

## 不同碱敏感水稻品种根系对碱胁迫的生理响应策略

路旭平, 李芳兰, 马晓娟, 景盼盼, 罗成科, 田蕾, 李培富

引用本文:

路旭平, 李芳兰, 马晓娟, 等. 不同碱敏感水稻品种根系对碱胁迫的生理响应策略[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2021, 29(7): 1171–1184.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200979>

(向下翻页, 阅读全文)

---

### 您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

#### 柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗生长及生理特性的影响

Effect of citric acid seed priming on the growth and physiological characteristics of tomato seedlings under low phosphorus stress

*中国生态农业学报(中英文)*. 2021, 29(7): 1159–1170 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200953>

#### 基于FvCB模型的盐胁迫下紫花苜蓿幼苗光合特性的研究

Photosynthetic characteristics of alfalfa seedlings under salt stress based on FvCB model

*中国生态农业学报(中英文)*. 2021, 29(3): 540–548 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200501>

#### 施磷对苜蓿光合产物在根茎叶的分配及抗蓟马的影响

Effect of phosphorus application on carbohydrate distribution in roots, stems and leaves of alfalfa and resistance to thrips (Thysanoptera: Thripidae)

*中国生态农业学报(中英文)*. 2020, 28(7): 969–978 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190812>

#### 盐碱复合胁迫对水稻种子发芽的影响

Effects of mixed saline-alkali stress on germination of rice

*中国生态农业学报(中英文)*. 2020, 28(4): 566–574 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190750>

#### 2,4-表油菜素内酯对NaCl胁迫下紫花苜蓿幼苗根系生长抑制及氧化损伤的缓解效应

2,4-epibrassinolide protection against root growth inhibition and oxidative damage of *Medicago sativa* L. seedling under NaCl stress

*中国生态农业学报*. 2015(8): 1010–1019 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.150411>

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.200979

路旭平, 李芳兰, 马晓娟, 景盼盼, 罗成科, 田蕾, 李培富. 不同碱敏感水稻品种根系对碱胁迫的生理响应策略[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2021, 29(7): 1171-1184

LU X P, LI F L, MA X J, JING P P, LUO C K, TIAN L, LI P F. Physiological response strategies of roots of different alkali-tolerant rice varieties to alkali stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2021, 29(7): 1171-1184

## 不同碱敏感水稻品种根系对碱胁迫 的生理响应策略\*

路旭平, 李芳兰, 马晓娟, 景盼盼, 罗成科\*\*, 田蕾, 李培富

(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)

**摘要:** 为明确碱敏感和耐碱水稻品种幼苗根系响应碱胁迫的生理差异和应对策略, 本试验以碱敏感水稻品种‘中花 11’和耐碱品种‘宁粳 52’为材料, 将两种碱性盐( $\text{NaHCO}_3$  和  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ )按照不同摩尔比混合, 设 3 个碱浓度水平( $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  和  $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )和 3 个 pH 水平(8.65、9.55 和 10.50), 模拟出 9 种碱胁迫环境, 研究碱胁迫对供试水稻幼苗根系生长和相关抗逆生理指标的影响; 并用逐步回归分析建立最优回归方程, 进而筛选出不同胁迫程度下不同水稻品种响应碱胁迫的关键指标。结果表明: 1) 碱胁迫条件下‘中花 11’的根系生长特征(根系总长度、根系总表面积、根系平均直径、根体积)和根系活力降幅大于‘宁粳 52’, 根系脂氧合酶(LOX)活性、丙二醛(MDA)含量、活性氧( $\text{O}_2^-$ 、 $\text{H}_2\text{O}_2$ )含量均显著高于‘宁粳 52’, 而根系渗透调节物质[可溶性糖(SS)、可溶性蛋白(SP)和游离脯氨酸(Pro)]含量、抗氧化酶[超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)]活性、还原型抗坏血酸(ASA)和还原型谷胱甘肽(GSH)含量增幅均低于‘宁粳 52’。2) 在‘中花 11’中, 20C(碱浓度为  $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ , pH 10.50)处理下根系平均直径、根系活力低于 30A(碱浓度为  $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ , pH 8.65)处理, MDA 含量、LOX 活性、 $\text{O}_2^-$  产生速率、 $\text{H}_2\text{O}_2$  含量显著高于 30A 处理, 即高 pH 低碱浓度对水稻的伤害大于低 pH 高碱浓度引起的伤害。3) 冗余(RDA)分析表明  $\text{Na}^+$  和 pH 的增加与供试水稻各生长指标的升高呈负相关, 与抗逆生理指标的升高呈正相关。4) 逐步回归分析表明, ASA、SS 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量是‘中花 11’响应碱胁迫较为敏感的指标; 根系平均直径、根系总表面积、根系活力、Pro、SS、SOD、POD 和 GSH 是‘宁粳 52’响应碱胁迫较为敏感的指标。综上, 碱浓度和 pH 胁迫均影响了供试水稻根系生长特征和生理特性, 在碱化土壤中栽培水稻需要同时考虑碱分组成和 pH 的影响, 不同水稻品种在抵御碱胁迫时会启动不同的防御策略。

**关键词:** 水稻; 碱胁迫; pH; 根系; 生长; 生理; 响应策略

中图分类号: S511; S332

开放科学码(资源服务)标识码(OSID):



## Physiological response strategies of roots of different alkali-tolerant rice varieties to alkali stress\*

LU Xuping, LI Fanglan, MA Xiaojuan, JING Panpan, LUO Chengke\*\*, TIAN Lei, LI Peifu

(Agricultural College of Ningxia University / Key Laboratory of Modern Molecular Breeding of Dominant Characteristic Crops in Ningxia, Yinchuan 750021, China)

\* 国家自然科学基金项目(32060425, 31560297)和宁夏自然科学基金项目(2020AAC03095)资助

\*\* 通信作者: 罗成科, 主要从事植物抗逆分子生物学研究。E-mail: chkluo2002@163.com

路旭平, 主要从事水稻抗逆分子生物学研究。E-mail: 577861974@qq.com

收稿日期: 2020-12-10 接受日期: 2021-03-11

\* This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (32060425, 31560297) and the Natural Science Foundation of Ningxia (2020AAC03095).

\*\* Corresponding author, E-mail: chkluo2002@163.com

Received Dec. 10, 2020; accepted Mar. 11, 2021

**Abstract:** This study aimed to investigate the physiological differences and coping strategies of the roots of rice varieties with different tolerances to alkali stress. In this experiment, alkali-sensitive rice variety ‘Zhonghua 11’ and alkali-tolerant rice variety ‘Ninggeng 52’ were subjected to nine alkali stress using two types of alkaline salts (sodium bicarbonate and sodium carbonate) in three alkali concentration levels (10 mmol·L<sup>-1</sup>, 20 mmol·L<sup>-1</sup>, and 30 mmol·L<sup>-1</sup>) and three pH levels (8.65, 9.55, and 10.50). The effects of alkali stress on the root growth and stress resistance of rice seedlings were examined. Through stepwise regression analysis, the optimal regression equation was established, and the key indices of the response of different rice varieties to alkali stress were screened. The results showed that: 1) the decline of root growth characteristics (total root length, total root surface area, average root diameter, and root volume) and root activity of ‘Zhonghua 11’ were greater than those of ‘Ninggeng 52’ ( $P < 0.05$ ). The lysyl oxidase (LOX), malondialdehyde (MDA), superoxide anion (O<sub>2</sub><sup>-</sup>) producing rate, and hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) content in the roots of ‘Zhonghua 11’ were significantly higher than those of ‘Ninggeng 52’ ( $P < 0.05$ ). The content of osmotic adjustment substances [soluble sugar (SS), soluble protein (SP), free proline (Pro)], the activities of antioxidant enzymes [superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT)], reduced ascorbic acid (ASA), and reduced glutathione (GSH) in the roots of ‘Zhonghua 11’ were lower than those of ‘Ninggeng 52’. 2) In ‘Zhonghua 11’, the average root diameter and root activity of the 20C treatment (20 mmol·L<sup>-1</sup>, pH 10.50) were lower than those of the 30A treatment (30 mmol·L<sup>-1</sup>, pH 8.65). The MDA content, LOX activity, O<sub>2</sub><sup>-</sup> production rate, and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content of the 20C treatment were significantly higher than those of the 30A treatment, and the damage caused by high pH and a low alkali concentration was greater than that of low pH and a high alkali concentration. 3) Redundancy analysis showed that the increase in sodium ions (Na<sup>+</sup>) and pH was negatively correlated with the increased growth indexes and positively correlated with increases in the physiological indexes for the tested rice varieties. 4) Stepwise regression analysis showed that the ASA, SS, and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> contents were sensitive indicators of alkali stress in ‘Zhonghua 11’. The average root diameter, total root surface area, root activity, Pro content, SS content, SOD activity, POD activity, and GSH content were the sensitive indexes of alkali stress for ‘Ninggeng 52’. In summary, alkali and pH stress affected the growth and physiological characteristics of rice roots of rice. The effects of alkali composition and pH must be considered when cultivating rice in alkaline soil, as different rice varieties initiate different defense strategies against different alkali stresses.

**Keywords:** Rice; Alkali stress; pH; Root system; Growth; Physiological; Response strategy

土壤盐碱化是限制土地利用的一个全球性问题,我国盐碱地总面积达 9913 万 hm<sup>2</sup>, 约占全国土地面积的 10%<sup>[1-2]</sup>。盐碱土壤中主要致害盐分包括 NaCl、Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>、Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 和 NaHCO<sub>3</sub><sup>[3]</sup>。通常由中性盐 NaCl 和 Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 引起的胁迫称为盐胁迫,由碱性盐 Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 和 NaHCO<sub>3</sub> 引起的胁迫称为碱胁迫,而混合盐碱胁迫则是由中性盐和碱性盐同时引起的胁迫;危害程度大小依次是混合盐碱胁迫、碱胁迫、盐胁迫<sup>[4]</sup>。水稻(*Oryza sativa* L.)是重要的粮食作物之一,在我国约 1/5 的稻田受盐碱胁迫侵害,严重制约着水稻的正常生长<sup>[5]</sup>。水稻处于多种环境因子胁迫时,很难确定胁迫的关键因子,因此有必要研究水稻应答单一环境因子胁迫时的机理,有助于进一步认识水稻对逆境的响应机制。

根系作为土壤-植株-大气水循环过程中的关键一环,最先感知土壤环境的改变并遭受胁迫。碱胁迫不仅具有与盐胁迫相同的渗透胁迫和离子毒害,同时其较高 CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 和 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 造成土壤 pH 升高,使土壤中营养元素固化,严重干扰植物根系对矿质营养的吸收,导致植物体内营养失衡,新陈代谢紊乱<sup>[6-7]</sup>。离子胁迫和渗透胁迫可破坏离子稳态,减少根系对矿物质营养的

吸收,造成细胞膜系统上酶活性降低,膜结构受损,选择通透性发生改变,抑制 N、P、K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup> 和 Mg<sup>2+</sup> 等营养元素的吸收,并引起细胞内 Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>、Cl<sup>-</sup>/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>、Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup> 动态失衡,破坏原有的离子平衡<sup>[8-9]</sup>。高 pH 会严重影响植物根系细胞内的电荷平衡和 pH 内稳态,阻碍根系对水和营养物质的吸收,造成渗透胁迫,诱导根系细胞产生活性氧,破坏细胞结构完整性,最终破坏根的结构和功能,抑制根发育<sup>[10]</sup>。Niu 等<sup>[11]</sup>研究发现碱性胁迫下,野生大豆(*Glycine soja* Sieb. et Zucc)根系维管柱发生了显著变化,由四原型变为三原型,根部维管束数量减少,根系直径降低。郭瑞等<sup>[12]</sup>研究表明碱胁迫对小麦(*Triticum aestivum* L.)根系生长的影响表现为低促高抑,小麦根系在低浓度碱胁迫下仍能维持一定的生长,但在高浓度碱胁迫下根系生长受到抑制,且根系中 Na<sup>+</sup> 含量剧增,加上高 pH 危害,导致根系生长率降低。Zhang 等<sup>[13]</sup>研究结果显示盐碱胁迫显著降低了小麦生物量积累、叶绿素含量、光合能力和氮素吸收,并且发现根系比叶片更能反映小麦的抗逆性。于天一等<sup>[14]</sup>研究发现碱胁迫下,随土壤 pH 升高,花生(*Arachis hypogaea* L.)根系总根长、根体积及根表面积均有不同程度的降低,在

高 pH 碱处理下叶面积下降、各器官干物质重及根冠比显著降低。Zhang 等<sup>[15]</sup>研究表明碱胁迫显著降低了水稻幼苗的成活率和根系生长, 且过氧化氢( $H_2O_2$ )和超氧自由基( $O_2^-$ )大量积累, 导致根系细胞氧化损伤<sup>[15]</sup>; 并使得水稻老叶中  $Na^+$ 、有机酸和可溶性糖含量增加, 进而加速老叶的衰老<sup>[16]</sup>; 同时碱胁迫导致水稻根系铵转运蛋白 OsAMT2 和 OsAMT3 两个家族的基因表达量增加, 脯氨酸和  $NO_3^-$  含量降低<sup>[17]</sup>。

长期以来, 前人针对水稻响应盐胁迫的生理机制进行了广泛的研究<sup>[18-19]</sup>, 对碱胁迫的生理特性分析主要集中在地上部分<sup>[20-21]</sup>, 有关碱胁迫对不同水稻品种根系生长特征、生理特性和适应策略的研究较少, 而研究水稻根系响应碱胁迫的潜在机理能更好地揭示水稻耐碱性的本质。因此, 本研究通过比较分析不同碱胁迫条件下供试水稻品种苗期的根系生长特征、活性氧代谢、渗透调节物质积累和抗氧化防御等生理指标, 进一步明确耐碱性不同水稻品种根系在碱胁迫下的生长和生理差异, 提出水稻根系对碱胁迫的适应策略, 为阐明水稻耐碱生理机制, 利用“以稻治碱”改土增粮提供一定的理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

选用 2 个不同耐碱性的水稻品种为供试材料, 即碱敏感品种‘中花 11’(ZH11)和耐碱品种‘宁粳 52’(NG52), 供试水稻种子由宁夏大学农学院作物遗传育种实验室提供。

### 1.2 试验设计

选取大小一致、籽粒饱满的水稻种子, 蒸馏水浸泡 1 h, 75%的乙醇浸泡 15 s, 15%的  $NaClO$  消毒 30 min, 蒸馏水冲洗 6 次后用滤纸吸干水分。将消毒后的水稻种子置于育苗盘中(长 100 cm、宽 50 cm、高 10 cm, 共 32 孔, 每孔规格: 直径 10 cm、高 10 cm), 待幼苗生长 4 d 后转移到剪去管底的 96 孔 PCR 板上, 每板 48 株, 将各材料置于长×宽×高为 21 cm×15 cm×5.2 cm 水培盒并放置于人工气候箱(HP1000GS)中培养, 培养条件为 16 h/8 h(光照/黑暗), 温度 28 /20 (白天/夜间)。水稻移栽 2 d 后加入 1/2 国际水稻研究所(IRRI)标准营养液, 5 d 后加入全营养液, 营养液组成采用 IRRI 配方。幼苗生长 28 d 后进行碱胁迫处理。

根据碱化土壤中碱性成分的组成特点, 试验设 3 个浓度梯度(10  $mmol\cdot L^{-1}$ 、20  $mmol\cdot L^{-1}$ 、30  $mmol\cdot L^{-1}$ ); 每个浓度梯度下, 将两种碱按照  $NaHCO_3$   $Na_2CO_3$  分别为 9 1、1 1、1 9 的摩尔

比混合, 依次记为 A、B、C 处理; 共模拟出 9 种碱胁迫环境(表 1)。在每组碱浓度梯度下, 随着  $NaHCO_3$  比例的降低和  $Na_2CO_3$  比例的增大, 溶液的 pH 随之增大, 分别为 pH 8.65、pH 9.55 和 pH 10.50。为了便于描述和分析, 本试验用 pH 的变化代替混合碱比例的变化。处理液为 700 mL 含  $NaHCO_3$  和  $Na_2CO_3$  的营养液, 以单纯营养液(总碱浓度 0  $mmol\cdot L^{-1}$ )的处理为对照(CK), 每个处理 3 次重复, 每个重复 48 株。连续胁迫处理 3 d 后采集根系测定各项指标。

表 1 各处理碱组成和 pH  
Table 1 Alkali composition and pH of each treatment

处理 Treatment	总碱浓度 Total alkali concentration ( $mmol\cdot L^{-1}$ )	pH	碱浓度 Alkali concentration ( $mmol\cdot L^{-1}$ )	
			$NaHCO_3$	$Na_2CO_3$
CK	0	5.50±0.05	0	0
10A	10	8.65±0.05	9	1
10B	10	9.55±0.05	5	5
10C	10	10.50±0.05	1	9
20A	20	8.65±0.05	18	2
20B	20	9.55±0.05	10	10
20C	20	10.50±0.05	2	18
30A	30	8.65±0.05	27	3
30B	30	9.55±0.05	15	15
30C	30	10.50±0.05	3	27

### 1.3 指标及测定方法

#### 1.3.1 根系生长特征的测定

采用随机抽样的方法, 选取各处理每个重复中水稻 10 株, 用蒸馏水将根系冲洗干净, 置于含有 5~10 mm 深蒸馏水的透明托盘内, 采用台式扫描仪(EPSON Experssion 11000XL)对根系进行扫描, 分辨率为 800 dpi。采用 WinRHIZO 根系分析系统对根系图像进行分析。测定后的根系用于后续指标的测定。

#### 1.3.2 根系活力和渗透调节物质的测定

根系活力采用氯化三苯基四氮唑(TTC)法测定<sup>[22]</sup>, 以 TTC 还原量 [ $\mu g\cdot g^{-1}\cdot h^{-1}$ (FW)] 表示根系活力; 游离脯氨酸(Pro)含量采用酸性茚三酮比色法测定<sup>[22]</sup>; 采用苯酚法测定可溶性糖含量(SS)<sup>[22]</sup>; 可溶性蛋白含量(SP)采用考马斯亮蓝 G-250 染色法<sup>[22]</sup>。

#### 1.3.3 脂质过氧化检测和活性氧含量的测定

通过丙二醛(MDA)含量和脂氧合酶(LOX)活性反映细胞膜脂质过氧化程度。MDA 含量采用硫代巴比妥酸法测定<sup>[15]</sup>; LOX 活性的测定参考 Huang 等<sup>[23]</sup>的方法, 超氧阴离子( $O_2^-$ )产生速率采用对氨基苯磺酸法测定<sup>[15]</sup>,  $H_2O_2$  含量采用碘化钾法测定<sup>[15]</sup>。

### 1.3.4 抗氧化酶活性的测定

粗酶液的制备参考 Niu 等<sup>[24]</sup>的方法。超氧化物歧化酶(SOD)采用氮蓝四唑显色法测定<sup>[24]</sup>, 过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外比色法测定<sup>[24]</sup>, 过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定<sup>[25]</sup>。

### 1.3.5 非酶类抗氧化剂含量的测定

还原型抗坏血酸(ASA)和还原型谷胱甘肽(GSH)测定参照 Wang 等<sup>[25]</sup>的方法。

## 1.4 数据统计分析

用 Microsoft Excel 2010 软件整理数据, SPSS 24.0 软件对同一材料不同处理进行单因素方差(ANOVA)统计分析, 对同一处理不同材料进行 *t* 检验, 因为在  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  单独处理液中水稻仅存活 1 d, 所以未进行  $\text{NaHCO}_3$  和  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  单因素效应和二因素交互效应分析。差异显著性定义为  $P < 0.05$ , 用平均值  $\pm$  标准误表示 3 次重复测定结果, 采用 GraphPad Prism 8 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 碱胁迫对水稻根系生长的影响

随着胁迫程度的增加, 两种水稻的根系总长度呈下降趋势(图 1A); ZH11 和 NG52 的根系总长度在

10B 处理下开始显著降低, 至 30C 处理下降到最低值, 分别比 CK 下降 47.73%和 45.07% ( $P < 0.05$ )。在同一碱浓度处理下从 A 到 C, ZH11 和 NG52 的根系总长度逐渐降低, 10C 处理较 10A 处理分别降低 16.07%和 11.86% ( $P < 0.05$ ), 20C 处理较 20A 处理分别降低 27.53%和 13.48% ( $P < 0.05$ ), 30C 处理较 30A 处理分别降低 11.31%和 21.85% ( $P < 0.05$ )。另外, 各处理均表现为 ZH11 的根系总长度显著大于 NG52 ( $P < 0.05$ ), 但是 ZH11 根系总长度的降幅(11.49%~47.73%)大于 NG52 的降幅(4.74%~45.07%)。

ZH11 和 NG52 的根系总表面积随着碱胁迫程度的增加而呈降低趋势(图 1B), ZH11 的根系总表面积在 10A 处理时开始显著降低, 在 30C 处理时降到最低值, 降幅为 55.58%; 而 NG52 的根系总表面积在 20A 处理时开始显著降低, 在 30C 处理时降到最低值, 降幅为 38.49%。在相同碱浓度处理下从 A 到 C, ZH11 和 NG52 根系总表面积仅在碱浓度为  $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时显著降低( $P < 0.05$ ), 30C 处理较 30A 处理分别降低 16.74%和 18.29%。ZH11 的根系总表面积在各处理下均显著高于 NG52 ( $P < 0.05$ ), ZH11 根系总表面积的降幅(27.42%~55.58%)大于 NG52 的降幅(4.33%~38.49%)。

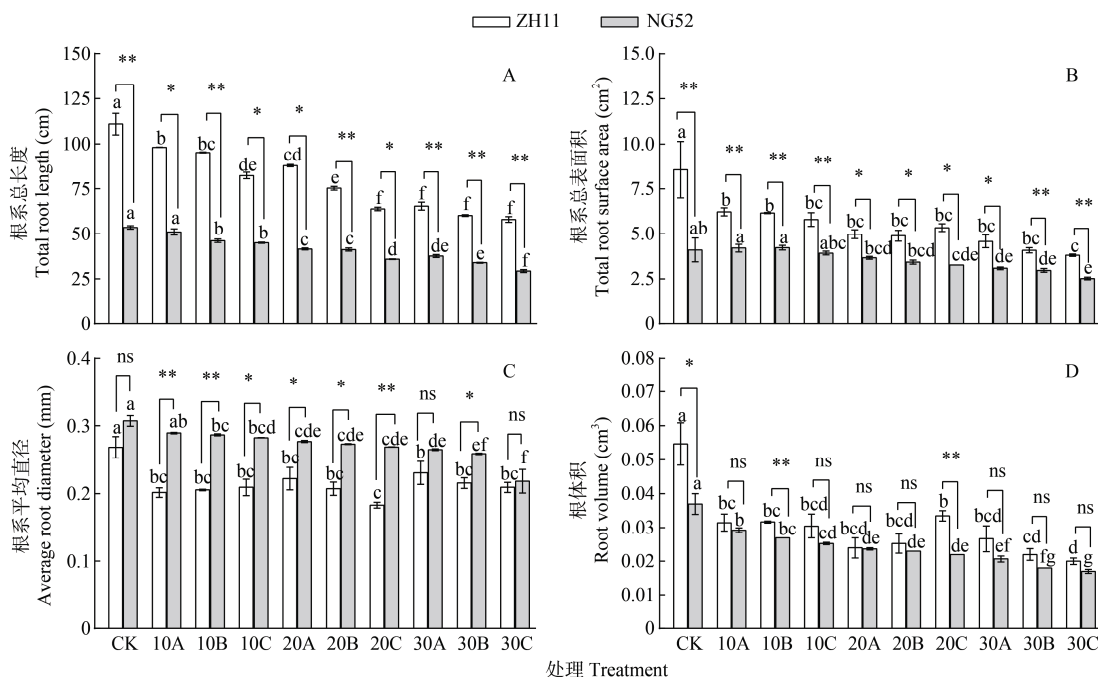


图 1 碱胁迫对水稻根系生长特征的影响

Fig. 1 Effects of alkali stress on root growth characteristics of rice

ZH11 和 NG52 分别表示水稻品种‘中花 11’和‘宁梗 52’。CK: 不加碱对照; 10、20 和 30 分别表示碱浓度  $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  和  $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ; A、B 和 C 分别表示 pH 为 8.65、9.55 和 10.50。不同小写字母表示同一品种在不同处理下差异显著( $P < 0.05$ ); \*、\*\*和 ns 分别表示相同胁迫处理不同品种在  $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$  水平差异显著和差异不显著。ZH11 and NG52 respectively indicate rice varieties ‘Zhonghua11’ and ‘Ningge52’. CK: no-alkali (control); 10, 20 and 30 respectively indicate alkali concentrations of  $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  and  $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ; A, B and C respectively indicate pH levels of 8.65, 9.55 and 10.50. Different lowercase letters indicate significant difference of the same rice variety among different treatments at  $P < 0.05$  level; \* and \*\* indicate significant difference at  $P < 0.05$  and  $P < 0.01$  levels, and “ns” indicate no significant difference, between two rice varieties under the same treatment, respectively.

在各胁迫处理下, ZH11 的根系平均直径较 CK 均显著降低(图 1C), 在 20C 处理时降至最低值, 比 CK 下降 31.77%; 而 NG52 的根系平均直径在 10B 处理下开始显著降低, 在 30C 处理时降至最低值, 较 CK 下降 28.95%。在同一碱浓度处理下从 A 到 C, NG52 根系平均直径仅在碱浓度为 30 mmol·L<sup>-1</sup> 时显著降低 ( $P < 0.05$ ), 30C 处理较 30A 处理降低 17.60%。ZH11 和 NG52 根系平均直径在 CK、30A 和 30C 处理下差异不显著, 其他处理下 NG52 根系平均直径显著高于 ZH11 ( $P < 0.05$ )。整体而言, ZH11 根系平均直径的降幅(14.07%~31.77%)大于 NG52 的降幅(5.79%~28.95%)。

随着胁迫程度的增加, ZH11 和 NG52 的根体积较 CK 均显著降低(图 1D), 且在 30C 处理时降至最低, 降幅分别为 63.41%和 54.05%。在同一碱浓度处理下从 A 到 C, NG52 的根体积在碱浓度为 10 mmol·L<sup>-1</sup>、30 mmol·L<sup>-1</sup> 时显著降低 ( $P < 0.05$ ), 10C 较 10A 降幅为 13.64%, 30C 较 30A 降幅为 17.74%; 而 ZH11 在碱浓度为 10 mmol·L<sup>-1</sup>、30 mmol·L<sup>-1</sup> 时从

A 到 C 呈现下降趋势 ( $P > 0.05$ ), 但在碱浓度为 20 mmol·L<sup>-1</sup> 时呈现升高趋势 ( $P > 0.05$ )。ZH11 的根体积在 CK、10B 和 20C 处理下显著高于 NG52 ( $P < 0.05$ ), 在其他处理下两个品种间差异不显著, 但 ZH11 根体积的降幅(38.92%~63.41%)大于 NG52 的降幅(20.72%~54.05%)。

### 2.2 碱胁迫对水稻根系活力和渗透调节物质的影响

ZH11 和 NG52 的根系活力在 10A 处理时分别较 CK 增加 4.14%和 9.19% ( $P < 0.05$ ) (图 2A); 其他处理下较 CK 均有不同程度的降低, 其中在 30C 处理时降至最低点, 与 CK 相比降幅分别为 40.89%和 21.89% ( $P < 0.05$ )。在同一碱浓度处理下从 A 到 C, ZH11 和 NG52 的根系活力呈显著降低的趋势; 10C 较 10A 处理分别降低 8.18%和 10.02% ( $P < 0.05$ ), 20C 较 20A 处理分别降低 28.04%和 12.27% ( $P < 0.05$ ), 30C 较 30A 处理分别降低 31.37%和 10.98% ( $P < 0.05$ )。另外, 各处理均表现为 NG52 的根系活力显著大于 ZH11 ( $P < 0.05$ ), 并且 ZH11 根系活力的降幅(0.73%~40.89%)大于 NG52 的降幅(1.75%~21.89%)。

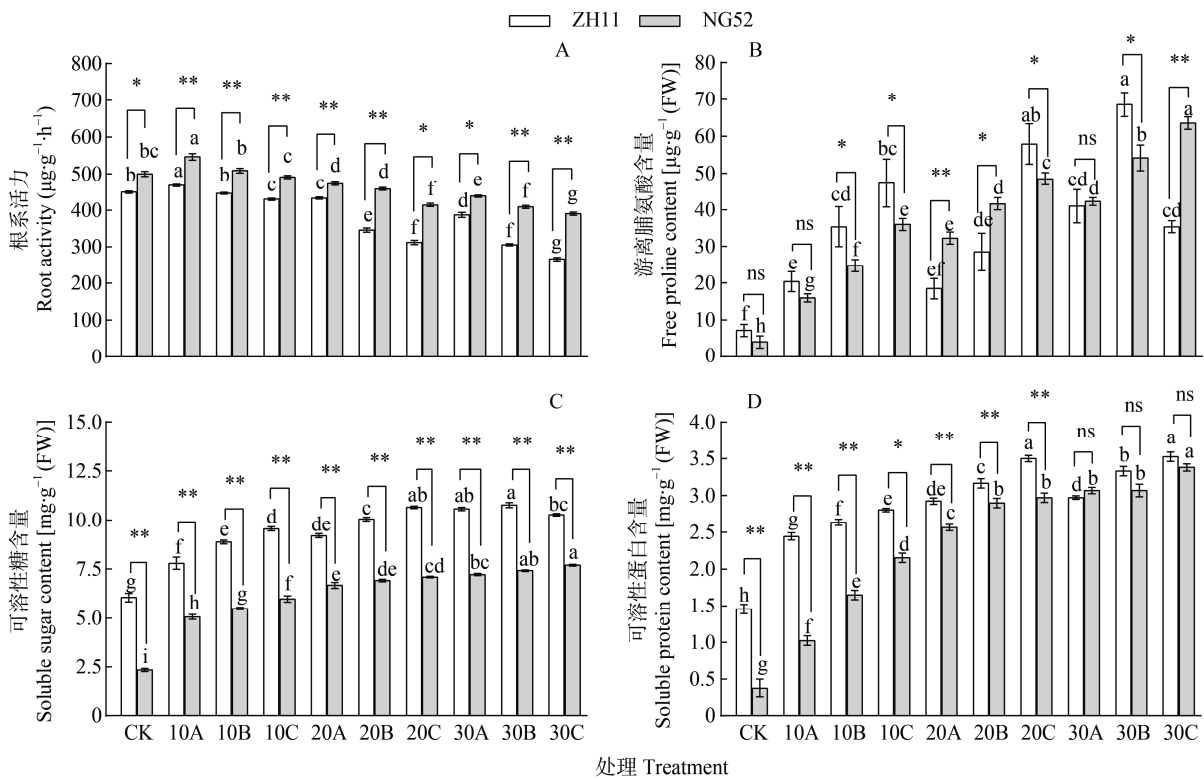


图 2 碱胁迫对水稻根系活力和渗透调节物质的影响

Fig. 2 Effects of alkali stress on root activity and osmotic adjustment substances of rice

ZH11 和 NG52 分别表示水稻品种‘中花 11’和‘宁粳 52’。CK: 不加碱对照; 10、20 和 30 分别表示碱浓度 10 mmol·L<sup>-1</sup>、20 mmol·L<sup>-1</sup> 和 30 mmol·L<sup>-1</sup>; A、B 和 C 分别表示 pH 为 8.65、9.55 和 10.50。不同小写字母表示同一品种在不同处理下差异显著 ( $P < 0.05$ ); \*、\*\*和 ns 分别表示相同胁迫处理不同品种在  $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$  水平差异显著和差异不显著。ZH11 和 NG52 respectively indicate rice varieties ‘Zhonghua11’ and ‘Ninggen52’. CK: no-alkali (control); 10, 20 and 30 respectively indicate alkali concentrations of 10 mmol·L<sup>-1</sup>, 20 mmol·L<sup>-1</sup> and 30 mmol·L<sup>-1</sup>; A, B and C respectively indicate pH levels of 8.65, 9.55 and 10.50. Different lowercase letters indicate significant difference of the same rice variety among different treatments at  $P < 0.05$  level; \* and \*\* indicate significant difference at  $P < 0.05$  and  $P < 0.01$  levels, and “ns” indicate no significant difference, between two rice varieties under the same treatment, respectively.

随着胁迫程度的增加, ZH11 和 NG52 的根系游离脯氨酸(Pro)含量较 CK 均不同程度地显著增加(图 2B), ZH11 根系 Pro 含量在 30B 处理时增幅最大, 较 CK 增加 852.17% ( $P<0.05$ ); NG52 在 30C 处理时增幅最大, 较 CK 增加 1461.54% ( $P<0.05$ )。在碱浓度为  $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $20\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时, ZH11 和 NG52 的根系 Pro 含量从 A 到 C 显著升高, 其中, 10C 较 10A 处理分别升高 132.31% 和 125.49% ( $P<0.05$ ), 20C 较 20A 处理分别升高 213.56% 和 50.49% ( $P<0.05$ ); 碱浓度  $30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时, ZH11 的根系 Pro 含量从 A 到 C 呈现先增加后降低的趋势, 最高点出现在 30B 处理, 较 30A 处理增加 67.18% ( $P<0.05$ ), 而 NG52 的根系 Pro 含量呈现增加的趋势, 且最大值出现在 30C, 增幅为 50.37% ( $P<0.05$ )。ZH11 和 NG52 根系 Pro 含量在 CK、10A 和 30A 处理时差异不显著, 但 20A、20B、30C 处理下 NG52 根系 Pro 含量显著高于 ZH11 ( $P<0.05$ ), 且 NG52 根系 Pro 含量的增幅(292.31%~1461.54%)大于 ZH11 的增幅(156.52%~852.17%)。

ZH11 和 NG52 的根系可溶性糖(SS)含量随胁迫程度的增加呈现上升的趋势(图 2C), ZH11 在 30B 处理升高至最大, 较 CK 增加 77.77% ( $P<0.05$ ); NG52 在 30C 处理时达最大值, 较 CK 增加 228.01% ( $P<0.05$ )。在碱浓度为  $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $20\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时, 从 A 到 C, ZH11 和 NG52 的根系 SS 含量呈现增加趋势; 10C 较 10A 处理分别升高 22.38% 和 18.29% ( $P<0.05$ ), 20C 较 20A 处理分别升高 15.76% 和 6.34% ( $P<0.05$ )。碱浓度  $30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时, ZH11 的根系 SS 含量从 A 到 C 呈现先增加后降低的趋势, 最高点出现在 30B 处理, 并显著高于处理 30C ( $P<0.05$ ); 而 NG52 的根系 SS 含量呈现增加的趋势, 且最大值出现在 30C, 增幅为 6.44% ( $P<0.05$ )。各处理下, ZH11 的根系 SS 含量显著大于 NG52 ( $P<0.05$ ), 但是 ZH11 根系 SS 含量的增幅(28.84%~77.77%)小于 NG52 的增幅(115.70%~228.01%)。

随着胁迫程度的增加, ZH11 和 NG52 的根系可溶性蛋白(SP)含量较 CK 均有显著增加(图 2D), ZH11 在处理 20C 和 30C 时增幅最大, 分别为 140.18% 和 141.82% ( $P<0.05$ ); 而 NG52 在 30C 处理时达最大值, 较 CK 增加 799.32% ( $P<0.05$ )。在同一碱浓度处理下从 A 到 C, ZH11 和 NG52 的根系 SP 含量呈现上升的趋势; 其中, 碱浓度  $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时, 10C 较 10A 处理分别增加 14.76% 和 110.23% ( $P<0.05$ ); 碱浓度  $20\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时, 20C 较 20A 处理分别升高 19.73% 和 15.94% ( $P<0.05$ ); 碱浓度  $30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时, 30C 较 30A 处理分别增加 18.60% 和 10.19% ( $P<0.05$ )。CK、

$10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $20\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  处理下 ZH11 的根系 SP 含量显著大于 NG52 ( $P<0.05$ ), 但  $30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  处理下 ZH11 和 NG52 的根系 SP 含量差异不显著, NG52 根系 SP 含量的增幅(172.65%~799.32%)大于 ZH11 的增幅(67.61%~141.82%)。

### 2.3 碱胁迫对水稻根系脂质过氧化和活性氧含量的影响

随着胁迫程度的增加, ZH11 根系丙二醛(MDA)含量较 CK 均显著增加(图 3A), 在处理 30B 和 30C 时增幅最大, 分别为 95.31% 和 105.26% ( $P<0.05$ ); 而 NG52 的根系 MDA 含量在 10C 处理时开始呈显著增加的趋势, 在 30C 处理时达最大值, 较 CK 增加 63.65% ( $P<0.05$ )。在相同碱浓度处理下从 A 到 C, ZH11 和 NG52 的根系 MDA 含量均呈现上升的趋势; 其中, 碱浓度  $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时, 10C 较 10A 处理分别增加 8.97% ( $P>0.05$ ) 和 13.74% ( $P<0.05$ ); 碱浓度  $20\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时, 20C 较 20A 处理分别升高 25.13% 和 14.12% ( $P<0.05$ ); 碱浓度  $30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时, 30C 较 30A 处理分别增加 20.41% 和 10.14% ( $P<0.05$ )。在 CK、20A 和 30A 处理下 ZH11 和 NG52 的根系 MDA 含量差异不显著, 但其他处理下 ZH11 显著大于 NG52 ( $P<0.05$ ), ZH11 根系 MDA 含量的增幅(49.04%~105.26%)大于 NG52 的增幅(5.46%~63.65%)。

供试水稻的根系脂氧合酶(LOX)活性随着胁迫程度的增加呈上升趋势(图 3B), 且 ZH11 和 NG52 的根系 LOX 活性在 30C 处理达最大值, 增幅分别为 578.95% 和 400.00% ( $P<0.05$ )。在同一碱浓度处理下从 A 到 C, ZH11 和 NG52 的根系 LOX 活性均呈上升趋势; 其中 10C 较 10A 处理分别增加 107.79% 和 123.91% ( $P<0.05$ ), 20C 较 20A 处理分别升高 23.63% 和 27.03% ( $P<0.05$ ), 30C 较 30A 处理分别增加 24.64% 和 19.57% ( $P<0.05$ )。在 CK 和 10A 处理下, ZH11 和 NG52 的根系 LOX 活性差异不显著, 但随着胁迫程度增加, ZH11 的根系 LOX 活性显著大于 NG52 ( $P<0.05$ ), 其中 20C、30B 和 30C 差异极显著( $P<0.01$ ), ZH11 根系 LOX 活性的增幅(102.63%~578.95%)大于 NG52 的增幅(39.39%~400.00%)。

ZH11 和 NG52 的根系超氧阴离子( $\text{O}_2^-$ )产生速率随着胁迫程度的增加而呈升高的趋势(图 3C), 且最大值均出现在 30C 处理中, 增幅分别为 105.56% 和 89.02% ( $P<0.05$ )。在相同碱浓度处理下从 A 到 C, ZH11 和 NG52 的根系  $\text{O}_2^-$  产生速率呈增加趋势; 其中 10C 较 10A 处理分别增加 21.30% 和 25.68% ( $P<0.05$ ), 20C 较 20A 处理分别升高 16.96% 和 18.02% ( $P<0.05$ ), 30C 较 30A 处理分别增加 24.61% 和 19.32% ( $P<0.05$ )。在

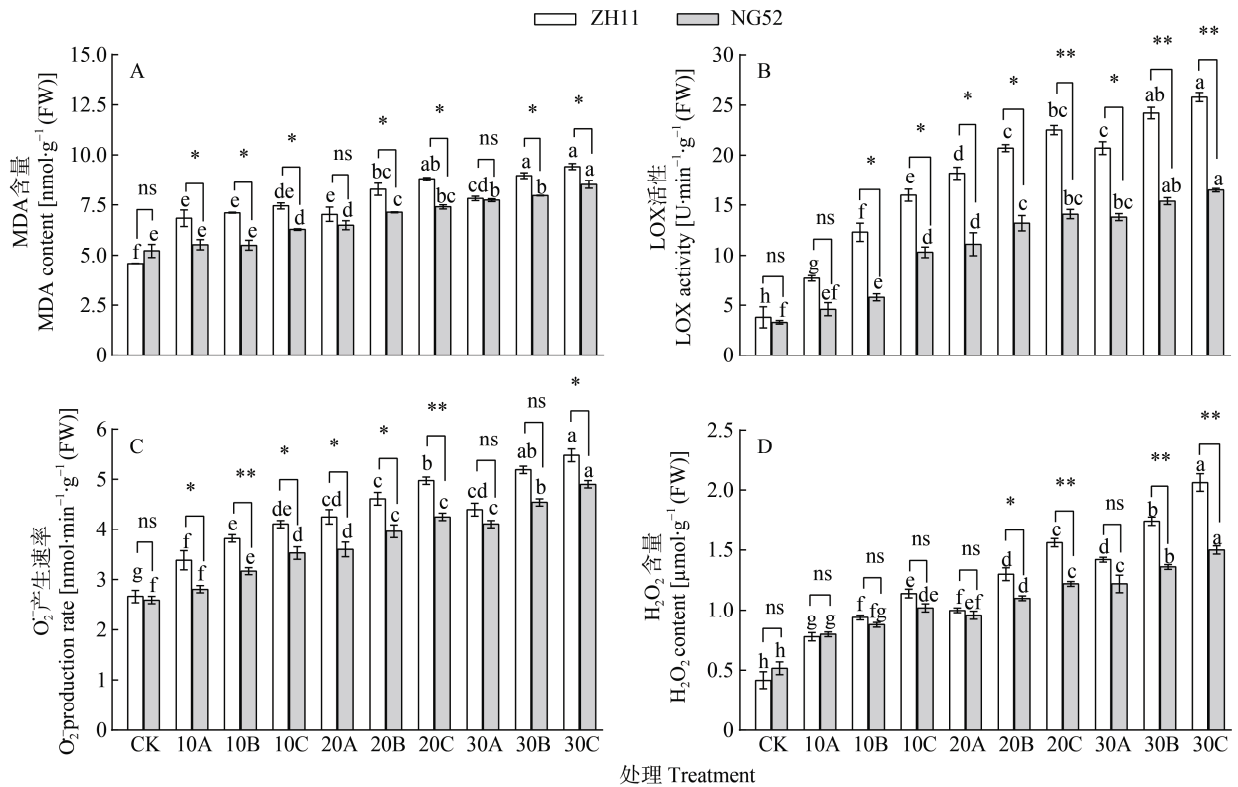


图 3 碱胁迫对水稻根系脂质过氧化[丙二醛(MDA)含量和脂氧合酶(LOX)活性]和活性氧含量(O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量)的影响

Fig. 3 Effects of alkali stress on malonaldehyde (MDA) content, lipoxigenase (LOX) activity, O<sub>2</sub><sup>-</sup> producing rate and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content in rice roots

ZH11 和 NG52 分别表示水稻品种‘中花 11’和‘宁粳 52’。CK: 不加碱对照; 10、20 和 30 分别表示碱浓度 10 mmol·L<sup>-1</sup>、20 mmol·L<sup>-1</sup> 和 30·mmol·L<sup>-1</sup>; A、B 和 C 分别表示 pH 为 8.65、9.55 和 10.50。不同小写字母表示同一品种在不同处理下差异显著(P<0.05); \*、\*\*和 ns 分别表示相同胁迫处理不同品种在 P<0.05、P<0.01 水平差异显著和差异不显著。ZH11 和 NG52 respectively indicate rice varieties ‘Zhonghua11’ and ‘Ninggen52’. CK: no-alkali (control); 10, 20 and 30 respectively indicate alkali concentrations of 10 mmol·L<sup>-1</sup>, 20 mmol·L<sup>-1</sup> and 30 mmol·L<sup>-1</sup>; A, B and C respectively indicate pH levels of 8.65, 9.55 and 10.50. Different lowercase letters indicate significant difference of the same rice variety among different treatments at P<0.05 level; \* and \*\* indicate significant difference at P<0.05 and P<0.01 levels, and “ns” indicate no significant difference, between two rice varieties under the same treatment, respectively.

CK、30A、30B 处理下 ZH11 和 NG52 的根系 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率差异不显著, 但在其他处理 ZH11 显著大于 NG52 (P<0.05), 10B、20C 处理下差异极显著(P<0.01), ZH11 根系 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率的增幅(27.06%~105.56%)大于 NG52 的增幅(8.35%~89.02%)。

随着胁迫程度的增加, ZH11 和 NG52 的根系过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)含量呈升高趋势(图 3D), 且最大值均出现在 30C 处理, 增幅分别为 396.14%和 190.66% (P<0.05)。在同一碱浓度处理下, 从 A 到 C ZH11 和 NG52 的根系 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量均呈上升趋势; 其中 10C 较 10A 处理分别增加 46.51%和 27.71% (P<0.05), 20C 较 20A 处理分别升高 56.34%和 27.25% (P<0.05), 30C 较 30A 处理分别增加 45.26%和 23.06% (P<0.05)。ZH11 和 NG52 的根系 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量在 20B 处理下差异显著 (P<0.05), 在 20C、30B 和 30C 处理下差异极显著 (P<0.01), 在其他处理下两个品种之间无显著差异,

ZH11 根系 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量的增幅(86.96%~396.14%)大于 NG52 的增幅(54.47%~190.66%)。

#### 2.4 碱胁迫对水稻根系抗氧化酶活性的影响

随着胁迫程度的增加, 供试水稻的根系 SOD 活性较 CK 均有显著增加(图 4A), 其中 ZH11 在 20C 处理增幅最大, 为 142.72% (P<0.05); NG52 根系 SOD 活性最大值出现在 30C 处理, 较 CK 增加 240.53% (P<0.05)。在相同碱浓度处理下, 从 A 到 C ZH11 和 NG52 根系 SOD 活性均呈现上升趋势; 其中, 10C 较 10A 处理分别增加 20.39%和 56.55% (P<0.05), 20C 较 20A 处理分别升高 34.56%和 55.16% (P<0.05), 30C 较 30A 处理分别增加 21.72%和 39.60% (P<0.05)。在 CK、10A、10B 和 10C 处理下 ZH11 的根系 SOD 活性显著高于 NG52 (P<0.05), 但 20C、30A、30B 和 30C 处理下 NG52 根系 SOD 活性显著大于 ZH11 (P<0.05), 其中 20C 和 30C 处理下达极显著水平(P<0.01)。总体而



言, NG52 根系 SOD 活性的增幅(27.27%~24.53%)大于 ZH11 的增幅(61.71%~142.72%)。

ZH11 和 NG52 的根系 POD 活性除 10A 和 10B 外, 在其他处理条件下均高于 CK (图 4B)。ZH11 在 20A 处理最高, 较 CK 增加 26.54% ( $P<0.05$ ); 而

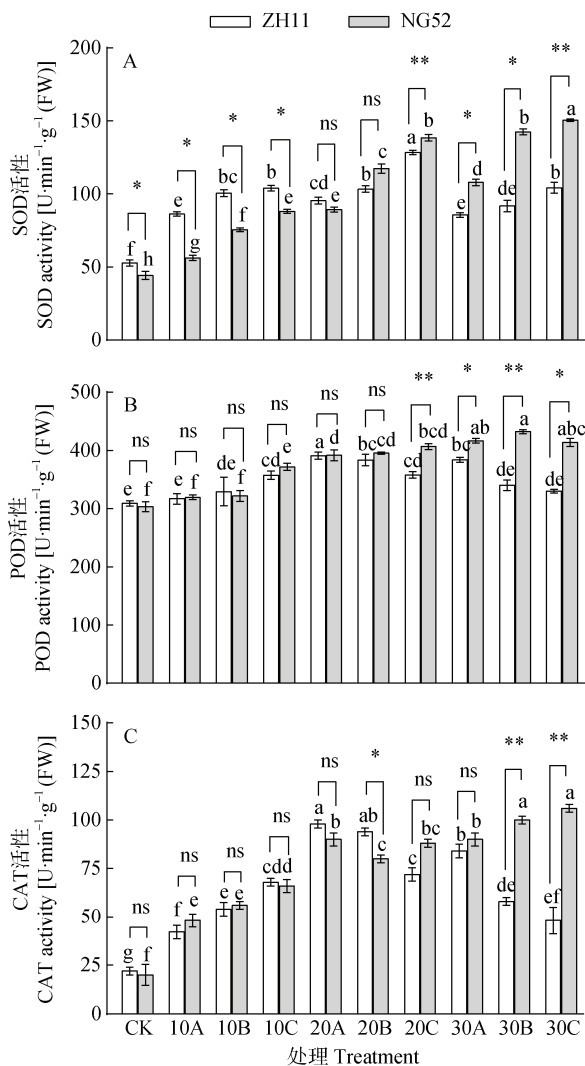


图 4 碱胁迫水稻根系抗氧化酶[超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)]活性的影响

Fig. 4 Effects of alkali stress on antioxidant enzymes (superoxide dismutase, SOD; peroxidase, POD; catalase, CAT) activities of rice roots

ZH11 和 NG52 分别表示水稻品种‘中花 11’和‘宁梗 52’。CK: 不加碱对照; 10、20 和 30 分别表示碱浓度  $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  和  $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ; A、B 和 C 分别表示 pH 为 8.65、9.55 和 10.50。不同小写字母表示同一品种在不同处理下差异显著 ( $P<0.05$ ); \*、\*\* 和 ns 分别表示相同胁迫处理不同品种在  $P<0.05$ 、 $P<0.01$  水平差异显著和差异不显著。ZH11 and NG52 respectively indicate rice varieties ‘Zhonghua11’ and ‘Ningeng52’. CK: no-alkali (control); 10, 20 and 30 respectively indicate alkali concentrations of  $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  and  $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ; A, B and C respectively indicate pH levels of 8.65, 9.55 and 10.50. Different lowercase letters indicate significant difference of the same rice variety among different treatments at  $P<0.05$  level; \* and \*\* indicate significant difference at  $P<0.05$  and  $P<0.01$  levels, and “ns” indicate no significant difference, between two rice varieties under the same treatment, respectively.

NG52 在 30B 处理时增幅最大, 为  $42.50\%$  ( $P<0.05$ )。在  $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  和  $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  碱浓度处理下从 A 到 C, NG52 的根系 POD 活性呈上升趋势, 10C 较 10A 处理增加  $16.43\%$  ( $P<0.05$ ), 20C 较 20A 处理升高  $3.83\%$  ( $P>0.05$ ),  $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  碱浓度处理下, 30B SOD 活性最高, 较 30A 处理增加  $3.72\%$  ( $P>0.05$ )。而 ZH11 仅在碱浓度为  $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时呈现上升的趋势, 在碱浓度为  $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时呈下降的趋势; 10C 较 10A 处理增加  $12.78\%$  ( $P<0.05$ ), 20C 较 20A 处理降低  $8.44\%$  ( $P<0.05$ ); 30B 较 30A 处理降低  $13.93\%$  ( $P<0.05$ )。从 CK 到 20B 处理 ZH11 和 NG52 的根系 POD 活性差异不显著, 但 20C、30A、30B 和 30C 处理下 NG52 根系 POD 活性显著大于 ZH11 ( $P<0.05$ ), 其中 20C 和 30B 处理下差异达极显著水平 ( $P<0.01$ )。NG52 根系 POD 活性的增幅( $5.27\%$ ~ $42.50\%$ )大于 ZH11 的增幅( $2.59\%$ ~ $26.54\%$ )。

随着胁迫程度的增加, ZH11 和 NG52 的根系 CAT 活性较 CK 均显著增加(图 4C), ZH11 在 20A 处理时增幅最大, 较 CK 增加  $345.45\%$  ( $P<0.05$ ); 而 NG52 在 30B 和 30C 处理时增幅最大, 分别为  $400.00\%$  和  $430.00\%$  ( $P<0.05$ )。在同一碱浓度处理下从 A 到 C, ZH11 的根系 CAT 活性具有与根系 POD 活性相同的趋势, 均在 20A 处理最高, 10C 处理较 10A 处理增加  $61.90\%$  ( $P<0.05$ ), 20C 较 20A 处理降低  $26.53\%$  ( $P<0.05$ ), 30B 较 30A 处理降低  $42.86\%$  ( $P<0.05$ ); NG52 的根系 CAT 活性在碱浓度为  $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时呈现上升的趋势, 10C 较 10A 处理增加  $37.50\%$  ( $P<0.05$ ), 30B 较 30A 处理增加  $11.11\%$ , 30C 较 30A 处理增加  $17.78\%$  ( $P<0.05$ )。20B 处理下 ZH11 的根系 CAT 活性显著高于 NG52 ( $P<0.05$ ), 但 30B 和 30C 处理下 NG52 根系 CAT 活性极显著大于 ZH11 ( $P<0.01$ ), 其他处理下两个品种间差异不显著。NG52 根系 CAT 活性的增幅 ( $140.00\%$ ~ $430.00\%$ ) 大于 ZH11 的增幅 ( $90.90\%$ ~ $345.45\%$ )。

## 2.5 碱胁迫对水稻根系还原型抗坏血酸(ASA)和还原型谷胱甘肽(GSH)含量的影响

供试水稻的根系还原型抗坏血酸(ASA)含量随着胁迫程度的增加呈上升趋势(图 5A), 其中 ZH11 最大值出现 30B 处理, 较 CK 增加  $690.48\%$  ( $P<0.05$ ); NG52 在 30C 时增幅最大, 为  $1795.46\%$  ( $P<0.05$ )。在同一碱浓度处理下从 A 到 C, ZH11 和 NG52 的根系 ASA 含量呈上升趋势; 其中 10C 较 10A 处理分别增加  $102.94\%$  和  $32.79\%$  ( $P<0.05$ ), 20C 较 20A 处理分别升高  $84.30\%$  和  $65.99\%$  ( $P<0.05$ ); NG52 的根系 ASA 含量 30C 较 30A 处理增加  $12.05\%$  ( $P<0.05$ )。

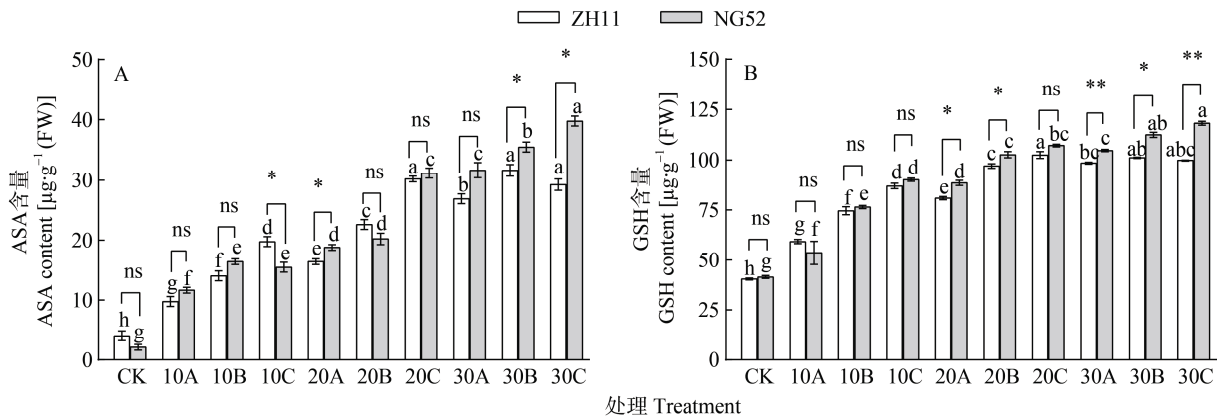


图 5 碱胁迫对水稻根系还原型抗坏血酸含量(ASA)和还原型谷胱甘肽(GSH)含量的影响

Fig. 5 Effects of alkali stress on reduced ascorbic acid (ASA) and glutathione (GSH) contents in rice roots

ZH11 和 NG52 分别表示水稻品种‘中花 11’和‘宁粳 52’。CK: 不加碱对照; 10、20 和 30 分别表示碱浓度 10 mmol·L<sup>-1</sup>、20 mmol·L<sup>-1</sup> 和 30 mmol·L<sup>-1</sup>; A、B 和 C 分别表示 pH 为 8.65、9.55 和 10.50。不同小写字母表示同一品种在不同处理下差异显著( $P<0.05$ ); \*、\*\*和 ns 分别表示相同胁迫处理不同品种在  $P<0.05$ 、 $P<0.01$  水平差异显著和差异不显著。ZH11 和 NG52 respectively indicate rice varieties ‘Zhonghua11’ and ‘Ningjeng52’. CK: no-alkali (control); 10, 20 and 30 respectively indicate alkali concentrations of 10 mmol·L<sup>-1</sup>, 20 mmol·L<sup>-1</sup> and 30 mmol·L<sup>-1</sup>; A, B and C respectively indicate pH levels of 8.65, 9.55 and 10.50. Different lowercase letters indicate significant difference of the same rice variety among different treatments at  $P<0.05$  level; \* and \*\* indicate significant difference at  $P<0.05$  and  $P<0.01$  levels, and “ns” indicate no significant difference, between two rice varieties under the same treatment, respectively.

20A、30B 和 30C 处理下 NG52 根系 ASA 含量显著大于 ZH11 ( $P<0.05$ ), 10C 处理下 NG52 显著小于 ZH11( $P<0.05$ ), 其他处理下两个品种间差异不显著。NG52 根系 ASA 含量的增幅(454.55%~1795.46%)大于 ZH11 的增幅(142.86%~690.48%)。

ZH11 和 NG52 的根系还原型谷胱甘肽(GSH)含量随着胁迫程度的增加而呈现上升的趋势(图 5B), ZH11 最大值出现在 20C 处理, 较 CK 增加 153.42% ( $P<0.05$ ); NG52 在 30C 时增幅最大, 为 184.93% ( $P<0.05$ )。在相同碱浓度下从 A 到 C, ZH11 和 NG52 根系 GSH 含量均呈上升趋势, 10C 较 10A 处理分别增加 46.99%和 68.21% ( $P<0.05$ ), 20C 较 20A 处理分别升高 26.50%和 21.07% ( $P<0.05$ ); ZH11 的根系 GSH 含量在碱浓度为 30 mmol·L<sup>-1</sup> 时从 A 到 C 处理之间差异不显著, 而 NG52 的根系 GSH 含量 30C 较 30A 处理增加 7.35% ( $P<0.05$ )。20A、20B、30A、30B 和 30C 处理下 NG52 根系 GSH 含量显著大于 ZH11 ( $P<0.05$ ), 其中 30A 和 30C 处理下达极显著水平( $P<0.01$ ), 其他处理下两品种间差异不显著。NG52 根系 GSH 含量的增幅 (29.28%~184.93%)大于 ZH11 的增幅(46.50%~153.42%)。

## 2.6 不同水稻品种根系生长及生理指标与胁迫因子相关性分析

对根系生长和抗逆生理指标与胁迫因子(Na<sup>+</sup>和 pH)进行冗余(RDA)分析。结果表明, ZH11 第 1、2 排序轴特征值分别为 0.6919 和 0.0520, 第 1、2 排序轴解释率分别为 69.19%和 74.39% (图 6A); NG52 第

1、2 排序轴特征值分别为 0.085 25 和 0.0208, 第 1、2 排序轴解释率分别为 85.25%和 87.32% (图 6B), 具有生物统计学意义。其中, ZH11 和 NG52 的根系总长度、根系总表面积、根系平均直径、根体积、根系活力与胁迫因子呈负相关, 且 Na<sup>+</sup>抑制作用大于 pH; 胁迫因子与 Pro、SS、SP、MDA、LOX、O<sub>2</sub><sup>-</sup>、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、SOD、POD、CAT、ASA、GSH 呈正相关。

## 2.7 不同水稻品种根系生长及抗逆生理指标与胁迫程度的逐步回归分析

综合分析水稻根系响应碱胁迫的生长和生理指标变化, 将碱胁迫程度划分为 3 种类型(轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫)。以影响供试水稻品种耐碱性较为显著的根系生长和生理指标为自变量, 不同胁迫程度为因变量进行逐步回归分析, 结果如表 2 所示, 轻度胁迫下, ASA 是影响 ZH11 耐碱性较显著的指标( $R^2=0.963$ ), Pro、根系平均直径和 POD 是影响 NG52 耐碱性较显著的指标( $R^2=0.995$ )。中度胁迫下, SS 是影响 ZH11 耐碱性较显著的指标( $R^2=0.922$ ), 根系平均直径、SOD、根系总表面积、SS 和根系活力是影响 NG52 耐碱性较显著的指标( $R^2=1.000$ )。重度胁迫下, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 ASA 是影响 ZH11 耐碱性较显著的指标( $R^2=0.925$ ), GSH、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和根系活力是影响 NG52 耐碱性较显著的指标( $R^2=0.995$ )。

## 3 讨论

### 3.1 碱胁迫对水稻根系生长特性的影响

根系是连接植株地上部分和土壤的唯一枢纽, 根系的发育与植株对盐碱胁迫的耐受性密切相关。根

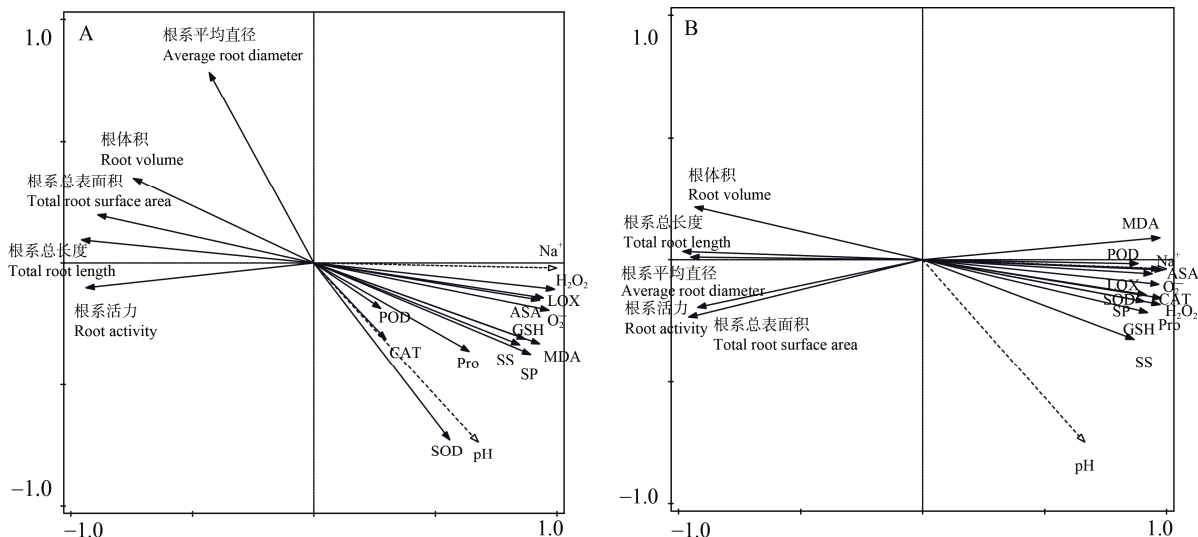


图 6 水稻根系生长及生理指标与胁迫因子间的 RDA 分析(A 为‘中花 11’, B 为‘宁粳 52’)

Fig. 6 RDA analysis between root growth and physiological indexes of rice and stress factors (A: Zhonghua11; B: Ningge52)

Pro: 游离脯氨酸含量; SS: 可溶性糖含量; SP: 可溶性蛋白含量; MDA: 丙二醛含量; LOX: 脂氧合酶活性;  $O_2^-$ :  $O_2^-$  产生速率;  $H_2O_2$ :  $H_2O_2$  含量; SOD: 超氧化物歧化酶活性; POD: 过氧化物酶活性; CAT: 过氧化氢酶活性; ASA: 还原型抗坏血酸含量; GSH: 还原型谷胱甘肽含量。Pro: proline content; SS: soluble sugar content; SP: soluble protein content; MDA: malondialdehyde content; LOX: lipoxigenase activity;  $O_2^-$ :  $O_2^-$  producing rate;  $H_2O_2$ :  $H_2O_2$  content; SOD: superoxide dismutase activity; POD: peroxidase activity; CAT: catalase activity; ASA: reduced ascorbic acid content; GSH: glutathione content.

表 2 不同耐碱性水稻品种生长及生理指标与胁迫程度的逐步回归分析

Table 2 Stepwise regression analysis of growth and physiological indexes of different rice varieties with degree of alkali stress

胁迫程度 The degree of stress	品种 Variety	最优线性回归方程 Best multiple linear regressing equation	
轻度(碱浓度为 10 mmol·L <sup>-1</sup> , pH 为 8.65、9.55 和 10.50) Light (10 mmol·L <sup>-1</sup> alkaline concentration with pH 8.65, 9.55 and 10.50)	中花 11 ZH11	$Y = -3.613 + 0.594X_{16}$	( $R^2=0.963$ , $F=183.909^{**}$ )
	宁粳 52 NG52	$Y = 85.413 + 0.260X_6 - 279.923X_3 - 0.021X_{14}$	( $R^2=0.995$ , $F=516.403^{**}$ )
中度(碱浓度为 20 mmol·L <sup>-1</sup> , pH 为 8.65、9.55; 碱浓度为 30 mmol·L <sup>-1</sup> , pH 为 8.65) Mild (20 mmol·L <sup>-1</sup> alkaline concentration with pH 8.65, 9.55; 30 mmol·L <sup>-1</sup> alkaline concentration with pH 8.65)	中花 11 ZH11	$Y = -37.443 + 4.270X_7$	( $R^2=0.922$ , $F=82.607^{**}$ )
	宁粳 52 NG52	$Y = 73.434 - 257.696X_3 + 0.042X_{13} - 2.323X_2 + 0.969X_7 - 71.776X_5$	( $R^2=1.000$ , $F=16\ 025.683^{**}$ )
重度(碱浓度为 20 mmol·L <sup>-1</sup> , pH 为 10.50; 碱浓度为 30 mmol·L <sup>-1</sup> , pH 为 9.55 和 10.50) Sever (20 mmol·L <sup>-1</sup> alkaline concentration with pH 10.50; 30 mmol·L <sup>-1</sup> alkaline concentration with pH 9.55 and 10.50)	中花 11 ZH11	$Y = -35.018 + 13.051X_{12} + 0.549X_{16}$	( $R^2=0.925$ , $F=50.276^{**}$ )
	宁粳 52 NG52	$Y = -59.631 + 0.383X_{17} + 8.619X_{12} + 0.24X_5$	( $R^2=0.998$ , $F=859.791^{**}$ )

Y 为胁迫程度; X 为根系生长及生理参数, 包括根系总长度( $X_1$ )、根系总表面积( $X_2$ )、根系平均直径( $X_3$ )、根体积( $X_4$ )、根系活力( $X_5$ )、游离脯氨酸含量( $X_6$ )、可溶性糖含量( $X_7$ )、可溶性蛋白含量( $X_8$ )、丙二醛含量( $X_9$ )、脂氧合酶活性( $X_{10}$ )、 $O_2^-$ 产生速率( $X_{11}$ )、 $H_2O_2$ 含量( $X_{12}$ )、超氧化物歧化酶活性( $X_{13}$ )、过氧化物酶活性( $X_{14}$ )、过氧化氢酶活性( $X_{15}$ )、还原型抗坏血酸含量( $X_{16}$ )、还原型谷胱甘肽含量( $X_{17}$ )。\*\*表示  $P < 0.01$  水平显著相关。Y is alkali stress degree. X is growth and physiological parameters of roots, including total root length ( $X_1$ ), total root surface area ( $X_2$ ), average root diameter ( $X_3$ ), root volume ( $X_4$ ), root activity ( $X_5$ ), proline content ( $X_6$ ), soluble sugar content ( $X_7$ ), soluble protein content ( $X_8$ ), malondialdehyde (MDA) content ( $X_9$ ), lipoxigenase (LOX) activity ( $X_{10}$ ),  $O_2^-$  producing rate ( $X_{11}$ ),  $H_2O_2$  content ( $X_{12}$ ), superoxide dismutase (SOD) activity ( $X_{13}$ ), peroxidase (POD) activity ( $X_{14}$ ), catalase (CAT) activity ( $X_{15}$ ), reduced ascorbic acid (ASA) content ( $X_{16}$ ), glutathione (GSH) content ( $X_{17}$ ). \*\* represents significant correlation at  $P < 0.01$ .

系逆境信号感受器感受到胁迫信号后, 通过信号分子的转导, 调控逆境相关基因的表达, 进而调节自身生理状态和代谢产物在不同器官中的分配, 最终影响根系总长、根表面积、根直径、根体积和根系活力等根系形态结构<sup>[26-27]</sup>。于天一等<sup>[14]</sup>研究发现两种不同类型的花生品种总根长、根体积及根表面积

随着 pH 的升高而降低。Abbas 等<sup>[28]</sup>研究表明‘Janz’(耐盐小麦品种)和‘Jandaroi’(盐敏感小麦品种)在盐胁迫下根系长度和根总数均显著降低, 且‘Jandaroi’下降幅度大于‘Janz’。刘建新等<sup>[29]</sup>研究发现碱胁迫下黑麦草(*Lolium perenne* L.)根长、根表面积和根体积随碱浓度升高下降幅度增大, 但根直径随

碱浓度的增加而升高。本研究结果表明, 随着碱胁迫程度的增加, 碱敏感水稻品种 ZH11 根系总长度、根系总表面积、根系平均直径和根体积均显著降低, 而耐碱品种 NG52 的根系总长度、根系平均直径和根系总表面积在低碱浓度和低 pH 处理下均未发生显著变化, 说明维持根系总长度和表面积是水稻适应低碱胁迫的一种重要的根系分子机制, 这与 Zhang 等<sup>[15]</sup>研究得出的结果类似。ZH11 和 NG52 在 10A 处理下根系活力显著增加, ZH11 在 10B 处理下与 CK 差异不显著, NG52 在 10B 和 10C 处理下与 CK 差异不显著, 说明在低碱浓度低 pH 条件下碱胁迫可能会通过提高水稻根系活力, 来弥补根体积减少带来的损伤, 从而维持根系形态特征的稳定, Lü 等<sup>[30]</sup>的研究得出了相似的结论。在高碱胁迫下, ZH11 和 NG52 的根系总长度、根系总表面积、根系平均直径、根体积和根系活力均显著降低, 且 ZH11 降幅大于 NG52, 说明 NG52 耐碱的重要原因可能是通过增加根系活力, 维持根系总长度、根系总表面积和根系平均直径的稳定来实现的。

### 3.2 碱胁迫对水稻根系生理特性的影响

植物在长期的进化过程中, 逐渐进化出一套精密的生理机制来抵御逆境胁迫<sup>[31]</sup>。植物对盐胁迫响应机制主要包括渗透调节、离子平衡调节、抗氧化酶和抗氧化物质的合成与积累及活性氧清除等。植物根系代谢调控在植物抗逆过程中发挥着重要作用, 根作为应对盐碱胁迫的第一道屏障, 积累渗透调节物质是缓解盐碱胁迫的主要途径<sup>[5,20]</sup>, 脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白质(SP)和可溶性糖(SS)等作为渗透调节物质中的有机溶质, 可保护大分子结构免受非生物胁迫引起的损害, 并在植物氧化还原过程中起关键作用<sup>[32]</sup>。Ye 等<sup>[33]</sup>研究结果显示狗牙根(*Cynodon dactylon* Pers.)中度和重度碱胁迫处理后 Pro、SS 和蔗糖含量显著增加, 但是轻度碱胁迫对 Pro、SS 和蔗糖含量没有显著影响。Sun 等<sup>[34]</sup>研究表明盐碱(NaCl、Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>、NaHCO<sub>3</sub>)混合胁迫下, 高粱(*Sorghum bicolor* L.) Pro 含量随着盐碱浓度的增加而增加, SP 含量随着盐碱浓度的增加呈先升高后降低的趋势。Hu 等<sup>[35]</sup>研究发现 NaCl 和 Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 胁迫下两个大麻(*Cannabis sativa* L.)品种的 Pro 含量均显著高于对照组, 且在 200 mmol·L<sup>-1</sup> 时 Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 胁迫下 Pro 含量大于 NaCl。本研究发现, 碱胁迫下供试水稻根系 Pro、SS 和 SP 含量均显著增加, 说明水稻根系通过积累有机溶质, 以维持原生质与外界环境渗透平衡, 进而保证细胞生理代谢活动的正常进行<sup>[36]</sup>。在重度胁迫下, ZH11 根系 Pro 和 SS 含量有降低趋势; 而

NG52 根系 Pro 和 SS 含量则逐步增加, 且增幅显著大于 ZH11, 说明重度碱胁迫对碱敏感品种 Pro 和 SS 的合成有抑制作用。在 CK 处理中 ZH11 和 NG52 根系 Pro 含量差异不显著, 而在 20A 和 30C 处理中 NG52 根系 Pro 含量显著大于 ZH11; 在 CK 处理下根系 SP 含量 ZH11 极显著大于 NG52, 但重度胁迫下(30A、30B、30C)两者差异不显著; 各处理中 ZH11 根系 SS 含量均大于 NG52, 增幅却小于 NG52。以上结果表明, 不同水稻品种的渗透调节能力因品种而异, 耐碱品种 NG52 能够积累更多的渗透调节物质, 以抵御碱胁迫引起的渗透胁迫, 说明较强的渗透调节能力是水稻根系适应碱胁迫的一种重要的生理机制。

植物正常条件下产生的活性氧(ROS)是重要的信号分子, 参与植物生长发育、逆境胁迫应答和部分生理过程<sup>[37]</sup>; 然而, 在胁迫下, 植物体内诱导产生包括过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)、羟基自由基(OH<sup>-</sup>)、超氧自由基(O<sub>2</sub><sup>-</sup>)和单线态氧(<sup>1</sup>O<sub>2</sub>)在内的 ROS, 并对不同细胞组分如核酸、蛋白质、膜质和糖类等均造成氧化损伤<sup>[33]</sup>。脂氧合酶(LOX)催化膜上多聚不饱和脂肪酸(PUFAs)的氧化反应, 导致膜脂过氧化, 丙二醛(MDA)是 PUFAs 过氧化的产物<sup>[38]</sup>。因此, MDA 含量和 LOX 活性反映了细胞膜脂过氧化的程度。刘建新等<sup>[39]</sup>研究结果显示, 随着 NaHCO<sub>3</sub> 浓度增大, 燕麦(*Avena sativa* L.)叶片 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 含量明显增大。郭慧娟等<sup>[40]</sup>研究显示, 多年生黑麦草中 MDA 含量随 pH 的升高而增加。本研究结果表明, 供试材料根系 MDA 含量、LOX 活性、O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量随着胁迫程度的增加而升高; 其中, ZH11 增加幅度大于 NG52, 说明耐碱性水稻品种 NG52 通过降低细胞膜脂质过氧化和产生更少的 ROS 来提高植株的耐碱性, 这与 Kumar 等<sup>[41]</sup>的研究结果一致。此外, ZH11 和 NG52 根系 LOX 活性和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量在 CK 时差异不显著, 但随着胁迫程度增加, 差异逐渐增大, 在 30C 处理时 NG52 与 ZH11 间差异达极显著水平, 说明较高碱性环境对 NG52 根系膜系统的受伤害较小, 反映出 NG52 较好的耐碱性。

为了保持有机体 ROS 的稳态, 植物已经进化出酶促和非酶促抗氧化系统, 以保护自己免受氧化损伤和保持较低水平 ROS 信号。酶促抗氧化系统主要有 SOD、CAT、POD、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)、谷胱甘肽还原酶(GR)等<sup>[42]</sup>; 非酶抗氧化系统包括 ASA、GSH、类胡萝卜素(Car)等, 对于植物体内 ROS 稳态至关重要<sup>[43]</sup>。Jia 等<sup>[44]</sup>研究盐、碱和盐碱混合胁迫对海棠(*Malus pumila* Mill.)的影响发现, 盐胁迫和盐碱胁迫下 SOD 和

POD 的活性显著增加, 而碱胁迫下 SOD 和 POD 的活性降低。Qin 等<sup>[45]</sup>研究表明碱和盐处理增加了燕麦 SOD 和 POD 的活性以及 MDA 含量, 但降低了 CAT 的活性。Chen 等<sup>[46]</sup>研究结果显示川蔓藻(*Ruppia maritima* L.) 幼苗 SOD、POD、CAT 活性在较低的盐碱浓度下呈增加趋势, 但在较高浓度下呈降低趋势。本研究结果表明供试水稻根系抗氧化酶的活性因品种和胁迫程度不同而异。碱胁迫显著增加了供试水稻根系 SOD、POD 和 CAT 活性以及 ASA 和 GSH 含量; ZH11 根系 SOD 活性、CAT 活性和 POD 活性均呈现先升高后降低趋势, 而 NG52 根系 SOD、POD 和 CAT 活性不断增加。在同一碱浓度不同 pH 处理下, ZH11 和 NG52 根系 ASA 含量、GSH 含量和 SOD 活性均不断升高; ZH11 根系 CAT 活性和 POD 活性在碱浓度为 10 mmol·L<sup>-1</sup> 时随 pH 升高而升高, 但在 20 mmol·L<sup>-1</sup> 和 30 mmol·L<sup>-1</sup> 时随 pH 升高而降低, 而 NG52 则保持较高的活性。以上结果表明, 在中度和重度胁迫下, ZH11 根系抗氧化系统清除体内多余活性氧的能力减弱, 而根系内 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量随着胁迫程度的增加而升高, 导致 ROS 的动态平衡被破坏, 膜质过氧化程度增加, 进而影响 ZH11 的耐碱性, 这与前人的研究结论相似<sup>[44,47]</sup>; 而 NG52 仍能维持较高的抗氧化酶活性和较低增幅的 ROS 含量。整个胁迫期间, NG52 的根系抗氧化酶活性(SOD、POD 和 CAT)和抗氧化剂(ASA 和 GSH)含量增幅均大于 ZH11, 说明耐碱性水稻 NG52 具有较强酶促和非酶促抗氧化系统, 能够有效控制机体内活性氧水平。

### 3.3 各胁迫因子对不同水稻品种的影响及水稻应答碱胁迫的阶段响应策略

碱胁迫对植物的危害之所以大于盐胁迫, 是因为其较高的 pH 导致根系周围营养元素固化、破坏跨膜电位、抑制了大多数离子的吸收, 从而改变养分的利用率, 并破坏离子平衡, 导致根系生长异常<sup>[48]</sup>。Zhang 等<sup>[49]</sup>认为在盐渍化土壤中种植桑树(*Morus alba* L.) 应该考虑总的盐碱含量以及高 pH 对桑树生长的影响。本试验采用冗余分析(RDA)研究胁迫因子(Na<sup>+</sup>和 pH)与水稻各生长及生理指标间的相关性, 得出 Na<sup>+</sup>和 pH 与水稻各生长指标呈负相关, 与生理指标呈正相关, 说明 Na<sup>+</sup>和 pH 均影响水稻根系生长特征和生理特性。分析各生长指标、脂质过氧化和活性氧含量发现, 在 ZH11 中, 20C (碱浓度为 20 mmol·L<sup>-1</sup>, pH 10.50) 处理时根系平均直径和根系活力低于 30A (碱浓度为 30 mmol·L<sup>-1</sup>, pH8.65) 处理, MDA 含量、LOX 活性、O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量

显著高于 30A 处理。10C 和 20A 相比, 也存在类似的情况。以上结果可能是高 pH 和 Na<sup>+</sup>协同作用的结果<sup>[50-51]</sup>, 说明在一定程度的碱胁迫下, 高 pH 是影响植物生长的主要因素。

安玉艳等<sup>[52]</sup>和张翠梅等<sup>[26]</sup>提出植物因胁迫时间和胁迫程度会出现阶段性响应特点, 认为不同阶段中植物抗逆机制的核心任务不同。本研究发现在轻度胁迫下(10A、10B 和 10C), 碱敏感水稻品种 ZH11 通过启动非酶促系统中的关键指标(ASA)来适应轻度碱胁迫; 而耐碱性品种 NG52 则通过维持根系平均直径、增加渗透调节物质(Pro)和抗氧化酶活性(POD)提高耐碱性。在中度胁迫下(20A、20B 和 30A), ZH11 主要通过增加渗透调节物质(SS)抵御碱胁迫; 而 NG52 主要通过改变根系生长特性(根系平均直径、根系总表面积和根系活力)、渗透调节物质(SS)和抗氧化酶活性(SOD)来适应碱胁迫。在重度胁迫下(20C、30B 和 30C), ZH11 通过增加 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 ASA 含量来响应碱胁迫, NG52 通过改变 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、GSH 和根系活力来响应碱胁迫。说明活性氧(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)是影响重度胁迫下水稻生长的关键因素, 而抗氧化剂(ASA 和 GSH)则是抵御胁迫伤害的关键指标。以上试验结果表明, 不同程度碱胁迫下, 水稻耐碱策略的着重点不同, 两种水稻品种在不同胁迫程度下会启动不同的防御机制以响应碱胁迫, 这些不同防御机制的启动可能是由于品种本身遗传背景差异造成的。

## 4 结论

本研究中, 碱浓度和 pH 胁迫均影响了供试水稻根系生长特征及生理特性, 因此在盐碱地种植水稻不仅要考虑盐碱浓度, 同时还应关注不同碱分组成引起的 pH 变化对水稻的影响。不同碱敏感水稻品种在形态特征和生理特性上抵御不同程度的碱胁迫时存在不同的防御策略。在轻度和中度胁迫下, 碱敏感水稻品种‘中花 11’通过增加抗氧化剂(ASA)含量和渗透调节物质(SS)来适应碱胁迫; 耐碱性水稻品种‘宁粳 52’主要通过改变根系生长特征(根系平均直径、根系总表面积和根系活力)、增加渗透调节物质(SS)和启动抗氧化酶防御系统来抵御碱胁迫。在重度胁迫下, ‘中花 11’和‘宁粳 52’均通过降低活性氧(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)和提高抗氧化剂含量来响应碱胁迫。

## 参考文献 References

- [1] MORTON M J L, AWLIA M, AL-TAMIMI N, et al. Salt stress under the scalpel-dissecting the genetics of salt tolerance[J]. *The Plant Journal*, 2019, 97(1): 148–163

- [2] 王佳丽, 黄贤金, 钟太洋, 等. 盐碱地可持续利用研究综述[J]. 地理学报, 2011, 66(5): 673–684  
WANG J L, HUANG X J, ZHONG T Y, et al. Review on sustainable utilization of salt-affected land[J]. Acta Geographica Sinica, 2011, 66(5): 673–684
- [3] 郝少敏, 耿玉清, 丛日春, 等. 碱胁迫对碱蓬种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国水土保持科学, 2019, 17(6): 126–131  
GAO S M, GENG Y Q, CONG R C, et al. Effects of alkaline stress on seed germination and seedling growth of *Suaeda salsa*[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2019, 17(6): 126–131
- [4] 金梦野, 李小花, 李昉泽, 等. 盐碱复合胁迫对水稻种子发芽的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(4): 566–574  
JIN M Y, LI X H, LI F Z, et al. Effects of mixed saline-alkali stress on germination of rice[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(4): 566–574
- [5] 王俭珍, 刘倩, 高娅妮, 等. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(16): 5565–5577  
WANG Q Z, LIU Q, GAO Y N, et al. Review on the mechanisms of the response to salinity-alkalinity stress in plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(16): 5565–5577
- [6] 徐宁, 陈冰娜, 王明海, 等. 绿豆品种资源萌发期耐碱性鉴定[J]. 作物学报, 2017, 43(1): 112–121  
XU N, CHEN B R, WANG M H, et al. Identification of alkali tolerance of mungbean germplasm resources during germination[J]. Acta Agronomica Sinica, 2017, 43(1): 112–121
- [7] 郭瑞, 周际, 杨帆, 等. 碱胁迫对小麦(*Triticum aestivum* L) 叶片代谢过程的影响[J]. 中国农业科学, 2017, 50(2): 250–259  
GUO R, ZHOU J, YANG F, et al. Effects of alkaline stress on metabonomic responses of wheat (*Triticum aestivum* linn) leaves[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(2): 250–259
- [8] LIU L, XIA W L, LI H X, et al. Salinity inhibits rice seed germination by reducing  $\alpha$ -amylase activity via decreased bioactive gibberellin content[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 275
- [9] FLOWERS T J, COLMER T D. Salinity tolerance in halophytes[J]. The New Phytologist, 2008, 179(4): 945–963
- [10] 穆阳杰, 詹玉洁, 许卫锋, 等. 高 pH 胁迫下拟南芥根转录组学与网络应答[J]. 土壤学报, 2020, 57(3): 691–701  
MU Y J, ZHAN Y J, XU W F, et al. Transcriptome and network response of *Arabidopsis* root under high pH stress[J]. Acta Pedologica Sinica, 2020, 57(3): 691–701
- [11] NIU L, LU J M, WU D M, et al. Changes in the vascular cylinder of wild soybean roots under alkaline stress[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2014, 13(10): 2164–2169
- [12] 郭瑞, 周际, 杨帆, 等. 小麦根系在碱胁迫下的生理代谢反应[J]. 植物生态学报, 2017, 41(6): 683–692  
GUO R, ZHOU J, YANG F, et al. Metabolic responses of wheat roots to alkaline stress[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(6): 683–692
- [13] ZHANG K H, TANG J R, WANG Y, et al. The tolerance to saline-alkaline stress was dependent on the roots in wheat[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2020, 26(5): 947–954
- [14] 于天一, 王春晓, 孙学武, 等. 碱胁迫对花生幼苗根系形态及干物质累积的影响[J]. 中国油料作物学报, 2017, 39(2): 190–196  
YU T Y, WANG C X, SUN X W, et al. Effects of alkaline stress on root morphology and dry matter accumulation characteristics of peanut seedling[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2017, 39(2): 190–196
- [15] ZHANG H, LIU X L, ZHANG R X, et al. Root damage under alkaline stress is associated with reactive oxygen species accumulation in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1580
- [16] WANG H, WU Z H, HAN J Y, et al. Comparison of ion balance and nitrogen metabolism in old and young leaves of alkali-stressed rice plants[J]. PLoS One, 2012, 7(5): e37817
- [17] WANG H, AHAN J, WU Z H, et al. Alteration of nitrogen metabolism in rice variety ‘Nipponbare’ induced by alkali stress[J]. Plant and Soil, 2012, 355(1/2): 131–147
- [18] GANIE S A, MOLLA K A, HENRY R J, et al. Advances in understanding salt tolerance in rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(4): 851–870
- [19] JAISWAL S, GAUTAM R K, SINGH R K, et al. Harmonizing technological advances in phenomics and genomics for enhanced salt tolerance in rice from a practical perspective[J]. Rice: New York, N Y, 2019, 12(1): 89
- [20] WANG H, LIN X, CAO S, et al. Alkali tolerance in rice (*Oryza sativa* L.): growth, photosynthesis, nitrogen metabolism, and ion homeostasis[J]. Photosynthetica, 2015, 53(1): 55–65
- [21] ZHANG Y H, LIN X Y, OU X F, et al. Transcriptome alteration in a rice introgression line with enhanced alkali tolerance[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 68: 111–117
- [22] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000  
ZOU Q. Plant Physiology Experiment Guidance[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000
- [23] HUANG F C, STUDART-WITKOWSKI C, SCHWAB W. Overexpression of hydroperoxide lyase gene in *Nicotiana benthamiana* using a viral vector system[J]. Plant Biotechnology Journal, 2010, 8(7): 783–795
- [24] NIU K J, MA X, LIANG G L, et al. 5-Aminolevulinic acid modulates antioxidant defense systems and mitigates drought-induced damage in Kentucky bluegrass seedlings[J]. Protoplasma, 2017, 254(6): 2083–2094
- [25] WANG P, SUN X, LI C, et al. Long-term exogenous application of melatonin delays drought-induced leaf senescence in apple[J]. Journal of Pineal Research, 2013, 54(3): 292–302
- [26] 张翠梅, 师尚礼, 吴芳. 干旱胁迫对不同抗旱性苜蓿品种根系生长及生理特性影响[J]. 中国农业科学, 2018, 51(5): 868–882  
ZHANG C M, SHI S L, WU F. Effects of drought stress on root and physiological responses of different drought-tolerant alfalfa varieties[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2018, 51(5): 868–882
- [27] CHEN C W, YANG Y W, LUR H S, et al. A novel function of

- abscisic acid in the regulation of rice (*Oryza sativa* L.) root growth and development[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2006, 47(1): 1–13
- [28] ABBAS G, CHEN Y L, KHAN F, et al. Salinity and low phosphorus differentially affect shoot and root traits in two wheat cultivars with contrasting tolerance to salt[J]. *Agronomy*, 2018, 8(8): 155
- [29] 刘建新, 王鑫, 王瑞娟, 等. 碱胁迫对黑麦草幼苗根系活性氧代谢和渗透溶质积累的影响[J]. *植物研究*, 2011, 31(6): 674–679  
LIU J X, WANG X, WANG R J, et al. Effects of alkaline stress on the metabolism of reactive oxygen species and osmotic accumulation in ryegrass seedling roots[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2011, 31(6): 674–679
- [30] LYU B S, LI X W, MA H Y, et al. Differences in growth and physiology of rice in response to different saline-alkaline stress factors[J]. *Agronomy Journal*, 2013, 105(6): 1889
- [31] SONG X, WANG S M, JIANG Y W. Genotypic variations in plant growth and nutritional elements of perennial ryegrass accessions under salinity stress[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2017, 142(6): 476–483
- [32] COUÉE I, SULMON C, GOUESBET G, et al. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(3): 449–459
- [33] YE T T, WANG Y P, FENG Y Q, et al. Physiological and metabolomic responses of bermudagrass (*Cynodon dactylon*) to alkali stress[J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 171(1): 22–33
- [34] SUN J K, HE L, LI T. Response of seedling growth and physiology of *Sorghum bicolor* (L.) Moench to saline-alkali stress[J]. *PLoS One*, 2019, 14(7): e0220340
- [35] HU H R, LIU H, DU G H, et al. Fiber and seed type of hemp (*Cannabis sativa* L.) responded differently to salt-alkali stress in seedling growth and physiological indices[J]. *Industrial Crops and Products*, 2019, 129: 624–630
- [36] 牛最荣, 赵霞, 张芮, 等. 水分胁迫对日光温室葡萄叶片生理变化及果实发育的影响[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2020, 28(2): 265–271  
NIU Z R, ZHAO X, ZHANG R, et al. Effects of water stress at different growth stages on leaf physiological changes and fruit development of grape in greenhouse[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2020, 28(2): 265–271
- [37] BAXTER A, MITTLER R, SUZUKI N. ROS as key players in plant stress signalling[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(5): 1229–1240
- [38] DODERER A, KOKKELINK I, VAN DER VEEN S, et al. Purification and characterization of two lipoxygenase isoenzymes from germinating barley[J]. *Biochimica et Biophysica Acta: BBA - Protein Structure and Molecular Enzymology*, 1992, 1120(1): 97–104
- [39] 刘建新, 王金成, 贾海燕. 燕麦幼苗对盐胁迫和碱胁迫的生理响应差异[J]. *水土保持学报*, 2015, 29(5): 331–336  
LIU J X, WANG J C, JIA H Y. Differences between physiological responses of *Avena nuda* seedlings to salt and alkali stresses[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2015, 29(5): 331–336
- [40] 郭慧娟, 胡涛, 傅金民. 苏打碱胁迫对多年生黑麦草的生理影响[J]. *草业学报*, 2012, 21(1): 118–125  
GUO H J, HU T, FU J M. Effects of saline sodic stress on growth and physiological responses of *Lolium perenne*[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(1): 118–125
- [41] KUMAR S, LI G J, YANG J J, et al. Investigation of an antioxidative system for salinity tolerance in *Oenothera javanica*[J]. *Antioxidants*, 2020, 9(10): 940
- [42] WANG X, FANG G, YANG J, et al. A thioredoxin-dependent glutathione peroxidase (OsGPX5) is required for rice normal development and salt stress tolerance[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2017, 35(3): 333–342
- [43] HE Y H, WU Z S, WANG W F, et al. Different responses of *Capsicum annuum* L. root and shoot to salt stress with *Pseudomonas putida* rs-198 inoculation[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2019, 38(3): 799–811
- [44] JIA X, WANG H, SVETLA S, et al. Comparative physiological responses and adaptive strategies of apple *Malus halliana* to salt, alkali and saline-alkali stress[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 245: 154–162
- [45] QIN Y, BAI J, WANG Y, et al. Comparative effects of salt and alkali stress on photosynthesis and root physiology of oat at anthesis[J]. *Archives of Biological Sciences*, 2018, 70(2): 329–338
- [46] CHEN Y Y, LI Y Y, SUN P, et al. Interactive effects of salt and alkali stresses on growth, physiological responses and nutrient (N, P) removal performance of *Ruppia maritima*[J]. *Ecological Engineering*, 2017, 104: 177–183
- [47] WANG Y Y, ZHAO H, QIN H, et al. The synthesis of ascorbic acid in rice roots plays an important role in the salt tolerance of rice by scavenging ROS[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(11): 3347
- [48] TURNER A J, ARZOLA C I, NUNEZ G H. High pH stress affects root morphology and nutritional status of hydroponically grown *Rhododendron* (*Rhododendron* spp.)[J]. *Plants*, 2020, 9(8): 1019
- [49] ZHANG H H, LI X, CHE Y H, et al. A study on the effects of salinity and pH on PS function in mulberry seedling leaves under saline-alkali mixed stress[J]. *Trees*, 2020, 34(3): 693–706
- [50] GUO R, YANG Z Z, LI F, et al. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress[J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15: 170
- [51] HU L X, ZHANG P P, JIANG Y, et al. Metabolomic analysis revealed differential adaptation to salinity and alkalinity stress in Kentucky bluegrass (*Poa pratensis*)[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2015, 33(1): 56–68
- [52] 安玉艳, 梁宗锁. 植物应对干旱胁迫的阶段性策略[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(10): 2907–2915  
AN Y Y, LIANG Z S. Staged strategy of plants in response to drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(10): 2907–2915