

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, 新疆阿拉尔 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, 说明盐胁迫对上述性状的影响小于碱胁迫。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, 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 80.412%、86.441% 和 83.861%。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, Xinjiang)

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 and II focused on salt and alkali stresses, respectively. A total of 164 *japonica* rice germplasm accessions 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 for a comprehensive evaluation of the panicle traits under different saline and alkaline adversities. 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

收稿日期: 2024-03-20 网络出版日期: 2024-10-25

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240320005>

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)

number of secondary branch (GNSB), and secondary branch number (SBN), were significantly reduced if compared to CK. Compared with treatment II, Treatment I showed significantly increased in SL, GNP, secondary branch grain density (SBGD), GNSB, and SBN. These findings suggest that salt stress exerts a less substantial impact on these traits than alkali stress. Under different treatment conditions, variations on the correlation among 11 panicle traits were noted. Particularly, a significant positive correlation between the thousand grain weight (TGW) and seed setting rate (SSR) under the two saline-alkali conditions was detected, while no significant correlation under CK condition was found. PCA with 11 evaluation index from CK, treatment I and treatment II suggested three major components, with cumulative contribution rate of 80.412%, 86.441% and 83.861%, 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, were identified through a comprehensive evaluation value *D* of panicle traits, and they can be used as valuable parental lines 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(*Oryza sativa* L.)是盐碱地改良和利用最有效的措施之一^[3]。水稻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也可能存在一定的差异。

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道,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amp;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 No. | 名称 Name | 来源 Origin | 编号 No. | 名称 Name | 来源 Origin | 编号 No. | 名称 Name | 来源 Origin | 编号 No. | 名称 Name | 来源 Origin |
|-----------|------------|--------------|-----------|-------------|--------------|-----------|------------|--------------|-----------|---------------|--------------|
| 1 | 毛毛糯 | 中国宁夏 | 33 | 宁资69 | 中国宁夏 | 65 | 长白26 | 中国吉林 | 97 | 粮粳15 | 中国新疆 |
| 2 | 小糯稻 | 中国宁夏 | 34 | 宁大15152 | 中国宁夏 | 66 | 龙粳25 | 中国黑龙江 | 98 | 苏选2 | 中国新疆 |
| 3 | 黑兰稻 | 中国宁夏 | 35 | 宁粳51号 | 中国宁夏 | 67 | 松820 | 中国黑龙江 | 99 | 丰稻508 | 中国新疆 |
| 4 | 杨和白皮稻 | 中国宁夏 | 36 | 花127 | 中国宁夏 | 68 | 龙粳30 | 中国黑龙江 | 100 | 367-4 | 中国山西 |
| 5 | 叶盛白皮大稻 | 中国宁夏 | 37 | 兴粳2号 | 中国辽宁 | 69 | 垦稻12 | 中国吉林 | 101 | 159-1 | 中国山西 |
| 6 | 大白芒稻 | 中国宁夏 | 38 | 石胜 | 日本 | 70 | 长粒-1 | 中国吉林 | 102 | H80-135 | 中国山西 |
| 7 | 小红板稻 | 中国宁夏 | 39 | 花系N9 | 中国北京 | 71 | Muthhomate | 日本 | 103 | TOPOLea 58-76 | 中国山西 |
| 8 | 小琥板稻 | 中国宁夏 | 40 | 铁粳2号 | 中国辽宁 | 72 | Titonio | 日本 | 104 | 安粳698 | 中国贵州 |
| 9 | 有芒小琥板稻 | 中国宁夏 | 41 | 早浊 | 日本 | 73 | 秋田小町 | 日本 | 105 | 六粳2号 | 中国贵州 |
| 10 | 小白板稻 | 中国宁夏 | 42 | 矮脚早 | 中国云南 | 74 | 神禾糯 | 中国山东 | 106 | 毕粳38号 | 中国贵州 |
| 11 | 有芒大琥板稻 | 中国宁夏 | 43 | 呈贡旱谷 | 中国云南 | 75 | 京糯3号 | 中国北京 | 107 | 毕粳41号 | 中国贵州 |
| 12 | 宁资629 | 中国宁夏 | 44 | 惠糯 | 日本 | 76 | 辽原所12号 | 中国辽宁 | 108 | 毕粳45号 | 中国贵州 |
| 13 | 大琥板稻 | 中国宁夏 | 45 | 宁恢1号 | 中国江苏 | 77 | 吉大6号 | 中国吉林 | 109 | 花东稻 | 韩国 |
| 14 | 宁粳7号 | 中国宁夏 | 46 | 开系7号 | 中国辽宁 | 78 | 长元26 | 中国北京 | 110 | 仁月稻 | 韩国 |
| 15 | 宁粳14号 | 中国宁夏 | 47 | 辽开79 | 中国辽宁 | 79 | 秋光 | 日本 | 111 | 奥羽394 | 日本 |
| 16 | 宁粳15号 | 中国宁夏 | 48 | ^4154-4 | 中国江苏 | 80 | 矮化七五二 | 中国云南 | 112 | 里歌 | 日本 |
| 17 | 宁粳27号 | 中国宁夏 | 49 | 有芒早沙粳 | 中国江苏 | 81 | 大黑 | 日本 | 113 | 舞姬 | 日本 |
| 18 | 宁粳32号 | 中国宁夏 | 50 | Hitomechore | 日本 | 82 | 香粳2号 | 中国浙江 | 114 | 晋09121 | 中国山西 |
| 19 | 宁粳36号 | 中国宁夏 | 51 | 沈农1033 | 中国辽宁 | 83 | 新稻10号 | 中国新疆 | 115 | 垦选902 | 中国黑龙江 |
| 20 | 宁粳37号 | 中国宁夏 | 52 | 尤福 | 中国江苏 | 84 | 阿稻29 | 中国新疆 | 116 | 黄叶彩稻 | 中国北京 |
| 21 | 宁粳41号 | 中国宁夏 | 53 | 新竹8号 | 中国台湾 | 85 | 沈农2号 | 中国辽宁 | 117 | 田丰807 | 中国辽宁 |
| 22 | 宁粳43号 | 中国宁夏 | 54 | 汤K | 日本 | 86 | 沈农1304 | 中国辽宁 | 118 | 吉玉粳 | 中国吉林 |
| 23 | 宁粳44号 | 中国宁夏 | 55 | 抚105 | 中国辽宁 | 87 | 龙粳22 | 中国黑龙江 | 119 | 雄基3号 | 朝鲜 |
| 24 | 宁糯5号 | 中国宁夏 | 56 | 云村稻 | 朝鲜 | 88 | 黑交06.213 | 中国黑龙江 | 120 | 镜城8号 | 朝鲜 |
| 25 | 农科843 | 中国宁夏 | 57 | 丰光 | 日本 | 89 | 新稻36号 | 中国新疆 | 121 | 胡依姬 | 日本 |
| 26 | 花育2号 | 中国宁夏 | 58 | 降糖稻 | 中国吉林 | 90 | 龙粳香1号 | 中国黑龙江 | 122 | 新稻32 | 中国新疆 |
| 27 | 花119 | 中国宁夏 | 59 | 标记稻 | 中国吉林 | 91 | 龙粳14 | 中国黑龙江 | 123 | 出羽餐 | 日本 |
| 28 | 京宁2号 | 中国宁夏 | 60 | 绿米 | 中国吉林 | 92 | 五优稻1号 | 中国黑龙江 | 124 | 美山锦 | 日本 |
| 29 | 黑香米 | 中国宁夏 | 61 | 大粒糯 | 中国吉林 | 93 | 粮黑2号 | 中国新疆 | 125 | 伊粳13号 | 中国新疆 |
| 30 | 优引3号 | 中国宁夏 | 62 | 长白9号 | 中国吉林 | 94 | 粮香5号 | 中国新疆 | 126 | 上南早稻 | 韩国 |
| 31 | 节17 | 中国宁夏 | 63 | 通粘1号 | 中国吉林 | 95 | 伊粳12号 | 中国新疆 | 127 | 隆优649 | 中国天津 |
| 32 | 花124 | 中国宁夏 | 64 | 九稻72 | 中国吉林 | 96 | 阿稻28 | 中国新疆 | 128 | 中科长6号 | 中国北京 |

表 1 (续)

| 编号 No. | 名称 Name | 来源 Origin | 编号 No. | 名称 Name | 来源 Origin | 编号 No. | 名称 Name | 来源 Origin | 编号 No. | 名称 Name | 来源 Origin |
|-----------|------------|--------------|-----------|------------|--------------|-----------|------------|--------------|-----------|----------------|--------------|
| 129 | 吉农大 398 | 中国吉林 | 138 | 松峰 899 | 中国吉林 | 147 | Galhardo | 葡萄牙 | 156 | Bertone | 葡萄牙 |
| 130 | 阿新 6 | 中国新疆 | 139 | 绿达 9320 | 中国吉林 | 148 | Banat 725 | 澳大利亚 | 157 | 涅罗 | 俄罗斯 |
| 131 | 松辽 1508 | 中国吉林 | 140 | 中亚粳稻 | 中国吉林 | 149 | 东北小粒种 | 中国黑龙江 | 158 | Gostima | 阿尔巴尼亚 |
| 132 | 中科 8043 | 中国北京 | 141 | 延粳 28 | 中国吉林 | 150 | Banat 2951 | 澳大利亚 | 159 | 越光 | 日本 |
| 133 | 铁 10A7 | 中国辽宁 | 142 | 庆林 518 | 中国吉林 | 151 | Cigalon | 法国 | 160 | 京香 2 号 | 中国北京 |
| 134 | 辽粳 1201 | 中国辽宁 | 143 | 通禾 899 | 中国吉林 | 152 | Agostono | 意大利 | 161 | 幸实 | 日本 |
| 135 | 珍珠稻 | 中国吉林 | 144 | 法国稻 | 法国 | 153 | 嘉南 8 号 | 中国台湾 | 162 | 咸南 22 号 | 韩国 |
| 136 | 平粳 8 号 | 中国吉林 | 145 | 日本晴 | 日本 | 154 | 加合 1 号 | 中国浙江 | 163 | Hrborio Cyauco | 南斯拉夫 |
| 137 | 松粳 3 号 | 中国黑龙江 | 146 | 千重浪 | 日本 | 155 | 漾濞光壳陆稻 | 中国云南 | 164 | 山福利亚 | 几内亚 |

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)在永宁县西河村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)在平罗县前进农场八队(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。试验均于 4 月 25 日育秧, 6 月 3 日插秧。插秧前基肥施用量: N 18 kg/667m², P₂O₅ 9 kg/667m², K₂O 6 kg/667m²。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) Total salt content | 碱化度(%) Alkalinity | 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) |
|--------------------|----------------------------------|----------------------|--|----------------------------|---------------------------|----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|--|
| 对照 CK | 0.7 | 4.3 | 131.3 | 75.7 | 77.2 | 284.5 | 81.2 | 78.6 | 32.1 |
| 处理 I Treatment I | 7.3 | 37.7 | 2230.2 | 730.8 | 123.1 | 2774.7 | 264.7 | 540.5 | 274.9 |
| 处理 II Treatment 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 电导率和 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(Field Scout 2265FS, 美国 Spectrum 公司)和 pH Meter (IQ150, 美国 Spectrum 公司)测量稻田水和 8~10 cm 土壤的电导率(EC, electrical conductivity)和 pH 值, 在每个处理的 3 次重复中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, 在每个处理的 3 次重复中随机选择中间单株的 25 个稻穗, 利用水稻表型分析系统(TPS-BX-1, 浙江托普云农科技股份有限公司)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。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

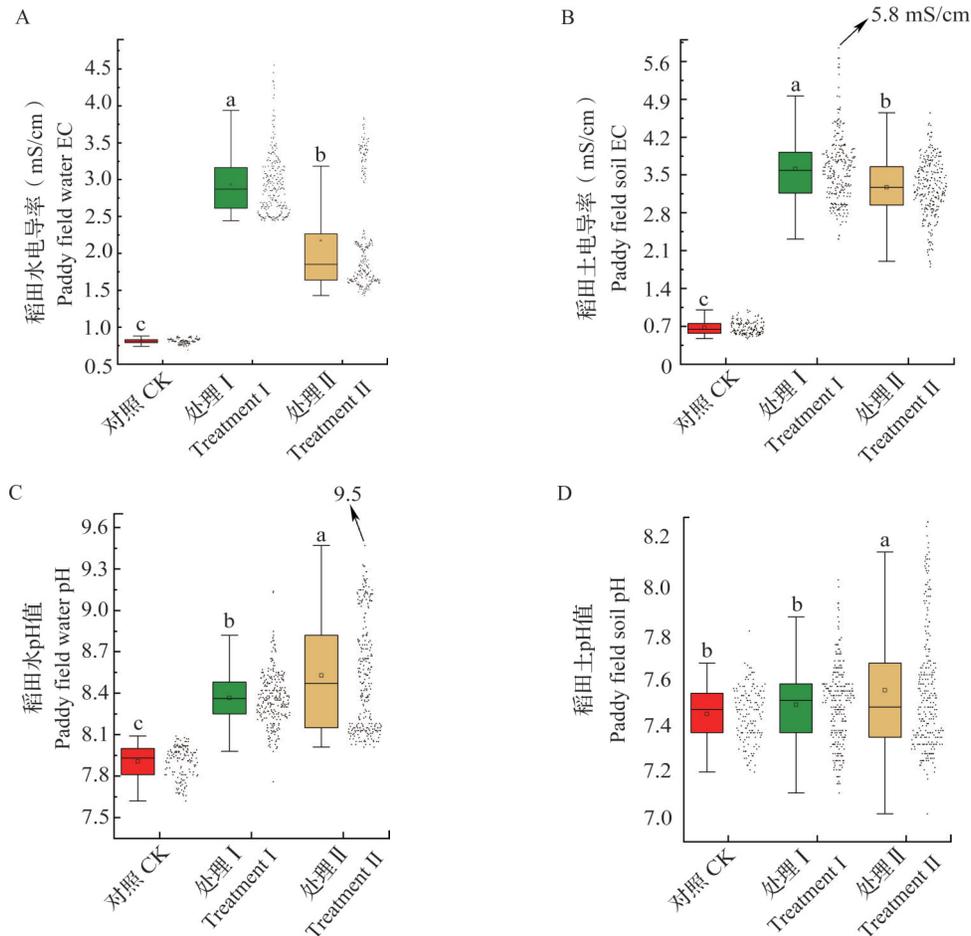
利用 Excel 2023 进行数据整理。利用 SPSS 27.0 进行主成分分析、通径分析。利用 R 4.3.1、Origin 2023 分别进行相关性分析、回归分析和差异显著性分析及绘图。参照耿雷跃等^[21]的方法计算 164 份粳稻种质资源穗部形态各主成分隶属函数值、综合指标权重和综合指标值(D)并进行排名。依据 D 值可以对参试种质的耐盐碱性进行分类, 高 D 值种质为耐盐碱性粳稻种质, 低 D 值种质为敏盐碱性粳稻种质。

2 结果与分析

2.1 稻田水和稻田土的电导率及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稻田土的电导率(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)(图1B);处理II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条件下,稻田土和稻田水的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

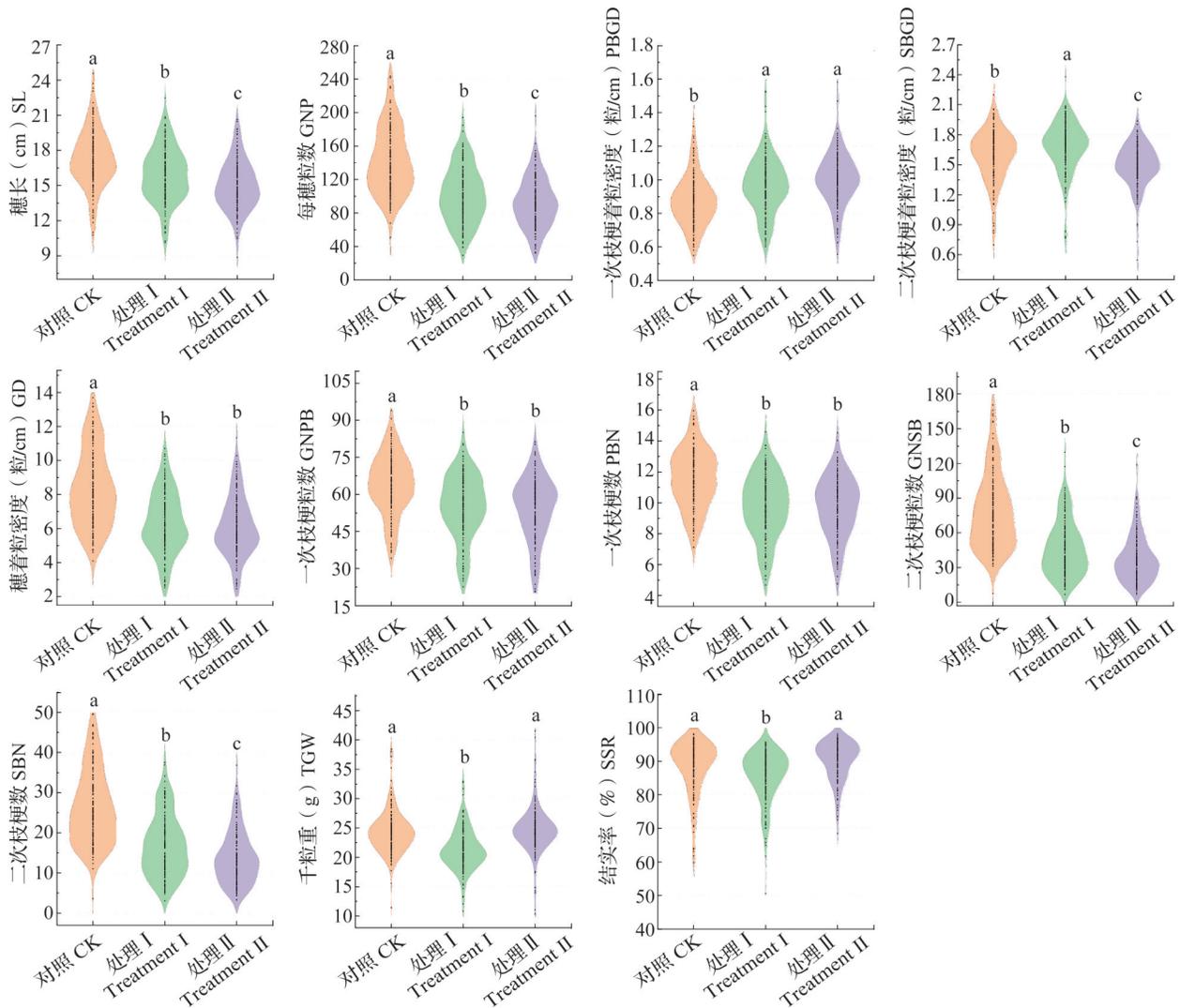
图1 不同盐碱条件下稻田水及稻田土的电导率和pH值

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

2.2 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之间,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素。



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

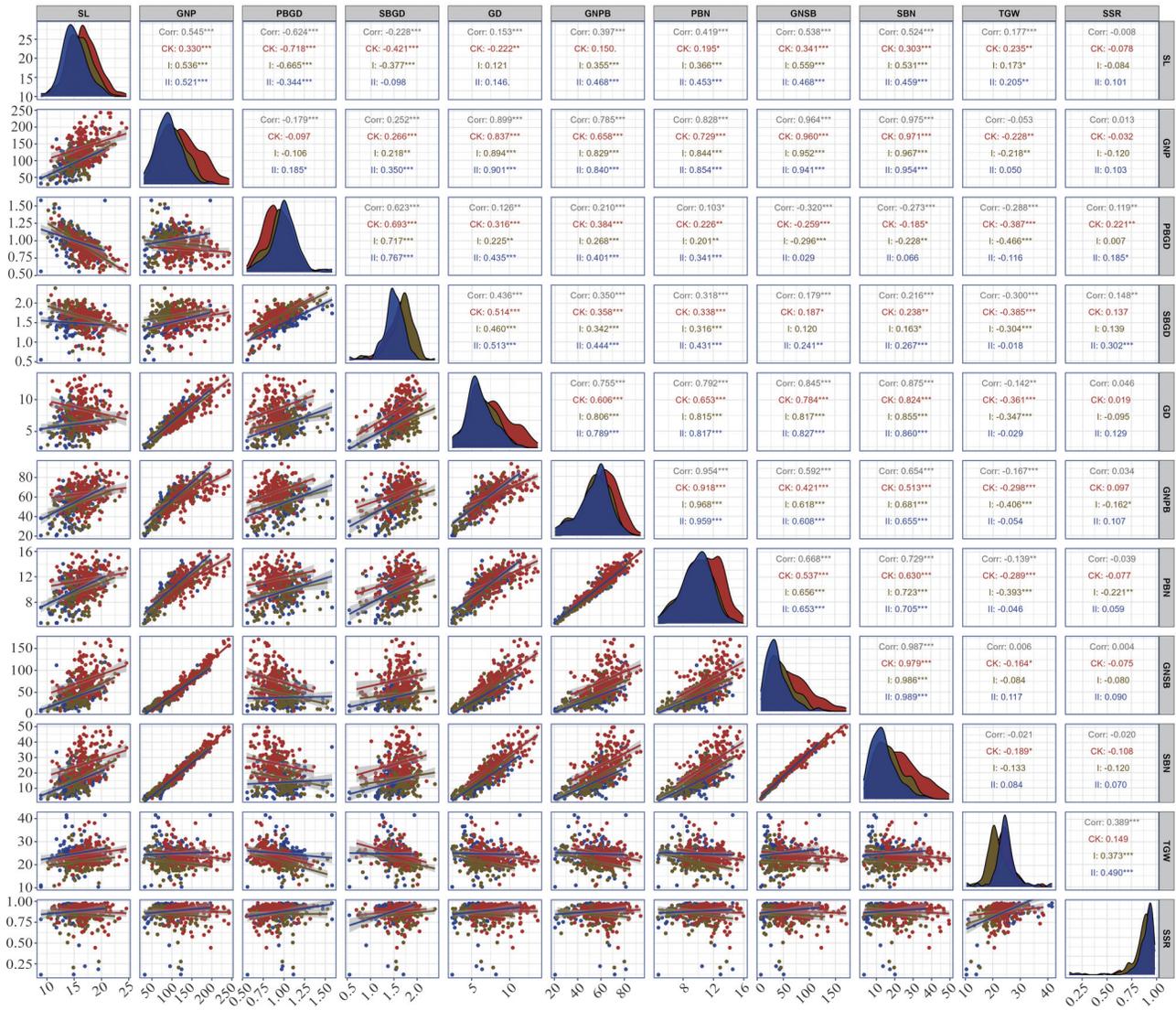
图2 不同盐碱条件下粳稻种质穗部性状差异显著性分析

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

2.3 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, 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彼此之间均呈极显著正相关; 穗长分别与每穗粒数、二次枝梗粒数和二次枝梗数呈极显著正相关, 与一次枝梗着粒密度呈极显著负相关; 一次枝梗着粒密度与二次枝梗着粒密度、一次枝梗粒数呈极显著正相关。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, 一次枝梗粒数与穗长, 结实率与千粒重呈极显著正相关, 而CK条件下则不显著; 在处理I下, 一次枝梗数与结实率呈极显著负相关, 一次

枝梗粒数与结实率呈显著负相关, 但在CK和处理II中相关性未达到显著水平; 在处理II下, 二次枝梗着粒密度与结实率呈极显著正相关, 每穗粒数与一次枝梗着粒密度呈显著正相关, 但在CK和处理I中却不显著。在CK条件下, 穗着粒密度与穗长呈极显著负相关, 二次枝梗数、二次枝梗粒数与千粒重均呈显著负相关, 但在处理I和处理II中相关性未达到显著水平。在CK和处理I下, 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、一次枝梗数与千粒重; 二次枝梗着粒密度与穗长; 二次枝梗粒数与一次枝梗着粒密度之间均呈极显著负相关, 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 ($P<0.001$); 横纵坐标数字代表各穗部性状分布范围; Corr 为综合各处理条件下穗部性状之间的相关性

* represent a significant correlation ($P<0.05$); ** represent a significant correlation ($P<0.01$); *** represent a significant correlation ($P<0.001$); The horizontal and vertical coordinate numbers represent the distribution range of each panicle trait; Corr is the correlation between panicle traits under comprehensive treatment conditions

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 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3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,为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中千粒重的载荷较高,为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 Traits | 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 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、权重和综合评价值 (D), 并依据 D 值进行排名。结果显示 (表 4), 在 3 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, 另有 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, 另有 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, 另有 4 份种质 (4154-4、沈农 1304、苏选 2、珍珠稻) 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、小琥板稻和大琥板稻) 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 | $D_{(CK)}$ | $D_{(CK)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(II)}$ | $D_{(II)}$ | 编号 No. | 名称 Name | $D_{(CK)}$ | $D_{(CK)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(II)}$ | $D_{(II)}$ |
|-----------|------------|------------|---------------|------------|---------------|------------|---------------|-----------|------------|------------|---------------|------------|---------------|------------|---------------|
| | | 值 value | 排名 ranking | 值 value | 排名 ranking | 值 value | 排名 ranking | | | 值 value | 排名 ranking | 值 value | 排名 ranking | 值 value | 排名 ranking |
| 1 | 毛毛糯 | 0.443 | 96 | 0.450 | 103 | 0.423 | 132 | 7 | 小红板稻 | 0.273 | 151 | 0.243 | 153 | 0.233 | 158 |
| 2 | 小糯稻 | 0.331 | 140 | 0.250 | 152 | 0.282 | 155 | 8 | 小琥板稻 | 0.245 | 156 | 0.177 | 160 | 0.265 | 156 |
| 3 | 黑兰稻 | 0.278 | 149 | 0.284 | 148 | 0.217 | 159 | 9 | 有芒小琥板稻 | 0.202 | 164 | 0.092 | 164 | 0.202 | 163 |
| 4 | 杨和白皮稻 | 0.211 | 162 | 0.179 | 159 | 0.216 | 160 | 10 | 小白板稻 | 0.315 | 143 | 0.230 | 154 | 0.318 | 152 |
| 5 | 叶盛白皮大稻 | 0.246 | 155 | 0.169 | 161 | 0.199 | 164 | 11 | 有芒大琥板稻 | 0.240 | 157 | 0.140 | 163 | 0.211 | 162 |
| 6 | 大白芒稻 | 0.275 | 150 | 0.190 | 158 | 0.216 | 161 | 12 | 宁资 629 | 0.579 | 31 | 0.576 | 48 | 0.582 | 45 |

表4(续)

| 编号 No. | 名称 Name | $D_{(CK)}$ | $D_{(CK)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(II)}$ | $D_{(II)}$ | 编号 No. | 名称 Name | $D_{(CK)}$ | $D_{(CK)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(II)}$ | $D_{(II)}$ |
|-----------|------------|------------|---------------|------------|---------------|------------|---------------|-----------|------------|------------|---------------|------------|---------------|------------|---------------|
| | | 值 value | 排名 ranking | 值 value | 排名 ranking | 值 value | 排名 ranking | | | 值 value | 排名 ranking | 值 value | 排名 ranking | 值 value | 排名 ranking |
| 13 | 大琥板稻 | 0.235 | 159 | 0.143 | 162 | 0.239 | 157 | 51 | 沈农1033 | 0.543 | 41 | 0.547 | 56 | 0.560 | 57 |
| 14 | 宁粳7号 | 0.403 | 121 | 0.390 | 129 | 0.483 | 99 | 52 | 尤福 | 0.369 | 133 | 0.439 | 110 | 0.461 | 110 |
| 15 | 宁粳14号 | 0.492 | 71 | 0.511 | 73 | 0.524 | 75 | 53 | 新竹8号 | 0.425 | 108 | 0.426 | 117 | 0.455 | 115 |
| 16 | 宁粳15号 | 0.599 | 26 | 0.595 | 39 | 0.588 | 42 | 54 | 汤K | 0.673 | 7 | 0.643 | 20 | 0.578 | 47 |
| 17 | 宁粳27号 | 0.513 | 61 | 0.505 | 74 | 0.545 | 62 | 55 | 抚105 | 0.336 | 139 | 0.379 | 134 | 0.440 | 125 |
| 18 | 宁粳32号 | 0.491 | 72 | 0.489 | 80 | 0.514 | 83 | 56 | 云村稻 | 0.421 | 112 | 0.343 | 140 | 0.393 | 143 |
| 19 | 宁粳36号 | 0.525 | 57 | 0.572 | 52 | 0.626 | 28 | 57 | 丰光 | 0.360 | 135 | 0.205 | 157 | 0.373 | 149 |
| 20 | 宁粳37号 | 0.515 | 59 | 0.582 | 43 | 0.626 | 29 | 58 | 降糖稻 | 0.439 | 102 | 0.470 | 91 | 0.467 | 108 |
| 21 | 宁粳41号 | 0.493 | 70 | 0.430 | 115 | 0.456 | 114 | 59 | 标记稻 | 0.500 | 66 | 0.481 | 84 | 0.526 | 73 |
| 22 | 宁粳43号 | 0.530 | 52 | 0.602 | 34 | 0.597 | 38 | 60 | 绿米 | 0.477 | 77 | 0.538 | 61 | 0.543 | 63 |
| 23 | 宁粳44号 | 0.526 | 56 | 0.505 | 75 | 0.537 | 67 | 61 | 大粒糯 | 0.381 | 129 | 0.394 | 127 | 0.393 | 144 |
| 24 | 宁糯5号 | 0.614 | 20 | 0.603 | 33 | 0.619 | 30 | 62 | 长白9号 | 0.462 | 89 | 0.459 | 96 | 0.408 | 136 |
| 25 | 农科843 | 0.330 | 141 | 0.347 | 139 | 0.403 | 140 | 63 | 通粘1号 | 0.419 | 113 | 0.516 | 70 | 0.517 | 80 |
| 26 | 花育2号 | 0.553 | 39 | 0.601 | 35 | 0.630 | 26 | 64 | 九稻72 | 0.537 | 46 | 0.539 | 60 | 0.523 | 76 |
| 27 | 花119 | 0.539 | 44 | 0.572 | 51 | 0.569 | 54 | 65 | 长白26 | 0.668 | 8 | 0.620 | 27 | 0.613 | 32 |
| 28 | 京宁2号 | 0.388 | 127 | 0.458 | 97 | 0.486 | 98 | 66 | 龙粳25 | 0.580 | 30 | 0.479 | 88 | 0.515 | 82 |
| 29 | 黑香米 | 0.532 | 51 | 0.651 | 17 | 0.496 | 93 | 67 | 松820 | 0.629 | 17 | 0.724 | 5 | 0.728 | 7 |
| 30 | 优引3号 | 0.442 | 97 | 0.439 | 109 | 0.474 | 104 | 68 | 龙粳30 | 0.395 | 124 | 0.398 | 125 | 0.489 | 97 |
| 31 | 节17 | 0.607 | 22 | 0.685 | 10 | 0.652 | 19 | 69 | 垦稻12 | 0.252 | 153 | 0.288 | 147 | 0.332 | 151 |
| 32 | 花124 | 0.493 | 69 | 0.566 | 53 | 0.520 | 77 | 70 | 长粒-1 | 0.552 | 40 | 0.499 | 77 | 0.613 | 33 |
| 33 | 宁资69 | 0.532 | 50 | 0.589 | 42 | 0.519 | 78 | 71 | Muthhomate | 0.466 | 87 | 0.460 | 95 | 0.529 | 70 |
| 34 | 宁大15152 | 0.441 | 100 | 0.466 | 93 | 0.481 | 101 | 72 | Titonio | 0.533 | 49 | 0.433 | 113 | 0.605 | 35 |
| 35 | 宁粳51号 | 0.556 | 38 | 0.575 | 49 | 0.540 | 64 | 73 | 秋田小町 | 0.480 | 75 | 0.481 | 85 | 0.575 | 51 |
| 36 | 花127 | 0.466 | 88 | 0.497 | 78 | 0.415 | 134 | 74 | 神禾糯 | 0.454 | 92 | 0.470 | 92 | 0.528 | 72 |
| 37 | 兴粳2号 | 0.458 | 91 | 0.383 | 132 | 0.529 | 69 | 75 | 京糯3号 | 0.599 | 27 | 0.501 | 76 | 0.738 | 4 |
| 38 | 石胜 | 0.470 | 84 | 0.414 | 121 | 0.426 | 129 | 76 | 辽原所12号 | 0.453 | 93 | 0.476 | 90 | 0.529 | 71 |
| 39 | 花系N9 | 0.529 | 54 | 0.579 | 45 | 0.557 | 58 | 77 | 吉大6号 | 0.494 | 68 | 0.578 | 47 | 0.790 | 2 |
| 40 | 铁粳2号 | 0.431 | 105 | 0.412 | 122 | 0.446 | 121 | 78 | 长元26 | 0.425 | 107 | 0.336 | 143 | 0.461 | 109 |
| 41 | 早浊 | 0.213 | 161 | 0.337 | 142 | 0.423 | 131 | 79 | 秋光 | 0.471 | 83 | 0.456 | 99 | 0.537 | 66 |
| 42 | 矮脚早 | 0.262 | 152 | 0.381 | 133 | 0.449 | 120 | 80 | 矮化七五二 | 0.558 | 36 | 0.675 | 12 | 0.687 | 11 |
| 43 | 呈贡早谷 | 0.217 | 160 | 0.210 | 155 | 0.299 | 154 | 81 | 大黑 | 0.602 | 25 | 0.448 | 105 | 0.445 | 122 |
| 44 | 惠糯 | 0.474 | 79 | 0.457 | 98 | 0.494 | 96 | 82 | 香粳2号 | 0.472 | 82 | 0.444 | 107 | 0.516 | 81 |
| 45 | 宁恢1号 | 0.561 | 35 | 0.704 | 8 | 0.805 | 1 | 83 | 新稻10号 | 0.284 | 148 | 0.331 | 145 | 0.389 | 145 |
| 46 | 开系7号 | 0.410 | 118 | 0.496 | 79 | 0.569 | 53 | 84 | 阿稻29 | 0.704 | 5 | 0.546 | 58 | 0.575 | 52 |
| 47 | 辽开79 | 0.468 | 86 | 0.427 | 116 | 0.500 | 88 | 85 | 沈农2号 | 0.604 | 24 | 0.635 | 23 | 0.538 | 65 |
| 48 | ^4154-4 | 0.612 | 21 | 0.609 | 30 | 0.635 | 24 | 86 | 沈农1304 | 0.645 | 10 | 0.597 | 38 | 0.733 | 6 |
| 49 | 有芒早沙粳 | 0.440 | 101 | 0.431 | 114 | 0.459 | 112 | 87 | 龙粳22 | 0.425 | 106 | 0.640 | 21 | 0.681 | 12 |
| 50 | Hitomohore | 0.340 | 138 | 0.408 | 123 | 0.407 | 138 | 88 | 黑交06.213 | 0.285 | 147 | 0.334 | 144 | 0.427 | 128 |

表 4 (续)

| 编号 No. | 名称 Name | $D_{(CK)}$ | $D_{(CK)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(II)}$ | $D_{(II)}$ | 编号 No. | 名称 Name | $D_{(CK)}$ | $D_{(CK)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(I)}$ | $D_{(II)}$ | $D_{(II)}$ |
|-----------|--------------|--------------------------|-----------------------------|-------------------------|----------------------------|--------------------------|-----------------------------|-----------|----------------|--------------------------|-----------------------------|-------------------------|----------------------------|--------------------------|-----------------------------|
| | | 值 $D_{(CK)}$ value | 排名 $D_{(CK)}$ ranking | 值 $D_{(I)}$ value | 排名 $D_{(I)}$ ranking | 值 $D_{(II)}$ value | 排名 $D_{(II)}$ ranking | | | 值 $D_{(CK)}$ value | 排名 $D_{(CK)}$ ranking | 值 $D_{(I)}$ value | 排名 $D_{(I)}$ ranking | 值 $D_{(II)}$ value | 排名 $D_{(II)}$ ranking |
| 89 | 新稻 36 号 | 0.645 | 11 | 0.662 | 15 | 0.633 | 25 | 127 | 隆优 649 | 0.570 | 34 | 0.480 | 86 | 0.518 | 79 |
| 90 | 龙粳香 1 号 | 0.252 | 154 | 0.361 | 137 | 0.404 | 139 | 128 | 中科长 6 号 | 0.624 | 18 | 0.636 | 22 | 0.595 | 40 |
| 91 | 龙粳 14 | 0.289 | 145 | 0.350 | 138 | 0.411 | 135 | 129 | 吉农大 398 | 0.596 | 28 | 0.632 | 25 | 0.614 | 31 |
| 92 | 五优稻 1 号 | 0.537 | 47 | 0.516 | 69 | 0.525 | 74 | 130 | 阿新 6 | 0.370 | 132 | 0.454 | 100 | 0.511 | 86 |
| 93 | 粮黑 2 号 | 0.285 | 146 | 0.383 | 131 | 0.407 | 137 | 131 | 松辽 1508 | 0.476 | 78 | 0.528 | 65 | 0.549 | 60 |
| 94 | 粮香 5 号 | 0.435 | 103 | 0.450 | 104 | 0.498 | 92 | 132 | 中科 8043 | 0.494 | 67 | 0.434 | 112 | 0.469 | 106 |
| 95 | 伊粳 12 号 | 0.458 | 90 | 0.446 | 106 | 0.498 | 91 | 133 | 铁 10A7 | 0.615 | 19 | 0.649 | 18 | 0.577 | 49 |
| 96 | 阿稻 28 | 0.644 | 13 | 0.697 | 9 | 0.676 | 15 | 134 | 辽粳 1201 | 0.709 | 3 | 0.757 | 1 | 0.733 | 5 |
| 97 | 粮粳 15 | 0.536 | 48 | 0.548 | 55 | 0.531 | 68 | 135 | 珍珠稻 | 0.690 | 6 | 0.616 | 29 | 0.666 | 17 |
| 98 | 苏选 2 | 0.607 | 23 | 0.625 | 26 | 0.689 | 10 | 136 | 平粳 8 号 | 0.641 | 14 | 0.726 | 4 | 0.738 | 3 |
| 99 | 丰稻 508 | 0.630 | 16 | 0.733 | 2 | 0.720 | 9 | 137 | 松粳 3 号 | 0.704 | 4 | 0.592 | 40 | 0.629 | 27 |
| 100 | 367-4 | 0.472 | 81 | 0.397 | 126 | 0.468 | 107 | 138 | 松峰 899 | 0.710 | 2 | 0.729 | 3 | 0.645 | 22 |
| 101 | 159-1 | 0.400 | 123 | 0.436 | 111 | 0.429 | 127 | 139 | 绿达 9320 | 0.393 | 126 | 0.375 | 136 | 0.474 | 103 |
| 102 | H80-135 | 0.376 | 131 | 0.461 | 94 | 0.424 | 130 | 140 | 中亚粳稻 | 0.578 | 32 | 0.574 | 50 | 0.586 | 43 |
| 103 | TOPOLea58-76 | 0.298 | 144 | 0.339 | 141 | 0.382 | 146 | 141 | 延粳 28 | 0.441 | 99 | 0.453 | 101 | 0.498 | 90 |
| 104 | 安粳 698 | 0.557 | 37 | 0.633 | 24 | 0.606 | 34 | 142 | 庆林 518 | 0.510 | 62 | 0.591 | 41 | 0.585 | 44 |
| 105 | 六粳 2 号 | 0.408 | 120 | 0.524 | 67 | 0.496 | 94 | 143 | 通禾 899 | 0.667 | 9 | 0.652 | 16 | 0.553 | 59 |
| 106 | 毕粳 38 号 | 0.378 | 130 | 0.422 | 118 | 0.438 | 126 | 144 | 法国稻 | 0.382 | 128 | 0.514 | 72 | 0.460 | 111 |
| 107 | 毕粳 41 号 | 0.506 | 63 | 0.598 | 37 | 0.602 | 36 | 145 | 日本晴 | 0.408 | 119 | 0.439 | 108 | 0.417 | 133 |
| 108 | 毕粳 45 号 | 0.468 | 85 | 0.580 | 44 | 0.575 | 50 | 146 | 千重浪 | 0.580 | 29 | 0.668 | 14 | 0.722 | 8 |
| 109 | 花东稻 | 0.417 | 115 | 0.479 | 87 | 0.562 | 56 | 147 | Galhardo | 0.421 | 111 | 0.609 | 31 | 0.596 | 39 |
| 110 | 仁月稻 | 0.442 | 98 | 0.452 | 102 | 0.494 | 95 | 148 | Banat725 | 0.539 | 45 | 0.537 | 62 | 0.402 | 141 |
| 111 | 奥羽 394 | 0.516 | 58 | 0.668 | 13 | 0.681 | 13 | 149 | 东北小粒种 | 0.542 | 43 | 0.550 | 54 | 0.481 | 100 |
| 112 | 里歌 | 0.424 | 110 | 0.530 | 63 | 0.581 | 46 | 150 | Banat2951 | 0.527 | 55 | 0.679 | 11 | 0.678 | 14 |
| 113 | 舞姬 | 0.431 | 104 | 0.526 | 66 | 0.564 | 55 | 151 | Cigalon | 0.417 | 116 | 0.529 | 64 | 0.501 | 87 |
| 114 | 晋 09121 | 0.543 | 42 | 0.619 | 28 | 0.546 | 61 | 152 | Agostono | 0.445 | 95 | 0.482 | 83 | 0.444 | 123 |
| 115 | 垦选 902 | 0.366 | 134 | 0.418 | 119 | 0.453 | 118 | 153 | 嘉南 8 号 | 0.446 | 94 | 0.485 | 82 | 0.457 | 113 |
| 116 | 黄叶彩稻 | 0.484 | 74 | 0.514 | 71 | 0.598 | 37 | 154 | 加合 1 号 | 0.514 | 60 | 0.599 | 36 | 0.674 | 16 |
| 117 | 田丰 807 | 0.645 | 12 | 0.711 | 7 | 0.648 | 21 | 155 | 漾濞光壳陆稻 | 0.328 | 142 | 0.383 | 130 | 0.454 | 116 |
| 118 | 吉玉粳 | 0.713 | 1 | 0.648 | 19 | 0.651 | 20 | 156 | Bertone | 0.504 | 65 | 0.518 | 68 | 0.664 | 18 |
| 119 | 雄基 3 号 | 0.417 | 114 | 0.485 | 81 | 0.450 | 119 | 157 | 惶罗 | 0.237 | 158 | 0.258 | 150 | 0.341 | 150 |
| 120 | 镜城 8 号 | 0.355 | 137 | 0.273 | 149 | 0.373 | 148 | 158 | Gostima | 0.395 | 125 | 0.257 | 151 | 0.379 | 147 |
| 121 | 胡依姬 | 0.479 | 76 | 0.541 | 59 | 0.512 | 85 | 159 | 越光 | 0.487 | 73 | 0.392 | 128 | 0.498 | 89 |
| 122 | 新稻 32 | 0.506 | 64 | 0.478 | 89 | 0.441 | 124 | 160 | 京香 2 号 | 0.356 | 136 | 0.310 | 146 | 0.470 | 105 |
| 123 | 出羽餐 | 0.424 | 109 | 0.400 | 124 | 0.402 | 142 | 161 | 幸实 | 0.412 | 117 | 0.379 | 135 | 0.454 | 117 |
| 124 | 美山锦 | 0.640 | 15 | 0.712 | 6 | 0.645 | 23 | 162 | 咸南 22 号 | 0.402 | 122 | 0.417 | 120 | 0.479 | 102 |
| 125 | 伊粳 13 号 | 0.573 | 33 | 0.608 | 32 | 0.577 | 48 | 163 | Hrborio Cyauco | 0.208 | 163 | 0.206 | 156 | 0.315 | 153 |
| 126 | 上南早稻 | 0.530 | 53 | 0.547 | 57 | 0.513 | 84 | 164 | 山福利亚 | 0.474 | 80 | 0.578 | 46 | 0.591 | 41 |

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R²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R²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R²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。

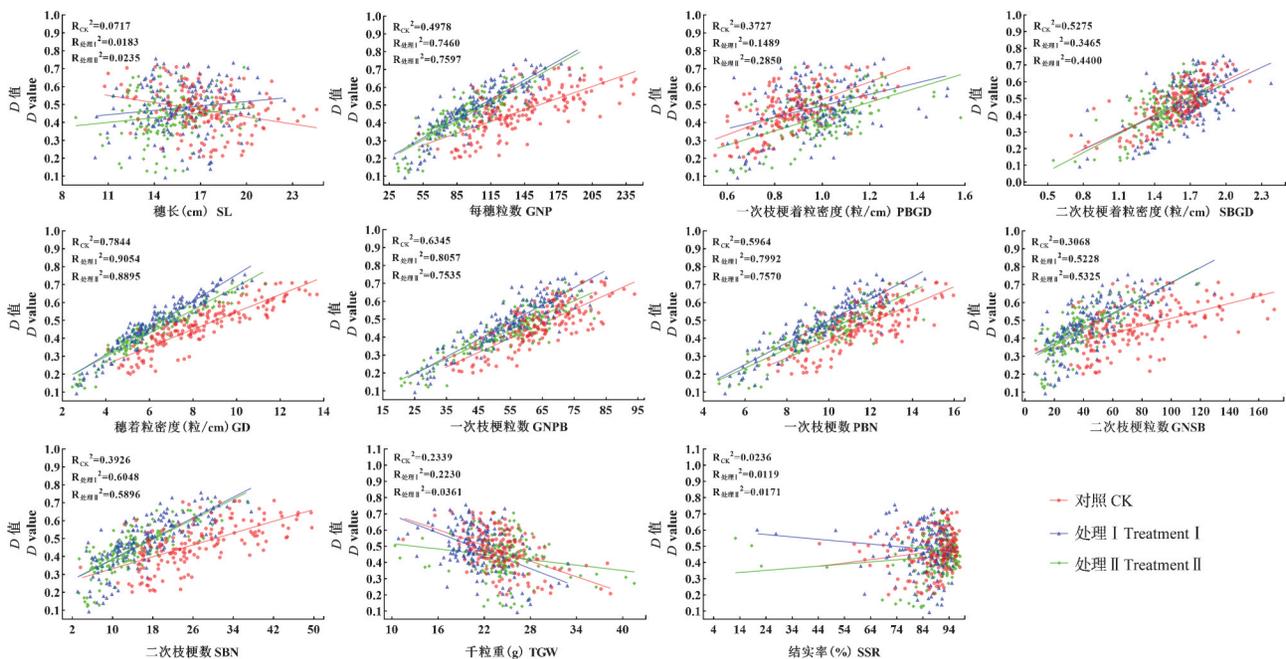


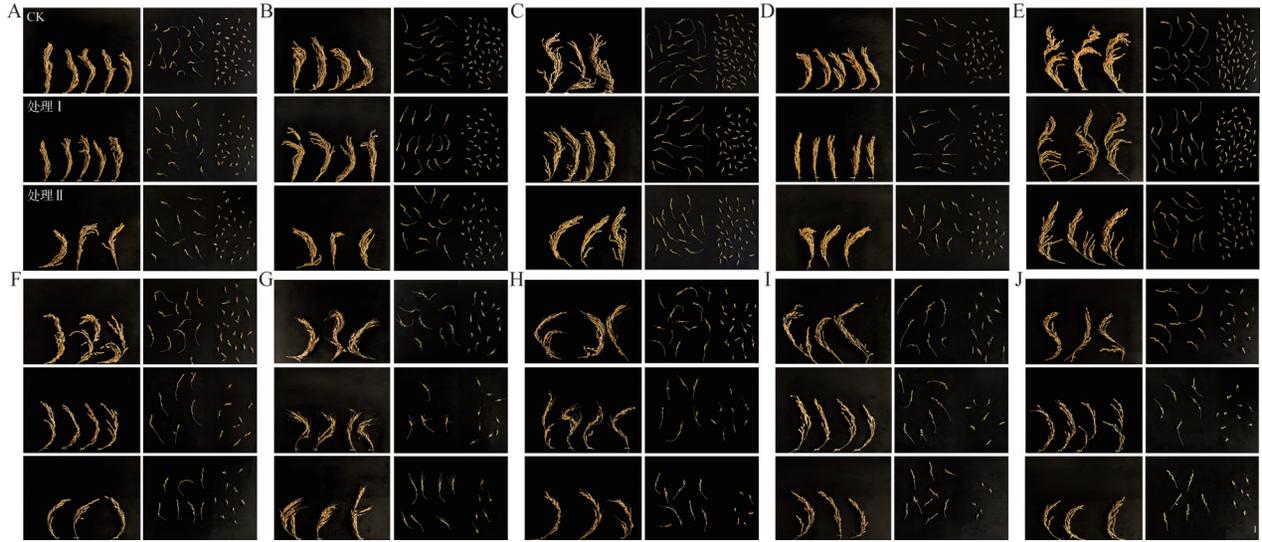
图4 不同盐碱条件下11个穗部性状与综合性评价D值的线性回归分析

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

2.6 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×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,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,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(图6)。



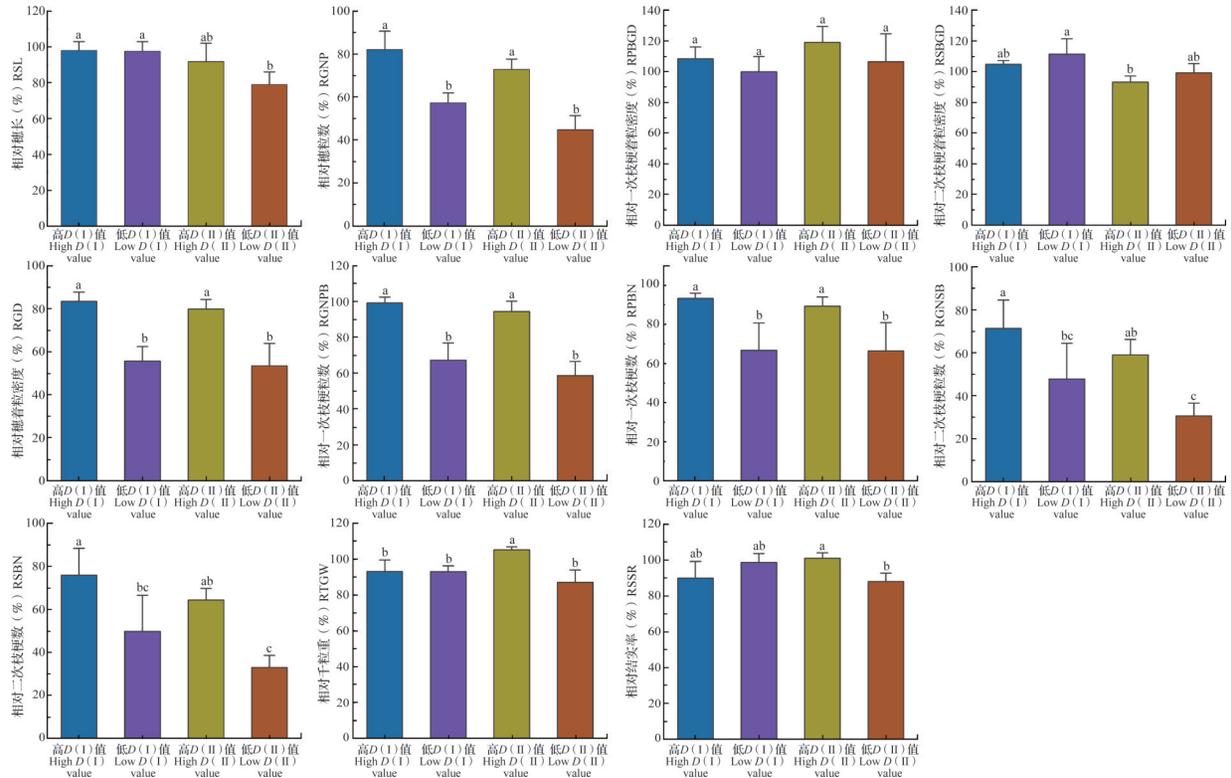
A: 辽梗 1201; B: 平梗 8 号; C: 丰稻 508; D: 松 820; E: 宁恢 1 号; F: 杨和白皮稻; G: 有芒小琥板稻; H: 有芒大琥板稻; I: 小琥板稻; J: 大琥板稻。

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; 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; RPNB: Relative primary branch number; RGSNB: Relative grain number of secondary branch; RSBN: 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 粳稻种质穗部性状与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(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、二次枝梗数和结实率)对 D 值的直接通径系数均为正值,而穗长和千粒重对 D 值的直接通径系数为负值。其中在 CK 中一次枝梗粒数对 D 值的直接通径系数最大,为 0.229,而在盐碱处理下每穗粒数对 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 条件下每穗粒数通过穗着粒密度对 D 值的间接影响最大,间接通径系数为 0.185;一次枝梗数通过一次枝梗粒数对 D 值的间接影响最大,间接通径系数为 0.210;二次枝梗粒

数主要通过每穗粒数和穗着粒密度间接影响 D 值;二次枝梗数主要通过每穗粒数和穗着粒密度间接影响 D 值。在两种盐碱处理条件下,每穗粒数主要通过穗着粒密度和二次枝梗粒数间接影响 D 值,其中在处理 I 中每穗粒数通过二次枝梗粒数对 D 值的间接影响最大,间接通径系数为 0.197;穗着粒密度、一次枝梗粒数、一次枝梗数、二次枝梗粒数、二次枝梗数均主要通过每穗粒数间接影响 D 值,间接通径系数均 ≥ 0.237 。在处理 I 条件下,一次枝梗粒数、一次枝梗数、二次枝梗粒数通过穗着粒密度对 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,每穗粒数通过一次枝梗粒数对 D 值的间接影响也很大,间接通径系数为 0.208;穗着粒密度、一次枝梗数通过一次枝梗粒数对 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 梗数 PBN | 二次枝 梗粒数 GNSB | 二次枝 梗数 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 |

表5 (续)

| 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 | 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 | | 结实率 |
| | | | SL | GNP | PBGD | SBGD | GD | GNPB | PBN | GNSB | SBN | TGW | | SSR |
| 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 |

-为直接通径系数

- is DPC; CC: Correlation coefficient; DPC: Direct path coefficient; IPC: Indirect path coefficient (Direct path coefficient×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,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,利用主成分分析第1主成分(PC1)各穗部性状的载荷系数,以及线性回归分析各穗部性状与D值的R²值的比较,最终筛选出每穗粒数、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,与左静红等^[24]、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,一般表现为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)。众多研究结果表明,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等^[26]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,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,一次枝梗着粒密度显著提高,一次枝梗粒数显著下降的变化趋势,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。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Pokkali、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 涅罗等耐盐碱种质^[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 (BSA, bulked segregant analysis) 结合混池转录组测序 (BSR-Seq, bulked segregant RNA-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
- [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
- [16] 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
- [17] 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
- [18] Fang S M, Hou X, Liang X L. Response mechanisms of plants under saline-alkali stress. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 667458
- [19] 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