; 分别于 4 月 25 日育秧, 6 月 3 日插秧。插秧前基肥施用量 N 18 kg/亩, P₂O₅ 9 kg/亩, K₂O 6 kg/亩。盐碱试验地土壤质地以龟裂盐碱土为主, 其耕作层土壤有机质 1.53~13.57 g/kg、全氮 0.29~1.52 g/kg、速效磷 34.83~122.33 mg/kg、速效钾 210.48~241.54 mg/kg。

表 2 供试土壤化学性质

Table 2 Soil chemical properties in the experiment

处理 Treatment	全盐含量 (g/kg)	碱化度 (%)	SO ₄ ²⁻ (mg/kg)	Cl ⁻ (mg/kg)	K ⁺ (mg/kg)	Na ⁺ (mg/kg)	Ca ²⁺ (mg/kg)	Mg ²⁺ (mg/kg)	HCO ₃ ⁻ (mg/kg)
CK	0.7	4.3	131.3	75.7	77.2	284.5	81.2	78.6	32.1
处理 I	7.3	37.7	2230.2	730.8	123.1	2774.7	264.7	540.5	274.9
处理 II	5.0	56.2	1327.0	529.8	113.0	1892.2	424.4	380.6	455.4

1.3 测定指标与方法

1.3.1 EC 和 pH 测定 采用对角线取样法, 分别于水稻插秧缓苗期、分蘖期、拔节孕穗期、抽穗扬花期、灌浆期利用土壤电导仪 (美国 Spectrum 公司, Field Scout 2265FS) 和 pH Meter (美国 Spectrum 公司, IQ150) 测量稻田水和 8-10 cm 土壤的电导率 (Electrical conductivity, EC) 和 pH 值, 每生育时期每条对角线等距选取 25 个样点, 共取 50 个样点, 取平均值。

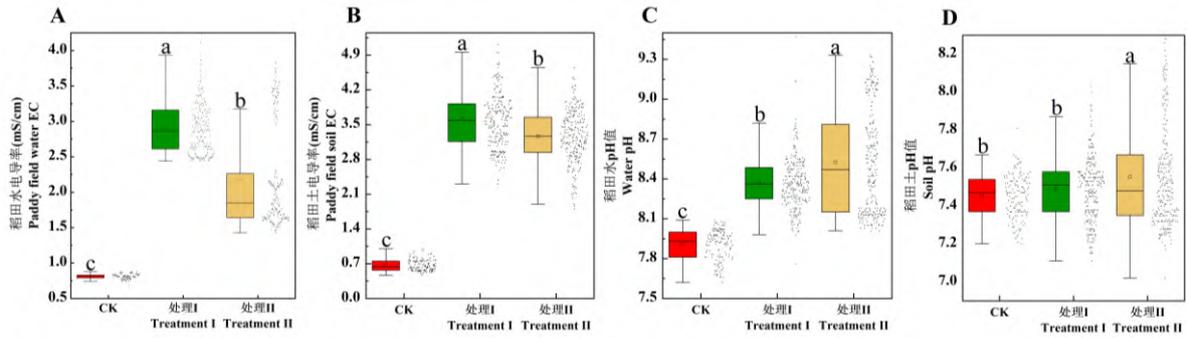
1.3.2 穗部指标测定 为了减少边际效应, 每个处理随机选择中间单株的 25 个稻穗, 利用水稻表型分析系统 (浙江托普云农科技股份有限公司, TPS-BX-1) 测定穗部性状, 包括穗长、每穗粒数、一次枝梗着粒密度、二次枝梗着粒密度、穗着粒密度、一次枝梗粒数、一次枝梗数、二次枝梗粒数、二次枝梗数、千粒重和结实率, 取平均值。计算各指标的相对值=盐碱处理/对照处理×100%。

1.4 数据处理与统计分析 利用 Excel 2023 进行数据整理。利用 SPSS 27.0 进行主成分分析、通径分析。利用 R 4.3.1、Origin 2023 分别进行相关性分析、回归分析和差异显著性分析及绘图。参照耿雷跃等^[21]的方法计算 164 份粳稻种质资源穗部形态各主成分隶属函数值、综合指标权重和综合指标值 (*D*) 并进行排名。

2 结果与分析

2.1 不同盐碱条件下稻田水和土壤的 EC 及 pH 值

在水稻 5 个生育时期分别测定不同处理条件下稻田水和土壤的 EC、pH 值 (图 1)。结果表明, 两个盐碱试验田的稻田水 EC、pH 值, 稻田土 EC 均显著高于正常稻田 (对照, CK); 处理 II (平罗县交济村) 稻田土的 pH 值显著高于 CK (图 1D)。两个盐碱处理相比, 在处理 I (平罗县前进农场) 条件下, 土壤和水的 EC 均显著高于处理 II, 但 pH 值则显著低于处理 II。总体表明, 两种盐碱环境差异明显, 处理 I 以盐胁迫为主, 其盐分浓度较高, 表现出更高的 EC, 其中稻田土的 EC 值最高可达 5.8 mS/cm, pH 值与处理 II 相比则较低; 处理 II 以碱胁迫为主, 表现为更高的 pH 值, 尤其是稻田水 pH 值可达 9.5 以上, 而盐分的含量相对较低。这种环境差异可能会对水稻穗部形态建成产生不同的影响。



不同小写字母表示差异显著性 ($P < 0.05$), 下同

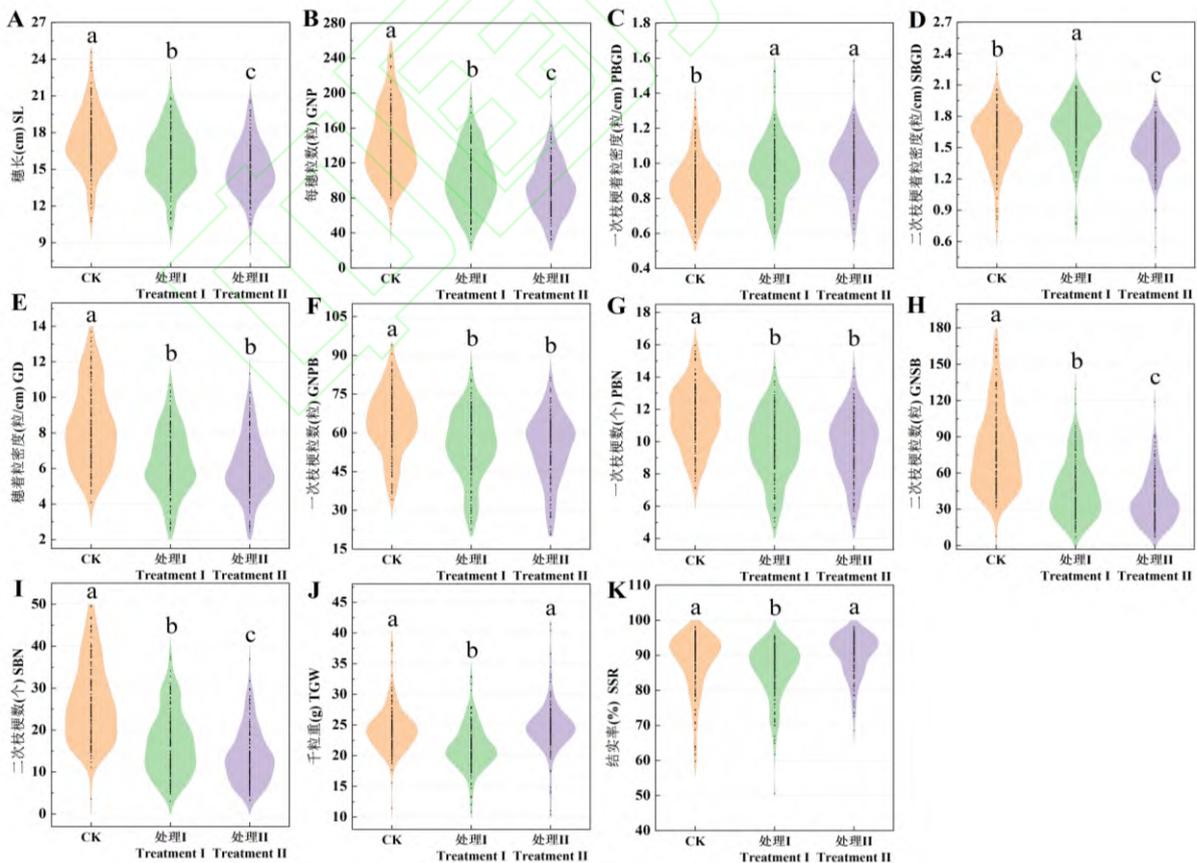
Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$), the same as below

图 1 不同盐碱条件下稻田水及土壤的 EC 和 pH 值

Fig. 1 EC and pH of water and soil under different saline-alkali conditions

2.2 不同盐碱条件下粳稻种质穗部性状的表现

分析不同处理下 164 份粳稻种质的 11 个穗部性状表现 (图 2)。结果显示, 在两种盐碱处理下, 粳稻种质的 7 个穗部相关性状, 即穗长、每穗粒数、穗着粒密度、一次枝梗粒数、一次枝梗数、二次枝梗粒数和二次枝梗数相较于 CK 均显著降低, 而一次枝梗着粒密度与 CK 相比则显著提高; 处理 I 和处理 II 的一次枝梗着粒密度、穗着粒密度、一次枝梗粒数、一次枝梗数 4 个性状的差异未达到显著水平。处理 I 的二次枝梗着粒密度显著高于 CK, 且处理 I 的穗长、每穗粒数、二次枝梗着粒密度、二次枝梗粒数和二次枝梗数均显著高于处理 II; 处理 I 的千粒重和结实率显著低于 CK 和处理 II, 且 CK 和处理 II 在千粒重和结实率的差异未达到显著水平。表明盐碱环境影响了水稻穗部的发育, 且不同盐碱环境对水稻穗部发育的影响存在一定的差异, 可利用多元统计学来解析不同环境下穗部发育的关键影响因子。



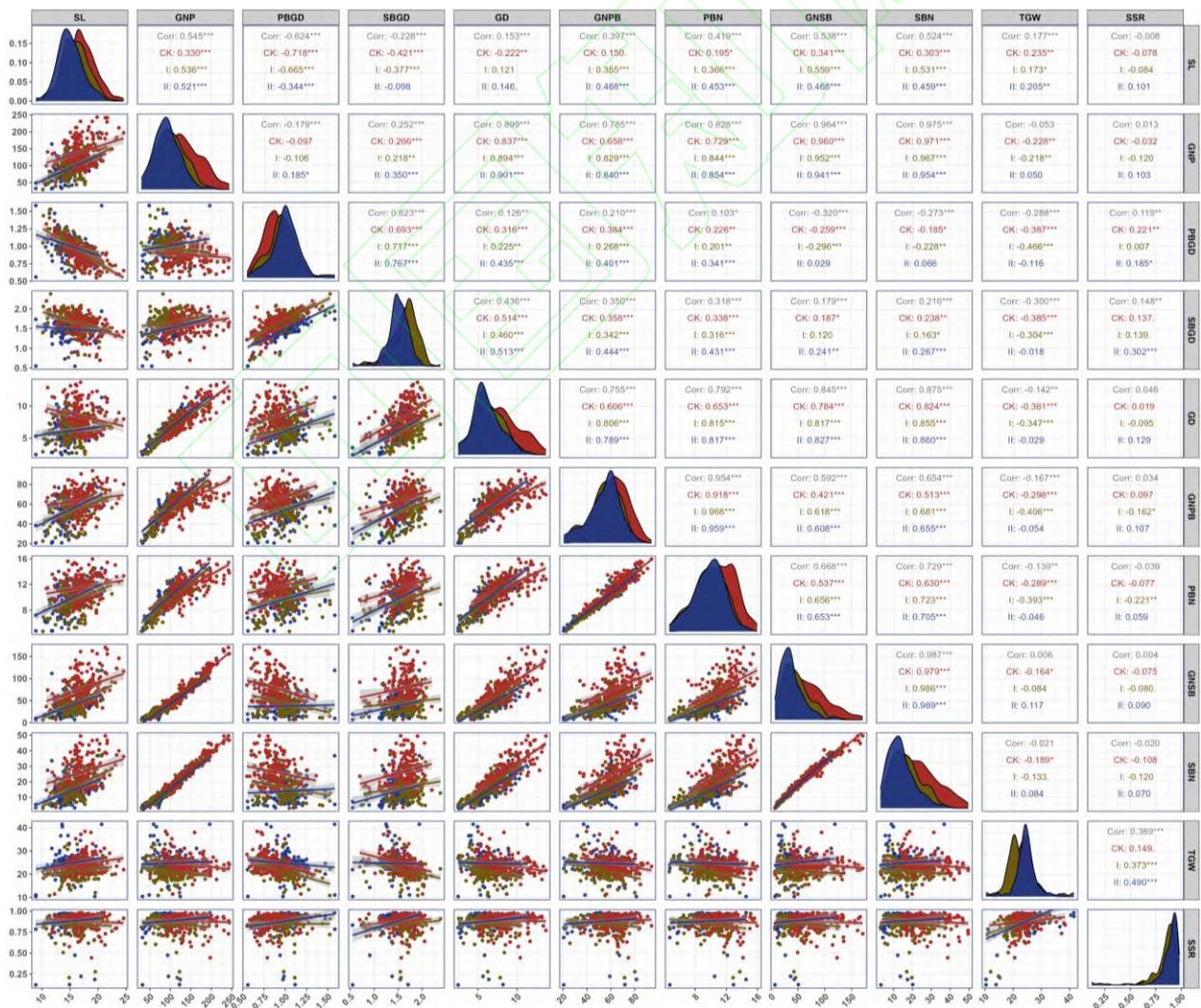
SL: Spike length; GNP: Grain number per panicle; PBGD: Primary branch grain density; SBGD: Secondary branch grain density; GD: Grain density; GNPB: Grain number of primary branch; PBN: Primary branch number; GNSB: Grain number of secondary branch; SBN: Secondary branch number; TGW: Thousand grain weight; SSR: Seed setting rate, the same as below

图 2 不同盐碱条件下粳稻种质穗部性状差异显著性分析

Fig. 2 Significance analysis of panicle traits of japonica rice germplasm under different saline-alkali conditions

2.3 不同盐碱条件下粳稻种质穗部性状相关性分析

粳稻种质穗部性状相关性分析结果表明（图 3），无论是对照（CK）还是两种盐碱处理，GNP、GD、GNPB、PBN、GNSB 和 SBN 彼此之间均呈极显著正相关 ($P<0.001$)；SL 分别与 GNP、GNSB 和 SBN 呈极显著正相关 ($P<0.001$)，与 PBGD 呈极显著负相关 ($P<0.001$)；GNP 与 SL、GD、GNPB、PBN、GNSB、SBN 均呈极显著正相关 ($P<0.001$)；PBGD 与 SBGD、GNPB 呈极显著正相关 ($P<0.001$)。在不同处理条件下，11 个穗部性状之间的相关性存在一定的差异。在两种盐碱处理下，GNPB 与 SL，SSR 与 TGW 呈极显著正相关 ($P<0.001$)，而 CK 条件下则不显著；在处理 I 下，PBN 与 SSR 呈极显著负相关 ($P<0.01$)，GNPB 与 SSR 呈显著负相关 ($P<0.05$)，但在 CK 和处理 II 中相关性未达到显著水平；在处理 II 下，SBGD 与 SSR 呈极显著正相关 ($P<0.001$)，GNP 与 PBGD 呈显著正相关 ($P<0.05$)，但在 CK 和处理 I 中却不显著。在 CK 条件下，GD 与 SL 呈极显著负相关 ($P<0.01$)，SBN、GNSB 与 TGW 均呈显著负相关 ($P<0.05$)。在 CK 和处理 I 下，PBGD、SBGD、GD、GNPB、PBN 与 TGW；SBGD 与 SL；GNSB 与 PBGD 之间均呈极显著负相关 ($P<0.001$)，而在处理 II 下，相关性未达到显著水平。



*表示显著相关 ($P<0.05$)；**表示极显著相关 ($P<0.01$)；***表示极显著相关 ($P<0.001$)

* represent a significant correlation ($P<0.05$); ** represent a significant correlation ($P<0.01$); *** represent a significant correlation ($P<0.001$)

图 3 不同盐碱条件下粳稻种质穗部性状相关性分析

Fig. 3 Correlation analysis of evaluation indexes of panicle traits of *japonica* rice germplasm under different saline-alkali conditions

2.4 不同盐碱条件下粳稻种质穗部性状主成分分析

对 164 份粳稻种质 11 个穗部相关性状进行主成分分析（表 3）。在三种处理条件下，都分别提取到 3 个主成分。在 CK 条件下，对表型变异解释的累计贡献率为 80.412%。其中，第 1 主成分贡献率为 45.596%，载荷值达到 0.900 以上的作用因子有 3 个，分别为每穗粒数、穗着粒密度和二次枝梗数；第 2 主成分贡献率为 24.611%，其中，一次枝梗着粒密度的载荷较高，为 0.949，是该主成分主要作用因子；第 3 主成分贡献率为 10.204%，结实率为该主成分主要作用因子。在处理 I 和处理 II 中，3 个主成分累计贡献率分别达到 86.441% 和 83.861%。其中，第 1 主成分贡献率分别为 50.581% 和 50.057%，均包含每穗粒数、穗着粒密度、一次枝梗数和二次枝梗数 4 个主要作用因子；第 2 主成分贡献率分别为 24.245% 和 20.736%，均表现为一次枝梗着粒密度的载荷较高，分别为 0.961 和 0.923；第 3 主成分贡献率分别为 11.615% 和 13.067%，均表现为结实率的载荷较高，分别为 0.881 和 0.891，是该主成分的主要作用因子，且在处理 II 中千粒重的载荷也达到了 0.758。

表 3 不同盐碱条件下粳稻种质穗部性状的主成分分析

Table 3 Principal component analysis of panicle traits of *japonica* rice germplasm under different saline-alkali conditions

性状 Trait	对照 CK			处理 I Treatment I			处理 II Treatment II		
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
穗长 SL	0.140	-0.830	0.188	0.461	-0.745	-0.104	0.434	-0.716	-0.048
每穗粒数 GNP	0.954	-0.266	0.033	0.984	-0.143	0.074	0.985	-0.149	0.012
一次枝梗着粒密度 PBGD	0.163	0.949	0.089	0.026	0.961	0.057	0.229	0.923	0.080
二次枝梗着粒密度 SBGD	0.462	0.687	0.008	0.309	0.751	0.371	0.426	0.736	0.224
穗着粒密度 GD	0.906	0.203	-0.058	0.921	0.225	0.141	0.924	0.209	0.053
一次枝梗粒数 GNPB	0.781	0.177	0.271	0.892	0.206	-0.064	0.888	0.107	-0.034
一次枝梗数 PBN	0.840	0.049	0.110	0.909	0.160	-0.102	0.910	0.065	-0.070
二次枝梗粒数 GNSB	0.859	-0.386	-0.061	0.895	-0.314	0.140	0.885	-0.291	0.040
二次枝梗数 SBN	0.907	-0.324	-0.068	0.930	-0.247	0.106	0.911	-0.244	0.017
千粒重 TGW	-0.384	-0.438	0.482	-0.340	-0.571	0.529	-0.167	-0.384	0.758
结实率 SSR	-0.033	0.229	0.865	-0.188	-0.035	0.881	0.019	0.036	0.891
特征值 Eigenvalue	5.016	2.707	1.122	5.564	2.667	1.278	5.506	2.281	1.437
贡献率 (%) Contribution ratio	45.596	24.611	10.204	50.581	24.245	11.615	50.057	20.736	13.067
累计贡献率 (%) Cumulative contribution rate	45.596	70.208	80.412	50.581	74.826	86.441	50.057	70.793	83.861

PC: 主成分

PC: Principal component

2.5 不同盐碱条件下粳稻种质穗部形态建成的综合评价与关键性状筛选

为评价 164 份粳稻种质资源在不同盐碱条件下穗部形态建成的优劣，分别计算不同处理条件下穗部相关性状 3 个主成分的隶属函数值、权重和综合评价价值 (D)，并依据 D 值进行排名。结果显示（表 4），在三种处理条件下，11 份种质（节 17、松 820、新稻 36 号、阿稻 28、丰稻 508、田丰 807、吉玉粳、美山锦、辽粳 1201、平粳 8 号和松峰 899）的排名均居于前 25 名。仅在两种盐碱处理中，有 6 份种质（宁恢 1 号、矮化七五二、龙粳 22、奥羽 394、千重浪、Banat2951）的排名均居于前 25 名。仅在对照（CK）和处理 I 下，5 份种质（汤 K、沈农 2 号、中科长 6 号、铁 10A7、通禾 899）的排名均居于前 25 名；仅在 CK 和处理 II 下，4 份种质（^4154-4、沈农 1304、苏选 2、珍珠稻，4 份种质的排名居于前 25 名。此外，在不同处理条件下，综合评价 D 值排名后 25 名基本一致，其中有 5 份种质（杨和白皮稻、有芒小琥板稻、有芒大琥板稻、小琥

板稻和大稷板稻)的排名均居于后 10 名。结合不同盐碱条件下各粳稻种质穗部形态建成的综合评价结果,共筛选到 5 份穗部形态优良的种质,分别为辽粳 1201、平粳 8 号、丰稻 508、松 820 和宁恢 1 号,在盐碱条件下排名均居于前 10 名,且在 CK 条件下也具有良好的穗部形态。

表 4 不同盐碱条件下 164 份粳稻种质综合评价 D 值及排名

Table 4 D values, comprehensive ranking of 164 japonica rice germplasm under different saline-alkali conditions

编号 No.	名称 Name	D_{CK} 值 D_{CK} value	排名 Ranking	D_I 值 D_I value	排名 Ranking	D_{II} 值 D_{II} value	排名 Ranking	编号 No.	名称 Name	D_{CK} 值 D_{CK} value	排名 Ranking	D_I 值 D_I value	排名 Ranking	D_{II} 值 D_{II} value	排名 Ranking
1	毛毛糯	0.443	96	0.450	103	0.423	132	42	矮脚早	0.262	152	0.381	133	0.449	120
2	小糯稻	0.331	140	0.250	152	0.282	155	43	呈贡旱谷	0.217	160	0.210	155	0.299	154
3	黑兰稻	0.278	149	0.284	148	0.217	159	44	惠糯	0.474	79	0.457	98	0.494	96
4	杨和白皮稻	0.211	162	0.179	159	0.216	160	45	宁恢 1 号	0.561	35	0.704	8	0.805	1
5	叶盛白皮大稻	0.246	155	0.169	161	0.199	164	46	开系 7 号	0.410	118	0.496	79	0.569	53
6	大白芒稻	0.275	150	0.190	158	0.216	161	47	辽开 79	0.468	86	0.427	116	0.500	88
7	小红板稻	0.273	151	0.243	153	0.233	158	48	^4154-4	0.612	21	0.609	30	0.635	24
8	小稷板稻	0.245	156	0.177	160	0.265	156	49	有芒早沙粳	0.440	101	0.431	114	0.459	112
9	有芒小稷板稻	0.202	164	0.092	164	0.202	163	50	Hitomohore	0.340	138	0.408	123	0.407	138
10	小白板稻	0.315	143	0.230	154	0.318	152	51	沈农 1033	0.543	41	0.547	56	0.560	57
11	有芒大稷板稻	0.240	157	0.140	163	0.211	162	52	尤福	0.369	133	0.439	110	0.461	110
12	宁资 629	0.579	31	0.576	48	0.582	45	53	新竹 8 号	0.425	108	0.426	117	0.455	115
13	大稷板稻	0.235	159	0.143	162	0.239	157	54	汤 K	0.673	7	0.643	20	0.578	47
14	宁粳 7 号	0.403	121	0.390	129	0.483	99	55	抚 105	0.336	139	0.379	134	0.440	125
15	宁粳 14 号	0.492	71	0.511	73	0.524	75	56	云村稻	0.421	112	0.343	140	0.393	143
16	宁粳 15 号	0.599	26	0.595	39	0.588	42	57	丰光	0.360	135	0.205	157	0.373	149
17	宁粳 27 号	0.513	61	0.505	74	0.545	62	58	降糖稻	0.439	102	0.470	91	0.467	108
18	宁粳 32 号	0.491	72	0.489	80	0.514	83	59	标记稻	0.500	66	0.481	84	0.526	73
19	宁粳 36 号	0.525	57	0.572	52	0.626	28	60	绿米	0.477	77	0.538	61	0.543	63
20	宁粳 37 号	0.515	59	0.582	43	0.626	29	61	大粒糯	0.381	129	0.394	127	0.393	144
21	宁粳 41 号	0.493	70	0.430	115	0.456	114	62	长白 9 号	0.462	89	0.459	96	0.408	136
22	宁粳 43 号	0.530	52	0.602	34	0.597	38	63	通粘 1 号	0.419	113	0.516	70	0.517	80
23	宁粳 44 号	0.526	56	0.505	75	0.537	67	64	九稻 72	0.537	46	0.539	60	0.523	76
24	宁糯 5 号	0.614	20	0.603	33	0.619	30	65	长白 26	0.668	8	0.620	27	0.613	32
25	农科 843	0.330	141	0.347	139	0.403	140	66	龙粳 25	0.580	30	0.479	88	0.515	82
26	花育 2 号	0.553	39	0.601	35	0.630	26	67	松 820	0.629	17	0.724	5	0.728	7
27	花 119	0.539	44	0.572	51	0.569	54	68	龙粳 30	0.395	124	0.398	125	0.489	97
28	京宁 2 号	0.388	127	0.458	97	0.486	98	69	垦稻 12	0.252	153	0.288	147	0.332	151
29	黑香米	0.532	51	0.651	17	0.496	93	70	长粒-1	0.552	40	0.499	77	0.613	33
30	优引 3 号	0.442	97	0.439	109	0.474	104	71	Muthhomate	0.466	87	0.460	95	0.529	70
31	节 17	0.607	22	0.685	10	0.652	19	72	Titonio	0.533	49	0.433	113	0.605	35
32	花 124	0.493	69	0.566	53	0.520	77	73	秋田小町	0.480	75	0.481	85	0.575	51
33	宁资 69	0.532	50	0.589	42	0.519	78	74	神禾糯	0.454	92	0.470	92	0.528	72
34	宁大 15152	0.441	100	0.466	93	0.481	101	75	京糯 3 号	0.599	27	0.501	76	0.738	4
35	宁粳 51 号	0.556	38	0.575	49	0.540	64	76	辽原所 12 号	0.453	93	0.476	90	0.529	71
36	花 127	0.466	88	0.497	78	0.415	134	77	吉大 6 号	0.494	68	0.578	47	0.790	2
37	兴粳 2 号	0.458	91	0.383	132	0.529	69	78	长元 26	0.425	107	0.336	143	0.461	109

38	石胜	0.470	84	0.414	121	0.426	129	79	秋光	0.471	83	0.456	99	0.537	66
39	花系 N9	0.529	54	0.579	45	0.557	58	80	矮化七五二	0.558	36	0.675	12	0.687	11
40	铁粳 2 号	0.431	105	0.412	122	0.446	121	81	大黑	0.602	25	0.448	105	0.445	122
41	早油	0.213	161	0.337	142	0.423	131	82	香粳 2 号	0.472	82	0.444	107	0.516	81
83	新稻 10 号	0.284	148	0.331	145	0.389	145	124	美山锦	0.640	15	0.712	6	0.645	23
84	阿稻 29	0.704	5	0.546	58	0.575	52	125	伊粳 13 号	0.573	33	0.608	32	0.577	48
85	沈农 2 号	0.604	24	0.635	23	0.538	65	126	上南早稻	0.530	53	0.547	57	0.513	84
86	沈农 1304	0.645	10	0.597	38	0.733	6	127	隆优 649	0.570	34	0.480	86	0.518	79
87	龙粳 22	0.425	106	0.640	21	0.681	12	128	中科长 6 号	0.624	18	0.636	22	0.595	40
88	黑交 06.213	0.285	147	0.334	144	0.427	128	129	吉农大 398	0.596	28	0.632	25	0.614	31
89	新稻 36 号	0.645	11	0.662	15	0.633	25	130	阿新 6	0.370	132	0.454	100	0.511	86
90	龙粳香 1 号	0.252	154	0.361	137	0.404	139	131	松辽 1508	0.476	78	0.528	65	0.549	60
91	龙粳 14	0.289	145	0.350	138	0.411	135	132	中科 8043	0.494	67	0.434	112	0.469	106
92	五优稻 1 号	0.537	47	0.516	69	0.525	74	133	铁 10A7	0.615	19	0.649	18	0.577	49
93	粮黑 2 号	0.285	146	0.383	131	0.407	137	134	辽粳 1201	0.709	3	0.757	1	0.733	5
94	粮香 5 号	0.435	103	0.450	104	0.498	92	135	珍珠稻	0.690	6	0.616	29	0.666	17
95	伊粳 12 号	0.458	90	0.446	106	0.498	91	136	平粳 8 号	0.641	14	0.726	4	0.738	3
96	阿稻 28	0.644	13	0.697	9	0.676	15	137	松粳 3 号	0.704	4	0.592	40	0.629	27
97	粮粳 15	0.536	48	0.548	55	0.531	68	138	松峰 899	0.710	2	0.729	3	0.645	22
98	苏选 2	0.607	23	0.625	26	0.689	10	139	绿达 9320	0.393	126	0.375	136	0.474	103
99	丰稻 508	0.630	16	0.733	2	0.720	9	140	中亚粳稻	0.578	32	0.574	50	0.586	43
100	367-4	0.472	81	0.397	126	0.468	107	141	延粳 28	0.441	99	0.453	101	0.498	90
101	159-1	0.400	123	0.436	111	0.429	127	142	庆林 518	0.510	62	0.591	41	0.585	44
102	H80-135	0.376	131	0.461	94	0.424	130	143	通禾 899	0.667	9	0.652	16	0.553	59
103	TOPOLea58-76	0.298	144	0.339	141	0.382	146	144	法国稻	0.382	128	0.514	72	0.460	111
104	安粳 698	0.557	37	0.633	24	0.606	34	145	日本晴	0.408	119	0.439	108	0.417	133
105	六粳 2 号	0.408	120	0.524	67	0.496	94	146	千重浪	0.580	29	0.668	14	0.722	8
106	毕粳 38 号	0.378	130	0.422	118	0.438	126	147	Galhardo	0.421	111	0.609	31	0.596	39
107	毕粳 41 号	0.506	63	0.598	37	0.602	36	148	Banat725	0.539	45	0.537	62	0.402	141
108	毕粳 45 号	0.468	85	0.580	44	0.575	50	149	东北小粒种	0.542	43	0.550	54	0.481	100
109	花东稻	0.417	115	0.479	87	0.562	56	150	Banat2951	0.527	55	0.679	11	0.678	14
110	仁月稻	0.442	98	0.452	102	0.494	95	151	Cigalon	0.417	116	0.529	64	0.501	87
111	奥羽 394	0.516	58	0.668	13	0.681	13	152	Agostono	0.445	95	0.482	83	0.444	123
112	里歌	0.424	110	0.530	63	0.581	46	153	嘉南 8 号	0.446	94	0.485	82	0.457	113
113	舞姬	0.431	104	0.526	66	0.564	55	154	加合 1 号	0.514	60	0.599	36	0.674	16
114	晋 09121	0.543	42	0.619	28	0.546	61	155	漾潏光亮陆稻	0.328	142	0.383	130	0.454	116
115	垦选 902	0.366	134	0.418	119	0.453	118	156	Bertone	0.504	65	0.518	68	0.664	18
116	黄叶彩稻	0.484	74	0.514	71	0.598	37	157	煌罗	0.237	158	0.258	150	0.341	150
117	田丰 807	0.645	12	0.711	7	0.648	21	158	Gostima	0.395	125	0.257	151	0.379	147
118	吉玉粳	0.713	1	0.648	19	0.651	20	159	越光	0.487	73	0.392	128	0.498	89
119	雄基 3 号	0.417	114	0.485	81	0.450	119	160	京香 2 号	0.356	136	0.310	146	0.470	105
120	镜城 8 号	0.355	137	0.273	149	0.373	148	161	幸实	0.412	117	0.379	135	0.454	117
121	胡依姬	0.479	76	0.541	59	0.512	85	162	咸南 22 号	0.402	122	0.417	120	0.479	102
122	新稻 32	0.506	64	0.478	89	0.441	124	163	Hrborio Cyauco	0.208	163	0.206	156	0.315	153

基于 11 个穗部相关性状, 分析其与综合评价 D 值之间的关系, 构建线性回归方程, 进一步明确在盐碱条件下影响水稻穗部形态建成的关键因素。结果显示, 在两种盐碱条件下, 每穗粒数、穗着粒密度、一次枝梗粒数、一次枝梗数、二次枝梗粒数和二次枝梗数与 D 值的相关性相较于 CK 呈增强的趋势 (图 4), 而穗长、一次枝梗着粒密度、二次枝梗着粒密度、千粒重和结实率与 D 值的相关性与 CK 相比呈减弱的态势。在 CK 下, 穗着粒密度、一次枝梗粒数和一次枝梗数与 D 值线性回归方程的 R^2 较高, 分别为 0.7844、0.6345 和 0.5964。在处理 I 下, 每穗粒数、穗着粒密度、一次枝梗粒数和一次枝梗数与 D 值的 R^2 较高, 分别为 0.7460、0.9054、0.8057 和 0.7992。在处理 II 下, 每穗粒数、穗着粒密度、一次枝梗粒数和一次枝梗数与 D 值的 R^2 较高, 分别为 0.7597、0.8895、0.7535 和 0.7570。综上表明在不同盐碱条件下每穗粒数、穗着粒密度、一次枝梗粒数和一次枝梗数与综合评价 D 值关系密切, 是影响粳稻种质资源穗部形态建成的关键指标。

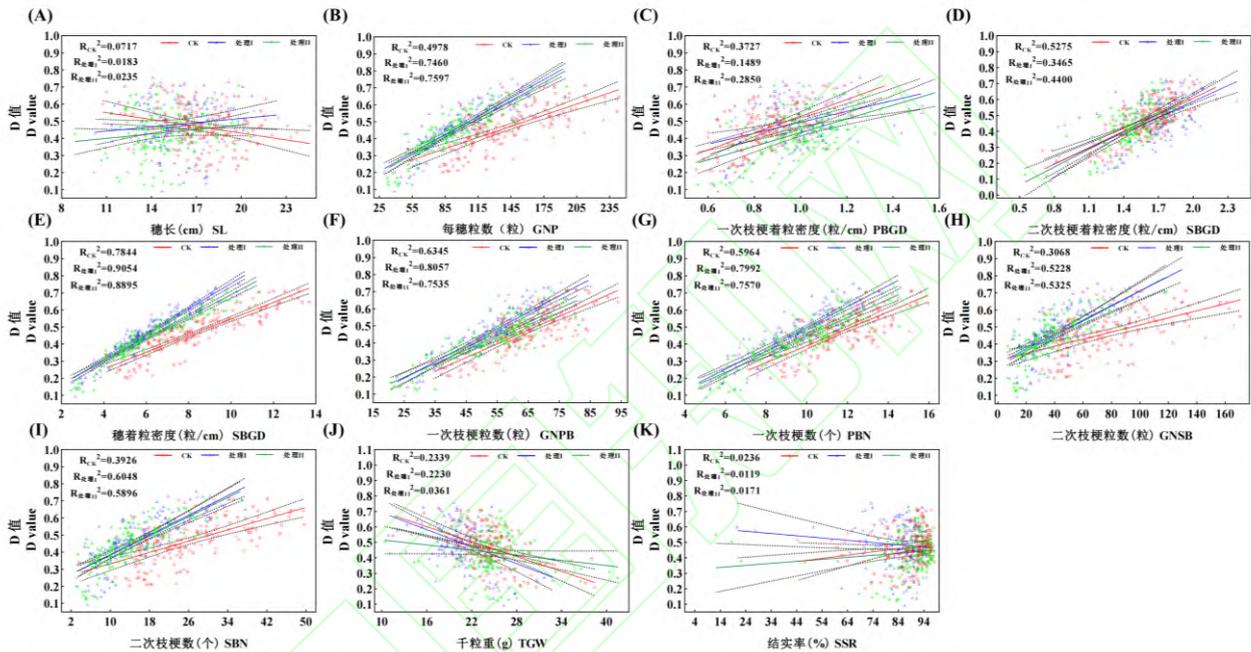
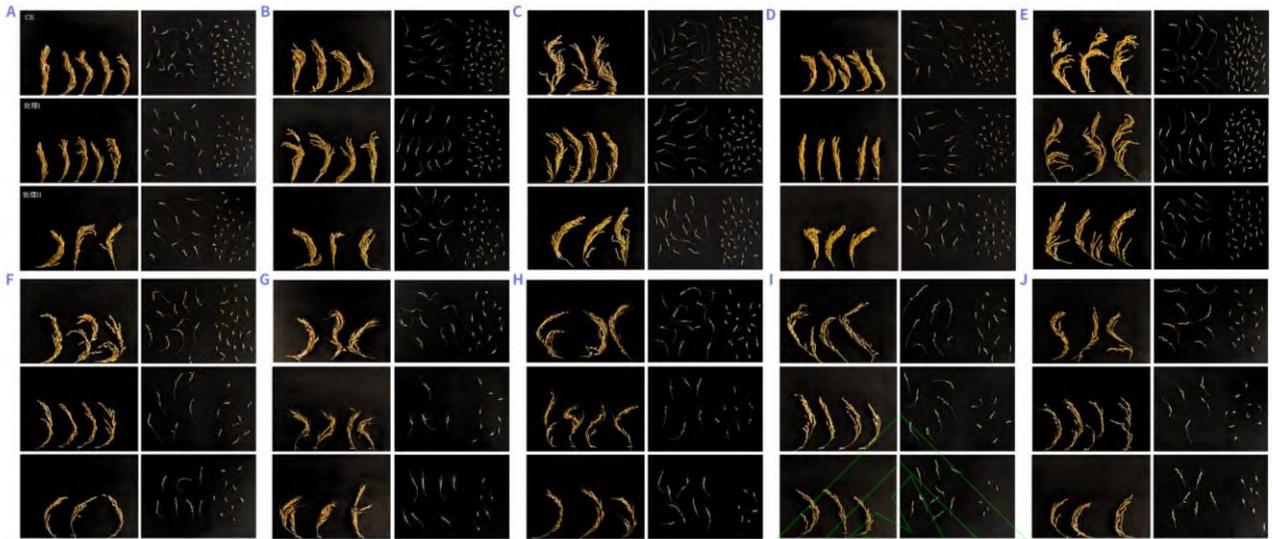


图 4 不同盐碱条件下 11 个穗部性状与综合性评价 D 值的线性回归分析

Fig. 4 Linear regression analysis between eleven panicle traits and D -value of comprehensive evaluation under different saline-alkali conditions

2.6 不同盐碱条件下典型耐(敏)盐碱粳稻种质穗部形态特征分析

结合种质资源穗部形态相关性状的综合评价结果, 分别对筛选到的 5 个典型耐盐碱种质 (辽粳 1201、平粳 8 号、丰稻 508、松 820、宁恢 1 号) 和盐碱敏感种质 (杨和白皮稻、有芒小琥板稻、有芒大琥板稻、小琥板稻、大琥板稻) 穗部特征进行分析 (图 5)。结果发现, 耐盐碱种质穗部相关性状相较于盐碱敏感种质受逆境胁迫抑制的程度更低, 并且具有穗型紧凑、穗粒数多等优异表现, 两者在二次枝梗数的差异最为明显。通过对不同盐碱条件下两组种质相对穗部性状 (盐碱处理/对照处理 $\times 100\%$) 的差异显著性分析, 发现, 相对一次枝梗着粒密度, 无论是在耐、敏盐碱种质间, 还是不同盐碱处理下均无显著差异。6 个相对性状 (相对穗粒数、相对穗着粒密度、相对一次枝梗粒数、相对一次枝梗数、相对二次枝梗粒数和相对二次枝梗数) 在两种盐碱处理下的耐、敏盐碱种质之间均存在显著差异 (图 6), 表现为耐盐碱种质显著高于盐碱敏感种质。相对穗长和相对二次枝梗着粒密度在相同盐碱处理下, 于耐、敏盐碱种质之间无显著差异。相对千粒重和相对结实率在处理 I 中, 两组种质间差异未达到显著水平; 在处理 II 中耐盐碱种质显著高于盐碱敏感种质。耐盐碱种质在不同盐碱处理条件下, 仅相对千粒重在两处理间差异达到了显著水平, 表现为处理 I 显著低于处理 II。盐碱敏感种质在不同盐碱处理条件下, 处理 I 的相对穗长显著高于处理 II。

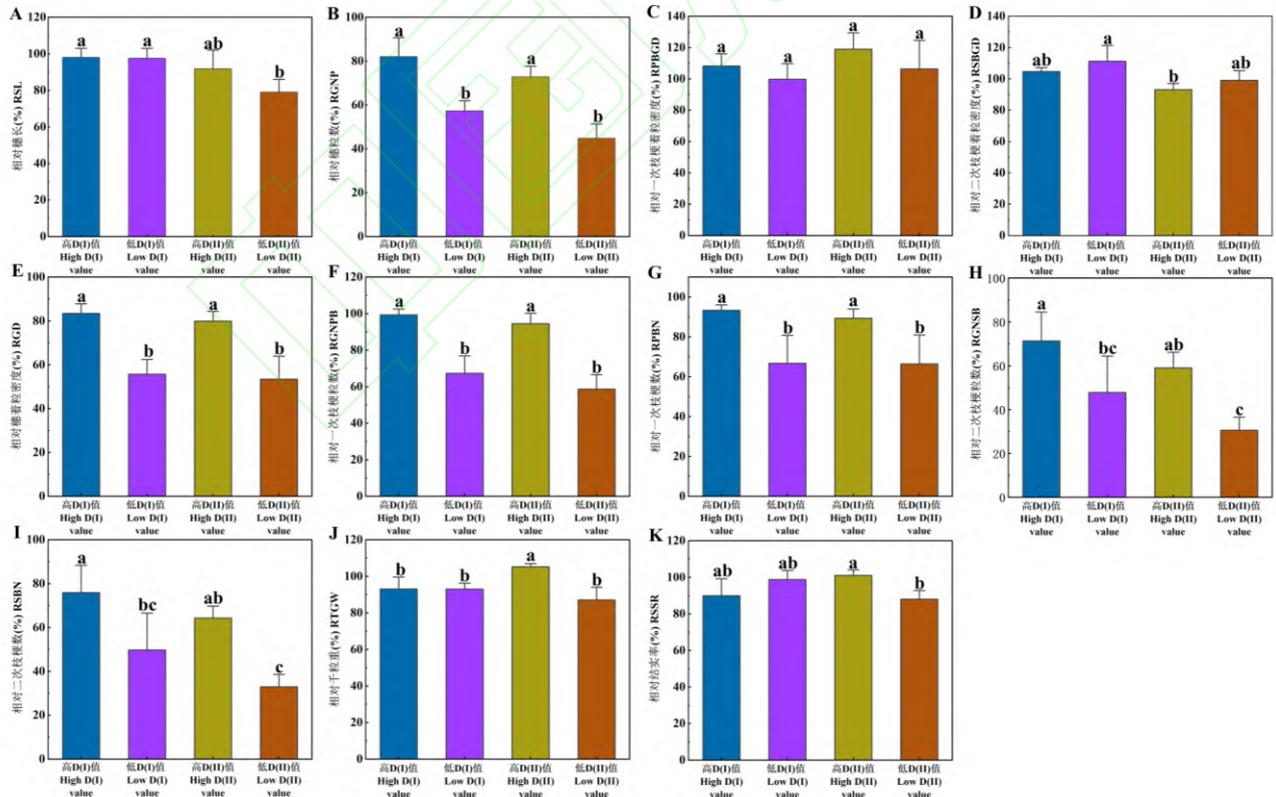


A: 辽梗 1201; B: 平梗 8 号; C: 丰稻 508; D: 松 820; E: 宁恢 1 号; F: 杨和白皮稻; G: 有芒小琥板稻; H: 有芒大琥板稻; I: 小琥板稻; J: 大琥板稻; Bars=2 cm. 每张图从左到右依次为单穗、一次枝梗、二次枝梗

A: Liaogeng 1201; B: Pinggeng 8; C: Fengdao 508; D: Song 820; E: Ninghui 1; F: Yanghebaipidao; G: Youmangxiaohubandao; H: Youmangdahubandao; I: Xiaohubandao; J: Dahubandao; Bars=2cm. In each figure, from left to right are single panicle, primary branch and secondary branch sequentially

图 5 不同盐碱条件下典型耐（敏）盐碱粳稻种质穗部形态特征

Fig. 5 Panicle morphological characteristics of typical saline-alkali-tolerant and saline-alkali-sensitive *japonica* rice germplasm under different saline-alkali conditions



RSL: Relative spike length; RGNP: Relative grain number per panicle; RPBGD: Relative primary branch grain density; RSBGD: Relative secondary branch grain density; RGD: Relative grain density; RGNPB: Relative grain number of primary branch; RPBN: Relative primary branch number; RGNSB: Relative grain number of secondary branch; RSNB: Relative secondary branch number; RTGW: Relative thousand grain weight; RSSR: Relative seed setting rate

图 6 不同盐碱条件下典型耐（敏）盐碱粳稻种质相对穗部性状表现

Fig. 6 Relative panicle traits of typical saline-alkali-tolerant and saline-alkali-sensitive japonica rice germplasm under different saline-alkali conditions

2.7 不同盐碱条件下粳稻种质 11 个穗部性状与 D 值的通径分析

依据 11 个穗部相关性状对综合评价 D 值进行通径分析，进一步解析穗部性状对 D 值的影响（表 5）。结果显示，在 CK 和两种盐碱处理下，9 个穗部性状（GNP、PBGD、SBGD、GD、GNPB、PBN、GNSB、SBN 和 SSR）对 D 值的直接通径系数均为正值，而 SL 和 TGW 对 D 值的直接通径系数为负值。其中在 CK 中 GNPB 对 D 值的直接通径系数最大，为 0.229，而在盐碱处理下 GNP 对 D 值的直接通径系数最大，分别是处理 I 的 0.290 和处理 II 的 0.281。分析任意两指标对 D 值的间接通径系数发现，在 CK 条件下 GNP 通过 GD 对 D 值的间接影响最大，间接通径系数为 0.185；PBN 通过 GNPB 对 D 值的间接影响最大，间接通径系数为 0.210；GNSB 主要通过 GNP 和 GD 间接影响 D 值；SBN 主要通过 GNP 和 GD 间接影响 D 值。在两种盐碱处理条件下，GNP 主要通过 GD 和 GNSB 间接影响 D 值，其中在处理 I 中 GNP 与 GNSB 对 D 值的间接影响最大，间接通径系数为 0.197；GD、GNPB、PBN、GNSB、SBN 均主要通过 GNP 间接影响 D 值，间接通径系数均 ≥ 0.237 ；SBN 主要通过 GNP、GD、GNSB 间接影响 D 值，其中在处理 I 中 SBN 与 GNP 对 D 值的间接影响最大，间接通径系数为 0.280。在处理 I 条件下，GNPB、PBN、GNSB 通过 GD 对 D 值的间接影响也很大，间接通径系数分别为 0.173、0.175 和 0.176。在处理 II 条件下，GNP 通过 GNPB 对 D 值的间接影响也很大，间接通径系数为 0.208；GD、PBN 通过 GNPB 对 D 值的间接影响也很大，间接通径系数分别为 0.192 和 0.236。

表 5 不同盐碱条件下粳稻种质穗部性状的通径分析

Table 5 Path analysis of panicle traits of japonica rice germplasm under different saline-alkali conditions

性状 Traits	简单相关系数 CC	直接通径系数 DPC	间接通径系数 IPC											合计 Total
			穗长 SL	每穗粒数 GNP	一次枝梗着粒密度 PBGD	二次枝梗着粒密度 SBGD	穗着粒密度 GD	一次枝梗粒数 GNPB	一次枝梗粒数 PBN	二次枝梗粒数 GNSB	二次枝梗粒数 SBN	千粒重 TGW	结实率 SSR	
SL _(CK)	-0.268	-0.113	0.063	-0.151	-0.078	-0.049	0.034	0.034	0.055	0.026	-0.018	-0.007	-0.091	
GNP _(CK)	0.706	0.192	-0.037	-0.020	0.049	0.185	0.151	0.128	0.154	0.083	0.018	-0.003	0.706	
PBGD _(CK)	0.610	0.210	0.081	-0.019	0.129	0.070	0.088	0.040	-0.041	-0.016	0.030	0.021	0.382	
SBGD _(CK)	0.726	0.186	0.048	0.051	0.146	0.114	0.082	0.059	0.030	0.020	0.030	0.013	0.592	
GD _(CK)	0.886	0.221	0.025	0.161	0.066	0.096	0.139	0.114	0.125	0.070	0.028	0.002	0.826	
GNPB _(CK)	0.797	0.229	-0.017	0.126	0.081	0.067	0.134	0.161	0.067	0.044	0.023	0.009	0.695	
PBN _(CK)	0.772	0.175	-0.022	0.140	0.048	0.063	0.144	0.210	0.086	0.054	0.023	-0.007	0.738	
GNSB _(CK)	0.554	0.160	-0.039	0.184	-0.054	0.035	0.173	0.096	0.094	0.083	0.013	-0.007	0.579	
SBN _(CK)	0.627	0.085	-0.034	0.186	-0.039	0.044	0.182	0.117	0.110	0.157	0.015	-0.010	0.729	
TGW _(CK)	-0.484	-0.078	-0.027	-0.044	-0.081	-0.072	-0.080	-0.068	-0.051	-0.026	-0.016	0.014	-0.450	
SSR _(CK)	0.154	0.093	0.009	-0.006	0.046	0.025	0.004	0.022	-0.013	-0.012	-0.009	-0.012	0.055	
SL _(I)	0.135	-0.049	0.155	-0.098	-0.059	0.026	0.044	0.062	0.116	0.070	-0.015	-0.002	0.299	
GNP _(I)	0.864	0.290	-0.026	-0.016	0.034	0.192	0.102	0.143	0.197	0.128	0.018	-0.003	0.770	
PBGD _(I)	0.386	0.148	0.033	-0.031	0.112	0.048	0.033	0.034	-0.061	-0.030	0.039	0.000	0.177	

SBGD(I)	0.589	0.156	0.018	0.063	0.106		0.099	0.042	0.054	0.025	0.022	0.026	0.003	0.458
GD(I)	0.952	0.215	-0.006	0.259	0.033	0.072		0.099	0.139	0.169	0.113	0.029	-0.002	0.905
GNPB(I)	0.898	0.123	-0.017	0.240	0.040	0.053	0.173		0.165	0.128	0.090	0.034	-0.004	0.902
PBN(I)	0.894	0.170	-0.018	0.245	0.030	0.049	0.175	0.119		0.136	0.095	0.033	-0.005	0.859
GNSB(I)	0.723	0.207	-0.027	0.276	-0.044	0.019	0.176	0.076	0.112		0.130	0.007	-0.002	0.722
SBN(I)	0.778	0.132	-0.026	0.280	-0.034	0.026	0.184	0.084	0.123	0.204		0.011	-0.003	0.849
TGW(I)	-0.472	-0.084	-0.008	-0.063	-0.069	-0.047	-0.075	-0.050	-0.067	-0.017	-0.018		0.009	-0.405
SSR(I)	-0.109	0.024	0.004	-0.035	0.001	0.022	-0.020	-0.020	-0.038	-0.017	-0.016	-0.031		-0.150
SL(II)	0.153	-0.054		0.144	-0.086	-0.043	0.018	0.107	0.068	0.092	0.054	-0.001	-0.001	0.352
GNP(II)	0.872	0.281	-0.028		0.016	0.056	0.184	0.208	0.144	0.178	0.112	0.001	0.002	0.872
PBGD(II)	0.534	0.173	0.027	0.025		0.137	0.078	0.086	0.046	-0.017	-0.005	0.003	0.007	0.386
SBGD(II)	0.663	0.182	0.013	0.086	0.130		0.100	0.097	0.063	0.037	0.027	0.002	0.013	0.567
GD(II)	0.943	0.206	-0.005	0.250	0.065	0.088		0.192	0.135	0.155	0.100	0.002	0.004	0.988
GNPB(II)	0.868	0.247	-0.023	0.237	0.060	0.072	0.160		0.160	0.114	0.076	0.002	0.001	0.858
PBN(II)	0.870	0.167	-0.022	0.242	0.048	0.068	0.167	0.236		0.125	0.083	0.002	-0.004	0.945
GNSB(II)	0.730	0.190	-0.026	0.263	-0.016	0.036	0.169	0.148	0.110		0.117	0.000	0.002	0.803
SBN(II)	0.768	0.118	-0.025	0.267	-0.007	0.041	0.175	0.159	0.118	0.188		0.001	0.000	0.917
TGW(II)	-0.190	-0.011	-0.006	-0.029	-0.051	-0.031	-0.036	-0.044	-0.029	-0.007	-0.007		0.034	-0.208
SSR(II)	0.131	0.076	0.001	0.007	0.016	0.032	0.011	0.002	-0.008	0.006	0.000	-0.005		0.062

CC: Correlation coefficient; DPC: Direct path coefficient; IPC: Indirect path coefficient (Direct path coefficient \times correlation coefficient)

3 讨论

3.1 盐碱逆境下水稻种质资源穗部形态建成关键性状的筛选

稻穗为高度分枝的圆锥花序。在发育过程中，一次枝梗首先生长，并在其基础上形成二次枝梗或侧生小穗。当一、二次枝梗上的终端小穗形成确定的数目时，稻穗即为发育成熟^[22]。此过程中，稻穗的发育经历了不同的阶段与转换，极易受到非生物逆境等环境因素的影响，显著降低稻穗的产量。盐碱土条件下，水稻幼穗的生长、发育受到了极大的限制，由于过量盐分和碱性物质的累积，显著减缓了一、二次枝梗和颖花的分化，枝梗的伸长，以及花器官的形成，造成颖花退化，进而显著降低了水稻产量。因此，筛选盐碱逆境下水稻种质资源穗部形态建成关键性状，对耐盐碱水稻品种筛选鉴定具有重要意义。贺奇等^[23]研究表明二次枝梗相较于一次枝梗，在其发生阶段对盐碱环境更为敏感，是盐碱胁迫影响水稻穗部的重要性状。左静红等^[24]则认为一次枝梗数是调节每穗粒数的主要因素，是盐碱胁迫下影响水稻穗部形态的关键指标。Zheng 等^[9]研究发现，在盐碱土条件下水稻产量的降低主要是由于结实率、有效穗数和每穗粒数的下降，结实率是筛选耐盐碱水稻品种的关键指标。Zeng 等^[25]研究发现，盐碱逆境下主要是通过降低分蘖数、穗粒数和穗粒重来减少水稻产量，穗粒数是水稻减产的 1 个关键因子。本研究对 164 份粳稻种质资源的 11 个穗部相关性状进行主成分分析和线性回归分析，利用第一主成分 (PC1) 各穗部性状的载荷系数，获得了该主成分的主要作用因子。基于此，将 11 个穗部性状与综合评价 D 值进行线性回归分析，筛选到每穗粒数、穗着粒密度、一次枝梗粒数和一次枝梗数 4 个可评价盐碱土条件下粳稻种质穗部形态的重要指标，与左静红、Zeng 等^[25]的研究结果一致。在耐盐碱水稻品种筛选与鉴定的育种实践中，以上 4 个穗部性状综合表现优良的品种，可能在盐碱土壤条件下更具有增产潜力。

3.2 不同盐碱逆境对水稻种质资源穗部性状的影响

在自然界中土壤的盐化和碱化往往相伴而生，有些表现为 EC 较高，pH 值较低的盐土类型（如滨海盐土）；或 EC 较低，pH 值很高的碱土类型（如苏打盐碱土）。众多研究表明，盐碱胁迫对水稻穗部相关性状均有一定程度的影响，且盐碱土壤类型对水稻种质穗部性状的影响存在着不同程度的差异。Rao 等^[26]分别在盐土 (EC=4.2~8.2 dS/m, pH=8.2~8.7)、碱土 (EC=1.1~1.3 dS/m, pH=9.3~9.5) 两类不同的环境下，

评价了耐盐碱种质、中度耐盐碱种质和盐碱敏感种质 3 个类群的穗部特征和产量特性。结果表明, 与正常稻田相比无论是盐土还是碱土, 盐碱敏感种质的小花育性均显著下降, 不育小穗率显著升高; 随着 EC 的升高, 3 类种质的千粒重均未发生显著变化, 但随着 pH 值的升高, 3 类种质的千粒重均显著降低。本研究采用与 Rao 等^[26]相似的实验处理, 分别在处理 I (碱化盐土)、处理 II (碱土) 条件下评价了 164 份粳稻种质资源的 11 个穗部性状, 发现盐碱胁迫下千粒重与结实率呈极显著正相关, 在处理 I 下千粒重与结实率均显著低于 CK, 这与 Rao 的结果存在一定差异, 与 Zhu 等^[27]和 Gerona 等^[28]研究结果一致。在处理 II 下千粒重、结实率均显著高于处理 I, 与 CK 差异未达到显著水平, 这可能是碱胁迫虽然减少穗部的总库容量, 引起穗粒数减少, 而单粒大小增加, 导致水稻在碱胁迫的环境下更容易实现结实, 从而提高了穗部的结实率和千粒重^[29]。根据通径分析结果显示, 在两种盐碱条件下, 水稻产量的主要影响因素均为每穗粒数。穗着粒密度、一次枝梗数、一次枝梗粒数、二次枝梗数、二次枝梗粒数等穗部性状则通过每穗粒数来间接影响 *D* 值, 调节穗部形态建成。也就是盐碱胁迫抑制了一次枝梗、二次枝梗的发育, 通过降低每穗粒数, 减少了水稻产量。在处理 I 下一次枝梗数、一次枝梗粒数、二次枝梗粒数通过穗着粒密度对 *D* 值的间接影响很大, 说明盐胁迫限制一次枝梗和二次枝梗发育的结果主要影响了穗着粒密度的形成, 使得水稻穗部籽粒密度的变化更突出。在处理 II 下, 二次枝梗着粒密度、二次枝梗粒数和二次枝梗数与 CK 和处理 I 相比显著降低 (图 2D、2H、2I), 表明碱土逆境对水稻二次枝梗发育的抑制作用更为突出。通径分析发现, 每穗粒数通过一次枝梗粒数间接影响 *D* 值; 穗着粒密度、一次枝梗数通过一次枝梗粒数间接影响 *D* 值, 表明水稻产量主要取决于一次枝梗。水稻穗部呈现出一次枝梗数显著减少 (图 2G), 一次枝梗着粒密度显著提高 (图 2C), 一次枝梗粒数显著下降 (图 2F) 的变化趋势, 导致水稻穗部表现为一次枝梗稀疏但籽粒密度较高, 二次枝梗数急剧下降的典型特征, 这在盐碱敏感种质中表现更为突出 (图 5F-J)。郑桂萍等^[30]研究也发现在干旱条件下, 二次枝梗相较于一次枝梗受到更严重的伤害。

3.3 种质资源的类型、来源与盐碱逆境下水稻穗部形态特征的关系

发掘、创新与利用穗部形态优良的耐盐碱水稻种质, 是水稻耐盐碱育种及遗传研究的重要基础^[31]。水稻地方种作为野生稻向栽培稻的过渡类型, 在应对气候变化、逆境胁迫等方面具有较高的适应性, 是水稻遗传育种的优良基因库^[32]。水稻地方种 Pokkai、Nona Bokra 和韭菜青等具有良好的耐盐性, 是耐盐基因 *SKC1*^[33]、*OsHAK21*^[34]和 *OsSOS1*^[35]的供体亲本, 但其穗部性状与高产的栽培稻品种相比, 还有很大差距。本研究通过对 164 份粳稻种质在不同类型盐碱土条件下 11 个穗部性状进行综合评价, 筛选出 5 份穗部性状优良的耐盐碱种质, 均为人工选育的栽培稻类型, 分别为辽东半岛滨海盐土的辽粳 1201, 松嫩平原苏打盐碱土的平粳 8 号和松 820, 新疆内陆盐碱地的丰稻 508 以及长江三角洲沿海滩涂地区的宁恢 1 号。筛选到的穗部性状较差的盐碱敏感种质则以地方种为主, 比如来自宁夏的杨和白皮稻和大琥板稻, 云南的矮脚早、呈贡旱谷和南斯拉夫的 Hrborio Cyauco 等。在 CK 条件下这些地方种的 *D* 值排名均在 120 名之后, 由于其本身穗部性状欠佳, 在盐碱土条件下, 穗部发育进一步受到抑制, 穗部形态进一步劣化。地方种中也有例外的情况, 如来自云南的矮化七五二, 在两种盐碱逆境下, *D* 值分别为 0.675 和 0.687, 均在前 12 名之列; 来自澳大利亚的 Banat2951, CK 条件下 *D* 值排名 55, 在两种盐碱逆境下, 其 *D* 值分别为 0.679 和 0.678, 位列 11 名和 14 名。从栽培稻中获得的穗部性状优良耐盐碱种质, 可根据其生态类型特征, 在适宜的稻区推广种植; 地方种中穗部形态优异的耐盐碱种质, 则需要克服其自身的驯化缺陷, 如落粒性、结实率低、有长芒等, 通过传统回交或分子生物学技术来改良利用。

3.4 不同盐碱逆境下粳稻种质资源全生育期耐盐碱种质的筛选与利用

耐盐碱种质筛选和新品种选育是盐碱地治理与开发的一个重要途径, 相较于盐碱敏感种质在盐碱地区种植耐盐碱优良种质可以将产量提高 30% 甚至更多^[36]。国内外育种家们经过多年努力, 通过各种手段与方法鉴定、开发了许多耐盐碱水稻种质资源。水稻不同生育阶段对盐碱的耐受性存在差异, 使得筛选出的种质大多只对单个生育期表现较好的耐盐碱性。如 Zeng 等^[37]研究发现 GZ5291-7-1-2 在幼苗期高度耐盐碱, 但在盐碱逆境下其产量大幅度减少。GZ178 在苗期和成熟期的表现则与 GZ5291-7-1-2 完全相反。因此, 在选育耐盐碱水稻品种时, 需要综合考虑不同生育阶段的表现, 选育适合当地盐碱土环境的优良品种。本课题组前期研究中综合评价了粳稻种质资源的芽期和苗期耐盐碱性, 筛选出了 Bertone、Hrborio Cyauco 和滢

罗等耐盐碱种质^[38-39]。其中, 松 820 具有很强的苗期耐盐碱性, 且在本研究的两种盐碱条件下均表现优异。松 820 为人工育成的栽培稻, 具有抗盐碱能力强、适应性广和产量稳定等优点, 可以在其适应的生态区盐碱地推广种植。此外, 以松 820 为骨干亲本, 利用现代分子育种技术可选育更具抗盐碱和高产潜力的水稻品种。Bertone 在前期研究中显示出优良的芽期、苗期耐盐碱性, 且在本研究碱土逆境下也具有非常好的穗部形态, 是 1 份全生育期耐盐碱的优异地方种。李杰等^[40]构建了 1 个 Bertone 和越光的高代回交渗入系, 成功定位了一些控制水稻剑叶大小的 QTL。可利用该群体通过对水稻不同生育时期耐盐碱性评价关键指标, 如芽期的发芽指数、苗期的耐盐级别和成熟期的一次枝梗数等, 分别利用集团分离分析法 (Bulked segregant analysis, BSA) 结合混池转录组测序 (Bulked segregant RNA-seq, BSR-Seq) 进行 QTL 定位和基因发掘, 进而从基因互作和调控网络两个层面深度解析水稻不同生育时期耐盐碱性的分子机制。

参考文献

- [1] Du Y Q, Liu X F, Zhang L, Zhou W. Drip irrigation in agricultural saline-alkali land controls soil salinity and improves crop yield: Evidence from a global meta-analysis. *Science of The Total Environment*, 2023, 880: 163226
- [2] Xu X, Guo L, Wang S B, Wang X Y, Ren M, Zhao P J, Huang Z Y, Jia H J, Wang J H, Lin A J. Effective strategies for reclamation of saline-alkali soil and response mechanisms of the soil-plant system. *Science of The Total Environment*, 2023, 905: 167179
- [3] Du X J, Hu H, Wang T H, Zou L, Zhou W F, Gao H X, Ren X Q, Wang J, Hu S W. Long-term rice cultivation increases contributions of plant and microbial-derived carbon to soil organic carbon in saline-sodic soils. *Science of The Total Environment*, 2023, 904: 166713
- [4] Zhang J X, Luo S S, Ma L, Lin X L, Zhang J F, Zhang J J, Li X J, Wang H B, Tian C J. Fungal community composition in sodic soils subjected to long-term rice cultivation. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2019, 66(10): 1410-1423
- [5] Wang N, Zang J Y, Guo X X, Wang H B, Huang N, Zhao C Y, Zhao X M, Liu J H. Role of rice cultivation on fluorine distribution behavior in soda saline-alkali land. *Science of The Total Environment*, 2022, 835: 155543
- [6] Li M T, Guo P, Nan N, Ma A, Liu W X, Wang T J, Yun D J, Xu Z Y. Plasma membrane-localized H⁺-ATPase OsAHA3 functions in saline-alkaline stress tolerance in rice. *Plant Cell Reports*, 2024, 43: 9
- [7] Wei H H, Geng X Y, Zhu W, Zhang X, Zhang X B, Chen Y L, Huo Z Y, Xu K, Zhou G S, Meng T Y, Dai Q G. Individual and combined influences of salinity and drought stress on the agro-physiological traits and grain yield of rice. *Field Crops Research*, 2023, 304: 109172
- [8] Tang L, Xu Z J, Chen W F. Advances and prospects of super rice breeding in china. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16(5): 984-991
- [9] Zheng C, Liu C T, Liu L, Tan Y N, Sheng X B, Yu D, Sun Z Z, Sun X W, Chen J, Yuan D Y, Duan M J. Effect of salinity stress on rice yield and grain quality: a meta-analysis. *European Journal of Agronomy*, 2023, 144: 126765
- [10] Song X G, Meng X B, Guo H Y, Cheng Q, Jing Y H, Chen M J, Liu G F, Wang B, Wang Y H, Li J Y, Yu H. Targeting a gene regulatory element enhances rice grain yield by decoupling panicle number and size. *Nature Biotechnology*, 2022, 40: 1403-1411
- [11] Li G L, Zhang H L, Li J J, Zhang Z Y, Li Z C. Genetic control of panicle architecture in rice. *The Crop Journal*, 2021, 9(3): 590-597
- [12] Abdullah Z, Khan M A, Flowers T J. Causes of sterility in seed set of rice under salinity stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2001, 187(1): 25-32
- [13] Zheng C K, Zhou G H, Zhang Z Z, Li W, Peng Y B, Xie X Z. Moderate salinity stress reduces rice grain yield by influencing expression of grain number and grain filling-associated genes. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 40: 1111-1120
- [14] 李红宇, 潘世驹, 钱永德, 马艳, 司洋, 高尚, 郑桂萍, 姜玉伟, 周健. 混合盐碱胁迫对寒地水稻产量和品质的影响. *南方农业学报*, 2015, 46(12): 2100-2105
Li H Y, Pan S J, Qian Y D, Ma Y, Si Y, Gao S, Zheng G P, Jiang Y W, Zhou J. Effects of saline-alkali stress on yield and quality of rice in cold region. *Journal of Southern Agriculture*, 2015, 46(12): 2100-2105
- [15] 左静红, 李景鹏, 杨福. 不同土壤类型对北方粳稻穗部性状及产量构成的影响. *生态学杂志*, 2013, 32(1): 59-63
Zuo J H, Li J P, Yang F. Effects of different soil types on the panicle traits and yield components of northern Japonica rice. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(1): 59-63
- [16] Fang S M, Hou X, Liang X L. Response mechanisms of plants under saline-alkali stress. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 667458
- [17] Jamil M, Bae L D, Yong J K, Ashraf M, Chun L S, Shik R E. Effect of salt (NaCl) stress on germination and early seedling growth of four vegetable species. *Journal of Central European Agriculture*, 2006, 7(2): 273-282

- [18] Zhang Z H, Liu Q, Song H X, Rong X M, Ismail A M. Responses of different rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to salt stress and relation to carbohydrate metabolism and chlorophyll content. *African Journal of Agricultural Research*, 2012, 7(1): 19-27
- [19] 冷春旭, 郑福余, 赵北平, 刘海英, 王玉杰. 水稻耐碱性研究进展. *生物技术通报*, 2020, 36(11): 103-111
Leng C X, Zheng F Y, Zhao B P, Liu H Y, Wang Y J. Advances on Alkaline Tolerance of Rice. *Biotechnology Bulletin*, 2020, 36(11): 103-111
- [20] 楚乐乐, 罗成科, 田蕾, 张银霞, 杨淑琴, 李培富. 植物对碱胁迫适应机制的研究进展. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(4): 836-844
Chu L L, Luo C K, Tian L, Zhang Y X, Yang S Q, Li P F. Research Advance in Plants' adaptation to Alkali Stress. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(4): 836-844
- [21] 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. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(2): 267-275
Geng L Y, Ma X D, Cui D, Zhang Q X, Han B, Han L Z. Identification and evaluation method for saline tolerance in rice during the whole growth stage. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(2): 267-275
- [22] 李云峰, 任德勇. 水稻穗发育与高产育种. *中国农业科学*, 2023, 56(7): 1215-1217
Li Y F, Ren D Y. Panicle development and high-yield breeding in rice. *Scientia Agricultura Sinica*, 2023, 56(7): 1215-1217
- [23] 贺奇, 王昕, 马洪文, 冯伟东, 张益民. 盐碱胁迫对宁夏水稻籽粒灌浆及穗部性状的影响. *东北农业科学*, 2021, 46(6): 11-16, 69
He Q, Wang X, Ma H W, Feng W D, Zhang Y M. Effects of saline-alkali stress on grain filling and panicle traits of ningxia rice. *Journal of Northeast Agricultural Sciences*, 2021, 46(6): 11-16, 69
- [24] 左静红, 李景鹏, 杨福. 苏打盐碱稻区东稻4、长白9生育特性及穗部性状比较研究. *华北农学报*, 2013, 28(S1): 131-135
Zuo J H, Li J P, Yang F. The comparative study on growth and development characteristics and panicle traits in saline-alkaline soil of rice dongdao 4 and changbai 9. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2013, 28(S1): 131-135
- [25] Zeng L H, Shannon M C. Salinity effects on seedling growth and yield components of rice. *Crop Science*, 2000, 40(4): 996-1003
- [26] Rao P S, Mishra B, Gupta S R, Rathore A. Reproductive stage tolerance to salinity and alkalinity stresses in rice genotypes. *Plant Breeding*, 2008, 127(3): 256-261
- [27] Zhu G L, Lu H T, Shi X X, Wang Y, Zhi W F, Chen X B, Liu J W, Ren Z, Shi Y, Ji Z Y, Jiao X R, Ibrahim M E H, Nimir N E A, Zhou G S. Nitrogen management enhanced plant growth, antioxidant ability, and grain yield of rice under salinity stress. *Agronomy Journal*, 2020, 112(1): 550-563
- [28] Gerona M E B, Deocampo M P, Egdane J A, Ismail A M, Dionisio-Sese M L. Physiological responses of contrasting rice genotypes to salt stress at reproductive stage. *Rice Science*, 2019, 26(4): 207-219
- [29] 王英, 张国民, 李景鹏, 马军韬, 王永力, 张丽艳, 邓凌伟. 寒地粳稻耐碱研究进展及开发前景. *作物杂志*, 2016(6): 1-8
Wang Y, Zhang G M, Li J P, Ma J T, Wang Y L, Zhang L Y, Deng L W. Advances in alkaline tolerance of japonica rice in cold zone. *Crops*, 2016(6): 1-8
- [30] 郑桂萍, 郭晓红, 陈书强, 王伯伦. 水分胁迫对水稻产量和食味品质抗旱系数的影响. *中国水稻科学*, 2005(2): 142-146
Zheng G P, Guo X H, Chen S Q, Wang B L. Effect of drought stress on the yield and eating quality in association with drought stress resistance coefficient. *Chinese Journal of Rice Science*, 2005(2): 142-146
- [31] Ganie S A, Wani S H, Henry R, Hensel G. Improving rice salt tolerance by precision breeding in a new era. *Current Opinion in Plant Biology*, 2021, 60: 101996
- [32] 李春辉, 王天宇, 黎裕. 基于地方品种的种质创新: 现状及展望. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(6): 1372-1379
Li C H, Wang T Y, Li Y. Germplasm Innovation of landraces: current status and future prospect. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(6): 1372-1379
- [33] Ren Z H, Gao J P, Li L G, Cai X L, Huang W, Chao D Y, Zhu M Z, Wang Z Y, Luan S, Lin H X. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nature Genetics*, 2005, 37(10): 1141-1146
- [34] He Y Q, Yang B, He Y, Zhan C F, Cheng Y H, Zhang J H, Zhang H S, Cheng J P, Wang Z F. A quantitative trait locus, *qSE3*, promotes seed germination and seedling establishment under salinity stress in rice. *The Plant Journal*, 2019, 97(6): 1089-1104
- [35] Zhang X Y, Tang L H, Nie J W, Zhang C R, Han X N, Li Q Y, Qin L, Wang M H, Huang X H, Yu F F, Su M, Wang Y C, Xu R M, Guo Y, Xie Q, Chen Y H. Structure and activation mechanism of the rice salt overly sensitive 1 (*SOS1*) Na^+/H^+ antiporter. *Nature Plants*, 2023, 9: 1924-1936
- [36] 冯钟慧, 刘晓龙, 姜昌杰, 梁正伟. 吉林省粳稻种质萌发期耐碱性和耐盐性综合评价. *土壤与作物*, 2016, 5(2): 120-127
Feng Z H, Liu X L, Jiang C J, Liang Z W. Comprehensive evaluation of rice (*Oryza sativa japonica*) germplasm for alkaline/saline tolerance at germination stage from jilin province, china. *Soils and Crops*, 2016, 5(2): 120-127

-
- [37] Zeng L, Shannon M, Grieve C. Evaluation of salt tolerance in rice genotypes by multiple agronomic parameters. *Euphytica*, 2002, 127: 235-245
- [38] 田蕾, 陈亚萍, 刘俊, 马晓刚, 王娜, 杨兵, 李莹, 郭海东, 李娟, 胡慧, 张银霞, 李培富. 粳稻种质资源芽期耐盐性综合评价与筛选. *中国水稻科学*, 2017, 31(6): 631-642
- Tian L, Chen Y P, Liu J, Ma X G, Wang N, Yang B, Li Y, Guo H D, Li J, Hu H, Zhang Y X, Li P F. Comprehensive evaluation and selection of rice (*Oryza sativa japonica*) germplasm for saline tolerance at germination stage. *Chinese Journal of Rice Science*, 2017, 31(6): 631-642.
- [39] 马帅国, 田蓉蓉, 胡慧, 吕建东, 田蕾, 罗成科, 张银霞, 李培富. 粳稻种质资源苗期耐盐性综合评价与筛选. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(5): 1089-1101
- Ma S G, Tian R R, Hu H, Lv J D, Tian L, Luo C K, Zhang Y X, Li P F. Comprehensive evaluation and selection of rice (*Oryza sativa japonica*) germplasm for saline tolerance at seedling stage. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(5): 1089-1101
- [40] 李杰, 田蓉蓉, 白天亮, 朱春艳, 宋佳伟, 田蕾, 马帅国, 吕建东, 胡慧, 王震宇, 罗成科, 张银霞, 李培富. 水稻回交群体剑叶性状综合评价及QTL定位. *中国水稻科学*, 2021, 35 (6): 573-585
- Li J, Tian R R, Bai T L, Zhu C Y, Song J W, Tian L, Ma S G, Lv J D, Hu H, Wang Z Y, Luo C K, Zhang Y X, Li P F. Comprehensive evaluation and QTL analysis for flag leaf traits using a backcross population in rice. *Chinese Journal of Rice Science*, 2021, 35 (6): 573-585