



刘晴,孙露宏,门龙楠,王婧泽,刘凯,郭夏宇. 水稻的抗氧化防御及离子稳态调控系统对盐胁迫的阶段性响应[J]. 中国农业大学学报, 2026,31(03):63-77.
LIU Qing, SUN Luhong, MEN Longnan, WANG Jingze, LIU Kai, GUO Xiayu. Stage-specific response of rice antioxidant defense and ion homeostasis to salt stress[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2026,31(03):63-77.
DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2026.03.06

水稻的抗氧化防御及离子稳态调控系统对盐胁迫的阶段性响应

刘晴¹ 孙露宏² 门龙楠¹ 王婧泽¹ 刘凯³ 郭夏宇⁴

(1. 黑龙江省农业科学院 绥化分院, 黑龙江 绥化 152052;

2. 农业农村部稻米及加工品质与营养检验测试中心(桦川), 黑龙江 佳木斯 154399;

3. 黑龙江省农业科学院, 哈尔滨 150086;

4. 三亚市国家耐盐碱水稻技术创新中心, 海南 三亚 572019)

摘要 为明确水稻抗氧化防御及离子稳态调控系统在不同生育阶段对盐胁迫的敏感性差异,以耐盐水稻品种‘绥粳 311’(SJ 311)和盐敏感品种‘绥粳 326’(SJ 326)为材料,对于幼苗期(S期)、分蘖拔节期(TJ期)、抽穗开花期(FH期)和结实期(GF期)4个特定阶段,以及从幼苗期开始的3个连续阶段(S+TJ期、S+TJ+FH期、S+TJ+FH+GF期),采用50 mmol/L NaCl模拟盐胁迫,测定2个品种的生长特性(株高、分蘖数、叶绿素含量)、营养元素阳离子(Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 及微量元素)、阴离子(Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 PO_4^{3-})、渗透调节物质(脯氨酸、总可溶性糖)、丙二醛(MDA)含量及抗氧化酶(SOD、APX、CAT、GPX)与非酶抗氧化物质(DHA/AsA、GSH)活性,进而分析其抗盐机理及响应特征。结果表明:2个品种均在S期对盐胁迫最为敏感,其次为FH期。在连续阶段处理中,S+TJ期的胁迫对生长影响不显著。‘SJ 311’在成株期(耐盐性表现为GF期 $\geq$ FH期 $>$ TJ期)和连续盐胁迫下表现出更高耐受性。其超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化氢酶(CAT)活性显著升高,抗氧化能力增强;而谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)活性相对较低(相对变化为负值)。(‘SJ 311’的非酶抗氧化物质DHA/AsA和GSH水平波动幅度小于‘SJ 326’,表明其氧化还原稳态调控能力更强。此外,‘SJ 311’能有效抑制 Na^+ 的吸收与积累,维持较低的 Na^+/K^+ 、 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ 比值,且 Fe^{3+} 、 Mn^{2+} 、 Co^{3+} 含量较高, Cl^- 和 SO_4^{2-} 含量较低,离子稳态调控能力显著增强。综上所述,水稻耐盐性具有显著的阶段特异性,‘SJ 311’通过协同增强抗氧化防御、渗透调节及离子稳态调控能力,在成株期及连续盐胁迫下表现出更强的耐受性。

关键词 水稻; 盐胁迫; 抗氧化防御; 离子稳态调控; 阶段特异性

中图分类号 S511

文章编号 1007-4333(2026)03-0063-15

文献标志码 A

Stage-specific response of rice antioxidant defense and ion homeostasis to salt stress

LIU Qing¹, SUN Luhong², MEN Longnan¹, WANG Jingze¹, LIU Kai³, GUO Xiayu⁴

(1. Suihua Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Suihua 152052, China;

2. Inspection and Testing Center for Quality and Nutrition of Rice and Processed Rice Products, Ministry of Agriculture and Rural Affairs (Huachuan), Jiamusi 154399, China;

3. Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China;

4. National Technical Innovation Center for Saline-Alkali Tolerant Rice, Sanya 572019, China)

Abstract To investigate the differential sensitivity of antioxidant defense and ion homeostasis regulatory systems to salt stress across rice developmental stages, salt-tolerant variety ‘Suijing 311’ (SJ 311) and the salt-sensitive variety ‘Suijing 326’ (SJ 326) were used. Salt stress was simulated by treatment with 50 mmol/L NaCl at four

收稿日期: 2025-05-12;接受日期: 2025-08-10

基金项目: 黑龙江省重点研发计划(创新基地)(JD2023GJ04);黑龙江省省属科研院所科研业务费(CZKYF2025-1-B010);黑龙江省农业科学院“农业科技创新跨越工程”重大项目(CX23ZD02);黑龙江省农业科学院院级项目(2020FJZX031);黑龙江省农业科学院绥化分院科技创新项目(SHFY2022-07)

第一作者: 刘晴(ORCID:0009-0007-9360-8080),副研究员,主要从事水稻遗传育种与栽培研究,E-mail:285394703@qq.com

specific growth stages: seedling stage (S), tillering-jointing stage (TJ), heading-flowering stage (FH), and grain-filling stage (GF), as well as three consecutive stage combinations starting from the seedling stage (S+TJ, S+TJ+FH, and S+TJ+FH+GF). Growth traits (plant height, tiller number, chlorophyll content), nutrient cations (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , and trace elements), anions (Cl^- , SO_4^{2-} , PO_4^{3-}), osmolytes (proline, total soluble sugars), malondialdehyde (MDA) content, enzymatic antioxidants (SOD, APX, CAT, GPX), and non-enzymatic antioxidants (DHA/AsA, GSH) were determined to analyze salt tolerance mechanisms and response characteristics. The results showed that both varieties were most sensitive to salt stress at the seedling stage, followed by the heading-flowering stage. Among the consecutive stage treatments, salt stress during the S+TJ period had no significant impact on growth. At mature stages, 'SJ 311' exhibited higher salt tolerance ($\text{GF} \geq \text{FH} > \text{TJ}$) under both stage-specific and continuous salt stress. Activities of superoxide dismutase (SOD), ascorbate peroxidase (APX), and catalase (CAT) were significantly elevated in 'SJ 311', which enhanced its antioxidant capacity, while glutathione peroxidase (GPX) activity showed a relative decrease (negative relative change). The levels of non-enzymatic antioxidants DHA/AsA and GSH in 'SJ 311' fluctuated less than those in 'SJ 326', indicating a stronger capacity for redox homeostasis regulation. Moreover, 'SJ 311' effectively restricted Na^+ uptake and accumulation, maintained lower Na^+/K^+ , $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$, and $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ ratios. It also exhibited higher contents of Fe^{3+} , Mn^{2+} , and Co^{3+} but lower levels of Cl^- and SO_4^{2-} , thereby significantly enhancing ion homeostasis. In summary, rice salt tolerance is stage-specific. 'SJ 311' displays stronger tolerance during mature stages under continuous salt stress by synergistically enhancing antioxidant defense, osmotic regulation, and ion homeostasis mechanisms.

Keywords rice; salt stress; antioxidant defence; ion homeostasis; stage-specific response

土壤盐化已经成为一个全球性的环境问题,在气候迅速变化的情况下,预计未来其程度将进一步加剧^[1]。盐渍化对许多粮食作物的生长和产量产生不利影响,尤其对养育全球一半以上人口的主要粮食作物——水稻(*Oryza sativa* L.)的影响更为突出^[2]。水稻是对盐分最敏感的谷类作物之一,当土壤盐度达到4.3 g/L时,其产量损失可高达50%^[3]。水稻的耐盐性取决于基因型、发育阶段和组织部位^[4]。因此,阐明并提高水稻在不同生长发育阶段的耐盐性,对有效利用盐地资源,促进农业可持续发展以及应对未来的世界粮食挑战具有重要意义。

目前,关于盐胁迫对水稻植株影响的研究多集中于个别生长阶段的响应,而对于多个阶段组合(综合阶段)的盐胁迫响应尚缺乏系统研究。盐胁迫对作物的影响呈现出明确的阶段性发展过程:首先是渗透胁迫的积累,其次是离子毒性,进而是严重的营养缺乏,最终导致生长抑制和减产;盐胁迫还会损害光合作用和生长发育,表现为株高降低、分蘖数减少、生物量下降,甚至引发部分不育^[5]。盐胁迫的毒害效应通常与 Na^+ 的过量积累有关,这会破坏作物体内的离子平衡(Na^+/K^+)。维持细胞内 K^+ 稳态对调节诸多生理功能至关重要^[6],包括渗透调节、叶绿体发育、气孔导度、细胞膜pH调节、韧皮

部转运和膜电位稳定等,最终影响作物的生长和产量^[7]。丙二醛(malondialdehyde, MDA)水平升高表明盐胁迫会增加脂质过氧化,反映了氧化还原失衡与膜损伤程度^[6]。

植物通过双系统抵御盐分诱导产生的活性氧(reactive oxygen species, ROS)所带来的不利影响。首先是抗氧化酶类,如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)等。其次是非抗氧化酶类,如抗坏血酸(ascorbate, ASC)、谷胱甘肽(glutathione, GSH)、生育酚、酚类和类黄酮等^[8]。与ROS平衡类似,离子稳态调节在植物耐盐性中起着重要的作用。植物本身具有排斥或螯合离子的机制,以减少 Na^+ 或 Cl^- 在根部富集并向幼叶转运^[9]。离子稳态对维持植物正常生长和功能至关重要^[10]。盐胁迫下,植物的营养状况会受到负面影响,因为高浓度的 Na^+ 或 Cl^- 会抑制生长发育所必需的各种常量营养元素(NO_3^- 、 PO_4^{3-} 、 K^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+})和微量元素(Cu^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Mo^{3+} 、 Fe^{3+} 、 Co^{3+})的吸收^[11]。土壤中过高的 Na^+ 或 Cl^- 的浓度还可能会抑制矿质元素的吸收,导致土壤中 Na^+/K^+ 、 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ 等比值失衡,从而影响植物

的生理特性^[12]。由于 Cl⁻和 NO₃⁻、Na⁺和 NH₄⁺之间的相互作用,高盐胁迫会降低植物的氮积累量,抑制生长和产量^[13]。基于土壤环境的 pH,盐分积累会使 PO₄³⁻与微量阳离子(Ca²⁺、Mg²⁺、Zn²⁺)形成沉淀,导致植物无法获取 PO₄³⁻,从而诱发盐胁迫引起的植物缺磷^[14]。尽管盐胁迫诱导水稻植株引起的生理生化变化已得到部分证实,但对水稻在特定阶段的耐盐性和防御机制的研究鲜有报道。为此,本研究以耐盐品种‘绥粳 311’(SJ 311)和盐敏感品种‘绥粳 326’(SJ 326)为试材,从幼苗至成熟的整个生长过程中进行外源施加 50 mmol/L NaCl模拟盐胁迫,分别在秧苗期(S期)、分蘖拔节期(TJ期)、抽穗开花期(FH期)、结实期(GF期)4个特定阶段,以及 S+TJ、S+TJ+FH 和 S+TJ+FH+GF 连续阶段组合进行处理,对 2 个水稻品种的生长特性、营养元素阳离子、阴离子、渗透调节物质、丙二醛含量及抗氧化物质活性的变化进行比较,旨在揭示水稻在不同生长发育阶段对于盐胁迫的敏感性差异,并探究与抗氧化防御及离子稳态调控能力密切相关的生化属性,以期为沿海及特定区域的作物改良提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试的水稻品种分别为耐盐品种‘绥粳 311’

(SJ 311)和盐敏感品种‘绥粳 326’(SJ 326)由黑龙江省农业科学院绥化分院提供。试验在可控环境生长室中进行。生长条件设定为昼夜温度 30 °C/25 °C,光照周期 14 h 光照/10 h 黑暗,相对湿度(RH) 70%~80%,光照强度为 900~1 000 μmol/(m²·s)。将 2 个品种的种子经表面消毒处理后发芽 48 h 备用。

1.2 试验设计

盐胁迫处理分为特定阶段和连续阶段两类。特定阶段处理分别在秧苗期(S,I组)、分蘖拔节期(TJ,II组)、抽穗开花期(FH,III组)、结实期(GF,IV组)进行,每个阶段用 50 mmol/L NaCl 处理 10 d。连续阶段处理组(V、VI、VII组)从移栽后第 7 天开始,分别覆盖 S+TJ、S+TJ+FH 和 S+TJ+FH+GF 阶段组合,持续进行盐胁迫,并在最后一个阶段结束后继续处理 10 d。采用随机区组试验设计(randomized block design,RBD),每处理 3 次重复,每次重复 3 盆,每盆 5 株四叶期健康幼苗,每盆装土 12 kg。通过预实验筛选确定 50 mmol/L NaCl 为适宜的盐胁迫浓度,约为每盆添加 9.5 g NaCl,土壤持水量 3.25 L(含 1.90 L 饱和含水和 1.35 L 积水)。间歇喷水保持 5 cm 积水深度。I(S)、II(TJ)、III(FH)、IV(GF)组分别在移栽后第 7、22、50、75 天开始处理,持续 10 d;V组(S+TJ)在第 7 和 22 天处理;VI组(S+TJ+FH)在第 7、22、50 天处理;VII组(S+TJ+FH+GF)在第 7、22、50、

表 1 不同生长阶段盐胁迫处理组及其对应水稻生长周期					
Table 1 Salt stress treatment groups at different growth stages and their corresponding rice growth periods					
分组 Group	盐胁迫处理 Salt stress treatment	生长周期 Growth cycle			
		第 26—45 天 Days 26-45	第 46—75 天 Days 46-75	第 76—100 天 Days 76-100	第 101—130 天 Days 110-130
特定阶段 Specific stage	I-(S)	秧苗期(S) Seedling			
	II-(TJ)		分蘖拔节期(TJ) Tiller-jointing		
	III-(FH)			抽穗开花期(FH) Flowering-heading	
	IV-(GF)				结实期(GF) Grain-filling
综合阶段 Integrated phase	V-(S+TJ)	秧苗期+分蘖拔节期(S+TJ) Seedling + tiller-jointing			
	VI-(S+TJ+FH)	秧苗期+分蘖拔节期+抽穗开花期(S+TJ+FH) Seedling + tiller-jointing + flowering-heading			
	VII-(S+TJ+FH+GF)	秧苗期+分蘖拔节期+抽穗开花期+结实期(S+TJ+FH+GF) Seedling + tiller-jointing + flowering-heading + grain-filling			

75天处理。所有连续处理组在末次胁迫后均额外处理10 d。盐胁迫结束后第10天收获。收获时将植株连根取出,用水冲洗净根系。每重复随机选取5株,共15株用于各项测定。离子组学分析采集根和茎叶部分并烘干;测定渗透溶质和抗氧化物时,根和茎叶样本经液氮速冻后储存于 -80°C 备用。

1.2 生长特性参数的测定

在特定阶段(I~IV组)和每个综合阶段(V~VII组)盐胁迫时进行10 d的NaCl处理(表1)。每个重复试验随机选取5株,每组共15株,测定株高和分蘖数,并使用日本美能达SPAD-502叶绿素仪测定叶绿素的相对含量(soil plant analysis development, SPAD)。记录各处理组中单株植株及其各自对照组的根部(地下部分)和茎叶(地上部分)鲜重的差异表型。根部和茎叶的干重则是在烘箱中干燥至恒重后测定。

1.3 营养元素阳离子的测定

为了估算常量元素阳离子(Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+})和微量元素阳离子(Mn^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Fe^{3+} 、 Co^{3+}),将根部和茎叶样品在 $(65\pm 5)^{\circ}\text{C}$ 的烘箱中干燥48 h。用研磨机将样品研磨后过筛。称取0.5 g样品加入硝酸进行微波消解,用水定容至50 mL,上机。使用火焰原子吸收光谱仪(ZEEnit 700P,德国耶拿)测定 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的浓度。通过绘制校准曲线计算样品中分析物的浓度。使用美国赛默飞世尔科技公司的电感耦合等离子体质谱仪(iCAP RQ)测定 Mn^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Fe^{3+} 和 Co^{3+} 的浓度。使用有证标准溶液铑(Rh)作为内标,采用KED模式消除干扰并绘制标准曲线计算样品中分析物的浓度。

1.4 阴离子的测定

在提取 Cl^- 、 SO_4^{2-} 和 PO_4^{3-} 时,将茎叶和根部样品在 65°C 的烘箱中烘干48 h,然后用研磨机研磨样品,使其通过20目筛。将0.1 g烘干的作物材料放入研钵中,用去离子水匀浆,然后在 80°C 的水浴中保持15 min,随后超声1 h,在转速7 500 r/min转速下离心10 min,上清液经抽滤后,基于离子色谱抑制电导法分离不同的阴离子并进行定量分析。

1.5 渗透溶质的测定

茎叶和根部组织中脯氨酸含量的测定。将液氮中研磨的茎叶和根部样品取出100 mg与1 mL的磺基水杨酸溶液(3%, w/v)混合,在10 000 r/min转速下离心10 min。将1 mL上清液与等体积的冰醋酸、茚三酮试剂混合,然后在沸水浴中孵育1 h,随后快速冷

却终止反应。反应物升温至室温后,用2 mL甲苯剧烈搅拌进行相分离。以甲苯为空白,在520 nm波长处测定吸光度,绘制脯氨酸标准曲线,脯氨酸含量以mg/g表示。

总可溶性糖的测定。用10 mL 80%的乙醇对100 mg的茎叶和根部样品进行匀浆。在10 000 r/min转速下离心10 min,然后将1 mL上清液与3 mL蒽酮试剂(72%, w/w)混合进行反应。反应物在沸水浴中孵育15 min后,快速冷却终止反应。在625 nm波长处测量吸光度,以葡萄糖为标准物质测定总可溶性糖含量。总可溶性糖(TSS)含量以mg/g表示。

1.6 丙二醛的测定

丙二醛(MDA)含量的测定。简单地说,将100 mg茎叶和根部的组织在液氮中均质,并在1 mL 0.1%三氯乙酸溶液中提取。在12 000 r/min转速下离心10 min后,取0.5 mL上清液与等体积的硫代巴比妥酸(TBA)溶液反应。将反应物在沸水浴中孵育30 min,然后快速冷却终止反应。反应物升至室温后,在 25°C 下以12 000 r/min转速离心10 min,收集上清液。在532和600 nm波长下测定上清液的吸光度,MDA浓度以 $\mu\text{mol/g}$ 表示。

1.7 抗氧化物质活性的测定

抗氧化酶类物质的测定。在含有100 mmol/L磷酸二氢钾缓冲液($\text{pH}=7.0$)、0.1 mmol/L EDTA和1%聚乙烯吡咯烷酮(w/V)的冷冻提取缓冲液中均质提取茎叶和根部组织的总蛋白并进行定量分析。对同一提取物中的超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)和谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)的活性分别进行测定,活性单位以U/mg蛋白表示^[15]。

非酶抗氧化物质的测定。分别测定茎叶和根部组织中氧化型、还原型抗坏血酸(DHA和AsA)以及还原型谷胱甘肽(GSH)的含量。基于Pandey等^[16]的前处理方法优化后进行检测,在525 nm波长处测量还原型抗坏血酸(AsA)的吸光度。从总抗坏血酸中减去AsA的值,即可计算出氧化型抗坏血酸(DHA)的含量。还原型谷胱甘肽含量则使用邻苯二甲醛作为荧光剂进行荧光测定。在420 nm波长处测定荧光强度。

1.8 数据分析

试验采用随机区组设计,3个重复试验。在研究离子元素和生化参数时,随机选取3株进行测定,所有数据均用平均值 $\pm$ 标准差来表示。在进行统

计分析时,需要计算与各自对照组的倍数相对变化,所以试验数据换算成 $\log_2$ (处理组/对照组)能够更好地表示与各自对照组的增减变化趋势。对整个数据组进行单因素方差分析(ANOVA)以确定数据的有效性,并进行邓肯多重范围检验,以评估数据间的显著性差异($P \leq 0.05$)。使用 Origin 2021 数据处理软件进行统计分析与作图。

2 结果与分析

2.1 水稻植株的生长特性

由图1可知,在特定阶段(S、TJ、FH、GF期)盐胁迫下,2个品种水稻植株的SPAD值均呈现下降趋势;且多数阶段中,‘SJ 326’的降幅大于‘SJ 311’。‘SJ 311’和‘SJ 326’在综合阶段S+TJ、S+TJ+FH和S+TJ+FH+GF盐胁迫处理中,SPAD值虽有所下降,但变化不显著(降幅0.03~0.12倍)。株高方面,除‘SJ 326’在S期受盐胁迫较敏感,株高降低0.14倍外;其余不同阶段的盐胁迫处理组中的株高虽均有下降,但无显著变化。分蘖数在GF期受影响最小,其余6个胁迫阶段‘SJ 326’的降幅均大于‘SJ 311’,特别在S期和S+TJ+FH+GF期分别减少了0.39和0.32倍。由图1(D-G)可知,水稻植株的根部及茎叶的鲜重和干重,在特定阶段和综合阶段的盐胁迫下‘SJ 311’和‘SJ 326’的损伤程度相似,尤其在综合阶段的损伤程度比特定阶段更大;但与‘SJ 326’相比,‘SJ 311’在3个综合阶段处理组中表现出较低的敏感性,表明‘SJ 311’对综合阶段盐胁迫的耐受性更高。

2.2 水稻植株的抗氧化防御能力

由图2可知,‘SJ 311’和‘SJ 326’在特定阶段S期和TJ期时,根部和茎叶的APX活性均呈现正增长(根部增幅>1),然而仅‘SJ 311’在S期茎叶增幅>1。FH期,‘SJ 311’根部和茎叶的APX仍为正增长(茎叶>根部),而‘SJ 326’则呈现负增长,并且茎叶受影响较大,增长倍数超过1倍。GF期,2个品种APX含量均呈现负增长。在各阶段,‘SJ 311’根部和茎叶的GPX主要呈现负增长,且增长幅度较大;而‘SJ 326’根部和茎叶的GPX呈现正增长,且增长幅度较小。除了‘SJ 311’根部的CAT活性在所有盐胁迫阶段均处于正增长(最大增幅599%)外,其余阶段的CAT活性变化无一致规律。‘SJ 311’茎叶的SOD活性除了在S+TJ期呈现负

增长外,其余阶段均为正增长(FH期最高)。
‘SJ 326’根部的SOD活性仅在TJ期增长幅度最大,且呈正增长,其余阶段负增长,茎叶SOD活性在S+TJ+FH期降幅最大(52%)。

2.3 水稻植株对细胞氧化还原状态的调节能力

2种水稻植株的DHA/AsA比值受盐胁迫的影响较大。由图3(a)可知,只有‘SJ 311’根部在特定阶段TJ期小幅下降(5%),以及在特定阶段的4个生长期(S、TJ、FH和GF期),‘SJ 311’茎叶的DHA/AsA均有一定程度下降,降幅为40%~76%。除上述外,2个品种在不同阶段的盐胁迫下,均呈现正增长,并且‘SJ 326’的增幅总体高于‘SJ 311’。尤其在综合阶段S+TJ+FH期,‘SJ 326’根部的增长倍数达到最大值(约12倍)。由图3(b)可知,GSH含量在各胁迫阶段均受抑制(负增长),‘SJ 326’根部和茎叶中GSH含量受盐胁迫的抑制程度均大于‘SJ 311’,且‘SJ 311’和‘SJ 326’的根部GSH下降幅度均大于茎叶。在综合阶段S+TJ+FH+GF期受盐胁迫的影响最大。在任何的盐胁迫阶段,‘SJ 311’的茎叶中GSH水平均未下降。

2.4 盐胁迫对水稻植株渗透调节和脂质过氧化的影响

由图4可知,盐胁迫下‘SJ 311’根部的脯氨酸含量在S期和S+TJ期有所增长,其余阶段均呈下降趋势;茎叶脯氨酸含量除S+TJ期下降外,其余阶段均上升。‘SJ 326’根部的脯氨酸仅在S期增加,在FH期降幅最大(79%);茎叶的脯氨酸则是在4个特定阶段时呈上升趋势,在综合阶段呈下降趋势。‘SJ 326’的TSS含量在根、叶中均下降(根部>茎叶);‘SJ 311’的TSS含量只有在特定阶段S、TJ、FH期增加(21%~35%),其余阶段均下降。为了评估水稻植株的氧化损伤和脂质过氧化,需要对丙二醛(MDA)含量进行分析。在所有不同阶段的盐胁迫下,仅‘SJ 326’茎叶MDA含量在各阶段均显著上升(增幅87%~171%)。

2.5 盐胁迫对水稻植株阳离子的影响

由表2可知,在盐胁迫的不同阶段,‘SJ 326’的 Na^+ 含量均高于‘SJ 311’。在FH、GF及S+TJ+FH+GF期,‘SJ 326’根部 Na^+ 分别为对照的2.2、2.0和3.5倍;而‘SJ 311’与自身对照相比,在这3个阶段的 Na^+ 含量仅为0.54、0.48和0.85倍。茎叶 Na^+ 含量在GF和S+TJ+FH+GF期呈现相似趋

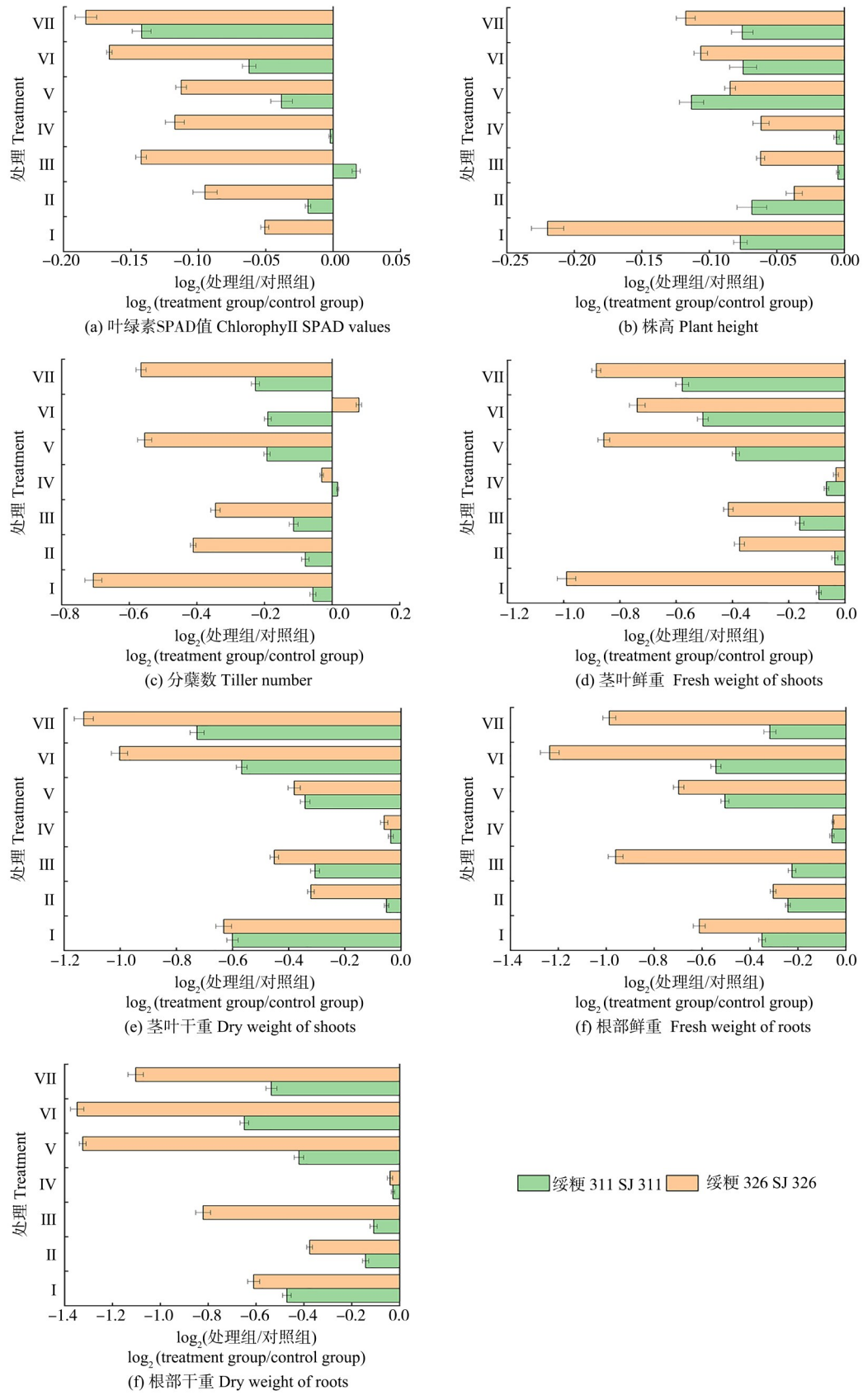


图1 盐胁迫下水稻各阶段生长特性的相对变化

Fig. 1 Relative changes in growth characteristics of rice at different growth stages under salt stress

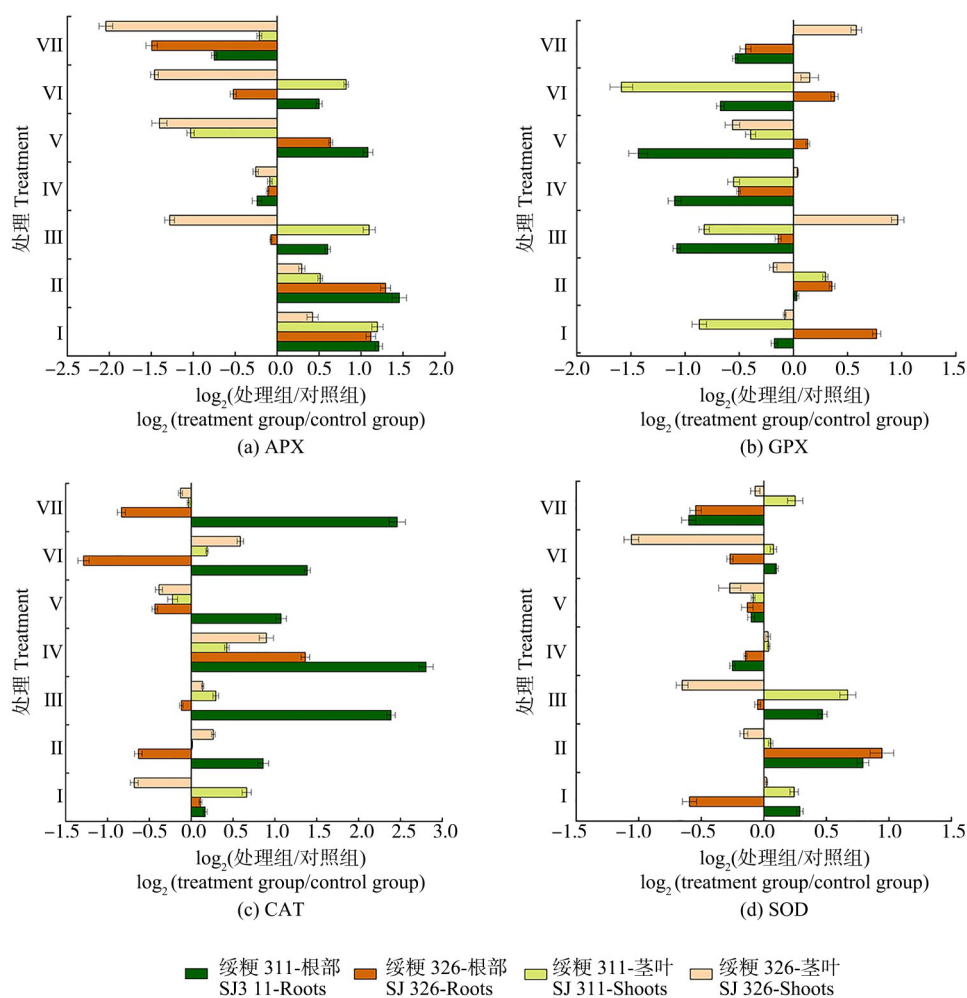


图2 盐胁迫下不同生长阶段水稻抗氧化酶类物质的相对变化

Fig. 2 Relative changes of antioxidant enzymes in rice at different growth stages under salt stress

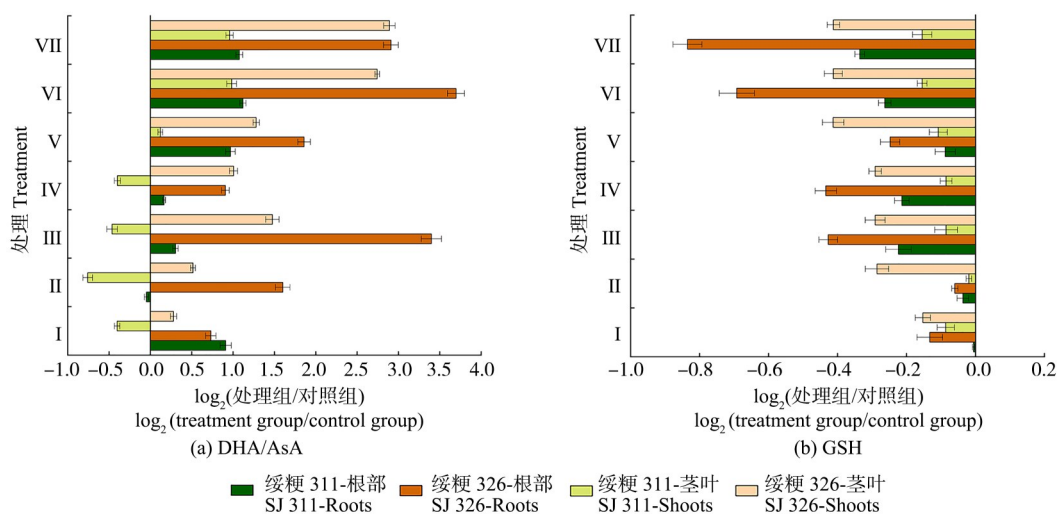


图3 盐胁迫不同生长阶段水稻非酶抗氧化物质的相对变化

Fig. 3 Relative changes of non-enzymatic antioxidants in rice at different growth stages under salt stress

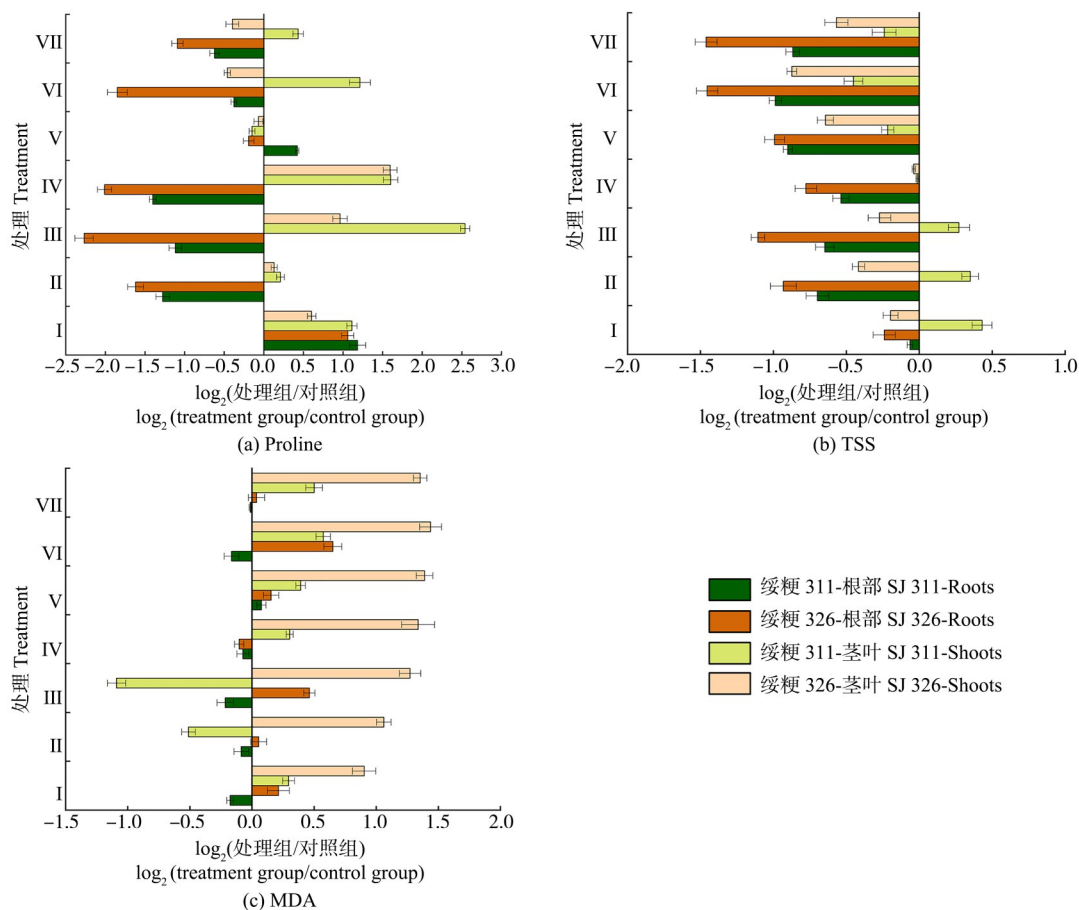


图4 盐胁迫下不同生长阶段水稻渗透调节和脂质过氧化的相对变化

Fig. 4 Relative changes in osmotic regulation and lipid peroxidation of rice at different growth stages under salt stress

势,这与‘SJ 311’比‘SJ 326’相对耐盐的表型一致。2个品种根部的 K^+ 和 Ca^{2+} 含量无显著差异,但‘SJ 311’茎叶的 K^+ 和 Ca^{2+} 含量在各阶段均较高(FH期分别比‘SJ 326’高1.2和1.4倍)。 Mg^{2+} 变化趋势相近。

由表2可知,在不同阶段的盐胁迫下,‘SJ 326’根部因 Na^+ 优先吸收和积累导致 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 、 Na^+/Mg^{2+} 的比值显著上升(FH期分别比‘SJ 311’增加了4.6、4.7和4.1倍)。(‘SJ 311’根部在所有盐胁迫阶段均表现出较低的阳离子比值,但S期除外,与自身对照相比,S期的 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 和 Na^+/Mg^{2+} 的数值较高,分别为1.8、1.9和1.4倍。与根部一样,‘SJ 326’的茎叶也表现出 Na^+ 优先运输的特性,这导致在所有盐胁迫的处理阶段,茎叶中的 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 和 Na^+/Mg^{2+} 比值都较高。‘SJ 311’在所有阶段的比值与对照相当,在S+TJ期茎叶中 Na^+/K^+ 和 Na^+/Ca^{2+} 分别比

‘SJ 326’高3.6和2.8倍,而在S+TJ+FH+GF期分别低2.0和1.8倍。

由表3可知,在不同阶段的盐胁迫中,‘SJ 326’根部和茎叶中 Fe^{3+} 、 Mn^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Co^{3+} 的积累受到抑制,使其易受盐胁迫诱导的毒性影响。与‘SJ 326’相比,除S期外,‘SJ 311’根部和茎叶中的 Fe^{3+} 、 Mn^{2+} 和 Co^{3+} 的积累在所有盐胁迫阶段均显著提高。在所有不同阶段的盐胁迫处理下,水稻‘SJ 311’和‘SJ 326’的 Zn^{2+} 含量都较低,但在FH期,‘SJ 311’根部和茎叶的 Zn^{2+} 含量分别比‘SJ 326’高1.8和1.4倍。

2.6 盐胁迫对水稻植株阴离子的影响

由图5(a)可知,在大多数阶段‘SJ 311’根部和茎叶中 Cl^- 含量低于‘SJ 326’。 Cl^- 在根部的毒性比茎叶严重,综合阶段的盐胁迫‘SJ 326’尤为敏感。与‘SJ 326’相比,‘SJ 311’在TJ期和FH期的根部 Cl^- 含量分别低2.5和2.7倍,FH期茎叶 Cl^- 含量低

表 2 盐胁迫下不同生长阶段水稻植株中常量阳离子的相对变化

Table 2 Relative changes of macronutrient cations in rice plants at different growth stages under salt stress

阳离子 Cation	处理 Treatment	根部(地下部分) Roots (below-ground portion)		茎叶(地上部分) Shoots (above-ground portion)	
		SJ 311	SJ 326	SJ 311	SJ 326
Na ⁺	I	1.582±0.085 ^c	2.159±0.130 ^a	0.444±0.082 ^{def}	3.845±0.093 ^a
	II	0.099±0.024 ^f	1.828±0.125 ^b	0.088±0.017 ^{ghi}	0.350±0.118 ^{fg}
	III	-0.877±0.015 ^h	1.175±0.005 ^d	0.063±0.005 ^{ghi}	0.421±0.075 ^{efg}
	IV	-1.027±0.036 ^h	1.028±0.014 ^d	-0.185±0.021 ⁱ	0.252±0.024 ^{gh}
	V	0.326±0.051 ^e	2.110±0.048 ^a	1.813±0.230 ^c	3.351±0.181 ^b
	VI	0.275±0.030 ^e	1.761±0.031 ^{bc}	0.901±0.006 ^d	0.795±0.045 ^{de}
	VII	-0.219±0.037 ^g	1.812±0.012 ^b	-0.119±0.034 ^{hi}	0.513±0.115 ^{def}
K ⁺	I	-0.192±0.031 ^{cde}	-0.209±0.041 ^{de}	-0.091±0.018 ^{def}	-0.026±0.012 ^{de}
	II	0.093±0.027 ^{bc}	0.044±0.010 ^{bcd}	0.008±0.002 ^{cde}	-0.550±0.035 ⁱ
	III	0.182±0.020 ^b	0.038±0.008 ^{bcd}	0.149±0.016 ^{bc}	-0.124±0.016 ^{efg}
	IV	-0.575±0.086 ^f	-0.432±0.072 ^{ef}	0.043±0.011 ^{cd}	-0.252±0.024 ^{gh}
	V	-0.150±0.073 ^{cde}	0.096±0.024 ^{bc}	-0.219±0.087 ^{gh}	-0.544±0.038 ⁱ
	VI	0.691±0.012 ^a	0.255±0.049 ^b	0.264±0.013 ^b	-0.292±0.027 ^h
	VII	-0.234±0.067 ^{de}	0.218±0.065 ^b	0.442±0.025 ^a	0.138±0.055 ^{bc}
Ca ²⁺	I	-0.301±0.035 ^d	-0.296±0.119 ^d	0.303±0.014 ^b	0.769±0.028 ^a
	II	0.445±0.031 ^a	0.416±0.054 ^a	0.251±0.015 ^{bc}	-0.154±0.043 ^{fg}
	III	0.450±0.042 ^a	0.312±0.042 ^{ab}	0.192±0.017 ^{bcd}	-0.305±0.099 ^{gh}
	IV	0.532±0.058 ^a	0.344±0.068 ^a	-0.064±0.058 ^{ef}	-0.184±0.075 ^{fgh}
	V	-0.027±0.127 ^c	0.035±0.013 ^c	0.055±0.009 ^{cde}	0.121±0.041 ^{bcd}
	VI	0.023±0.010 ^c	0.066±0.035 ^{bc}	0.020±0.011 ^{def}	-0.342±0.068 ^{gh}
	VII	0.312±0.099 ^{ab}	0.375±0.052 ^a	-0.157±0.059 ^{fgh}	-0.360±0.107 ^h
Mg ²⁺	I	0.149±0.029 ^a	-0.029±0.009 ^{bcd}	0.088±0.068 ^{ab}	0.124±0.049 ^a
	II	-0.064±0.032 ^{bcd}	0.060±0.024 ^{ab}	-0.138±0.077 ^{cd}	-0.367±0.031 ^{efg}
	III	-0.040±0.021 ^{bcd}	0.017±0.008 ^{abcd}	-0.094±0.059 ^{bcd}	-0.363±0.042 ^{efg}
	IV	-0.031±0.017 ^{bcd}	0.013±0.010 ^{abcd}	-0.055±0.012 ^{abc}	-0.182±0.101 ^{cde}
	V	-0.095±0.048 ^{bcd}	0.039±0.015 ^{abc}	-0.260±0.056 ^{def}	-0.381±0.038 ^{fg}
	VI	-0.093±0.059 ^{bcd}	-0.033±0.017 ^{bcd}	-0.205±0.079 ^{cdef}	-0.484±0.043 ^g
	VII	-0.134±0.024 ^d	-0.118±0.045 ^{cd}	-0.117±0.012 ^{cd}	-0.358±0.055 ^{efg}
Na ⁺ /K ⁺	I	1.774±0.092 ^{bc}	2.368±0.151 ^a	0.535±0.171 ^{de}	3.871±0.159 ^{de}
	II	0.006±0.053 ^f	1.784±0.174 ^{bc}	0.080±0.253 ^{fg}	0.900±0.108 ^{de}
	III	-1.059±0.041 ^h	1.137±0.038 ^d	-0.086±0.015 ^g	0.545±0.065 ^{de}
	IV	-0.452±0.183 ^g	1.460±0.059 ^c	-0.228±0.111 ^{gh}	0.504±0.053 ^{de}
	V	0.476±0.130 ^e	2.014±0.102 ^b	2.032±0.206 ^b	3.895±0.177 ^{de}
	VI	-0.416±0.045 ^g	1.506±0.061 ^c	0.637±0.015 ^{de}	1.087±0.060 ^{de}

表2(续)

阳离子 Cation	处理 Treatment	根部(地下部分) Roots (below-ground portion)		茎叶(地上部分) Shoots (above-ground portion)	
		Roots (below-ground portion)		Shoots (above-ground portion)	
		SJ 311	SJ 326	SJ 311	SJ 326
Na ⁺ /Ca ²⁺	VII	0.015±0.142 ^f	1.594±0.110 ^c	-0.561±0.123 ^h	0.375±0.169 ^{de}
	I	1.883±0.051 ^{bc}	2.455±0.039 ^a	0.141±0.201 ^{ef}	3.076±0.072 ^a
	II	-0.346±0.052 ^b	1.412±0.101 ^e	-0.163±0.239 ^f	0.504±0.083 ^{de}
	III	-1.327±0.044 ⁱ	0.863±0.051 ^f	-0.129±0.022 ^f	0.726±0.187 ^{cd}
	IV	-1.559±0.045 ⁱ	0.684±0.116 ^f	-0.121±0.050 ^f	0.436±0.066 ^{de}
	V	0.353±0.152 ^g	2.075±0.098 ^{bc}	1.758±0.198 ^b	3.230±0.221 ^a
	VI	0.252±0.098 ^g	1.695±0.070 ^{cd}	0.881±0.049 ^{cd}	1.137±0.119 ^c
Na ⁺ /Mg ²⁺	VII	-0.531±0.134 ^h	1.437±0.112 ^{de}	0.038±0.144 ^{ef}	0.873±0.210 ^{cd}
	I	1.433±0.109 ^d	2.188±0.097 ^a	0.356±0.174 ^{efg}	3.721±0.152 ^a
	II	0.163±0.061 ^g	1.768±0.133 ^c	0.226±0.225 ^{ef}	0.717±0.103 ^{ede}
	III	-0.837±0.012 ^b	1.158±0.020 ^e	0.157±0.070 ^{igh}	0.784±0.139 ^{ef}
	IV	-0.996±0.070 ^b	1.015±0.035 ^e	-0.130±0.045 ^h	0.434±0.044 ^{efg}
	V	0.421±0.073 ^f	2.071±0.056 ^{ab}	2.073±0.193 ^b	3.732±0.211 ^a
	VI	0.368±0.110 ^f	1.794±0.077 ^{bc}	1.106±0.079 ^c	1.279±0.120 ^{cd}
	VII	-0.085±0.016 ^g	1.930±0.012 ^{bc}	-0.002±0.103 ^{gh}	0.871±0.106 ^{de}

注:表中所有数据均已换算成log₂(处理组/对照组)。不同小写字母表示具有显著性差异, $P\leq 0.05$ 。下同。
Note: All data in the table have been converted to log₂ (treatment group/control group). Different lower case letters indicate significant differences, $P\leq 0.05$. The same below.

2.5和2.7倍,FH期茎叶Cl⁻含量低1.3倍。S期时,‘SJ 311’和‘SJ 326’的根部中Cl⁻含量分别增加了4.0倍和1.7倍;但‘SJ 311’茎叶无变化。S+TJ期和S+TJ+FH+GF期,‘SJ 311’根部Cl⁻含量分别比‘SJ 326’低2.1和4.8倍,只有在GF期时的水稻茎叶中Cl⁻含量下降。由图5(b)可知,‘SJ 311’茎叶中的SO₄²⁻含量仅在S+TJ+FH+GF期增加,其余阶段降低;‘SJ 326’茎叶中的SO₄²⁻含量仅在S期降低,其余阶段均有所增加,且其根部在所有阶段均增加。由图5(c)可知,PO₄³⁻含量在‘SJ 311’根部除S期外均下降;‘SJ 326’根部的PO₄³⁻含量仅在S+TJ+FH+GF期增加,茎叶PO₄³⁻含量仅在S期增加,其余阶段下降。

3 讨论

3.1 水稻植株对盐胁迫的阶段响应

水稻秧苗期与发育期的耐盐性并不完全相关,因此评价全生育期耐盐性需进行多阶段表型分析。

本研究中,2个品种在S期的根、叶重量均下降,表明秧苗期对盐胁迫的敏感性较高。秧苗期的水稻若发育不良,可能会产生较高程度的渗透和离子胁迫,导致水分亏缺和植株生物量降低^[17]。然而,成株期的耐盐性受不同基因调控^[18]。本试验中,‘SJ 326’不同阶段的盐胁迫敏感性顺序为S>FH>TJ>GF期;‘SJ 311’则在3个成株阶段均表现耐盐,顺序为GF≥FH>TJ期。3个综合阶段的盐胁迫对‘SJ 311’的影响无显著差异,说明秧苗期和分蘖拔节期是决定植株全生育期表型的关键阶段。因此,‘SJ 311’可作为成株期及全生育期耐盐的优良材料,其可能通过根系稀释或抑制盐分、限制Na⁺向茎叶转运等机制维持较好的生长。在生产中,于秧苗期和分蘖拔节期合理调控灌溉,可有助于提高盐渍条件下水稻的产量。

3.2 抗氧化防御和渗透调节对盐胁迫的响应

盐胁迫引发的离子失衡和氧化应激导致活性氧(ROS)过量积累,包括H₂O₂和O₂⁻。虽然植物具

表 3 盐胁迫下不同生长阶段的水稻植株中微量阳离子的相对变化

Table 3 Relative changes of trace cations in rice plants at different growth stages under salt stress

阳离子 Cation	处理 Treatment	根部(地下部分) Roots (below-ground portion)		茎叶(地上部分) Shoots (above-ground portion)	
		SJ 311	SJ 326	SJ 311	SJ 326
Fe ³⁺	I	-0.440±0.081 ^{efg}	-0.761±0.067 ^{gh}	-0.091±0.079 ^{cde}	-0.158±0.056 ^{de}
	II	1.591±0.045 ^a	0.688±0.053 ^b	0.561±0.028 ^a	0.242±0.078 ^{abc}
	III	1.368±0.07 ^a	0.614±0.084 ^{bc}	0.325±0.049 ^{ab}	0.166±0.032 ^{bcd}
	IV	0.255±0.033 ^{bcd}	-0.586±0.095 ^{fgh}	-0.082±0.035 ^{cde}	-0.584±0.013 ^f
	V	0.379±0.049 ^{bc}	-0.122±0.027 ^{de}	0.384±0.097 ^{ab}	0.062±0.005 ^{bcd}
	VI	0.216±0.012 ^{cd}	-0.253±0.059 ^{ef}	0.166±0.030 ^{bcd}	-0.087±0.097 ^{cde}
	VII	-0.112±0.026 ^{de}	-0.956±0.068 ^h	-0.285±0.054 ^{ef}	-0.967±0.038 ^g
Mn ²⁺	I	-0.258±0.016 ^{de}	-1.051±0.135 ^g	-0.089±0.067 ^d	-0.645±0.039 ^e
	II	0.875±0.039 ^a	0.456±0.097 ^{ab}	1.006±0.083 ^a	-0.009±0.002 ^{cd}
	III	0.476±0.085 ^{ab}	-0.574±0.075 ^{ef}	0.597±0.071 ^b	-0.601±0.051 ^e
	IV	0.321±0.077 ^{bc}	-0.268±0.038 ^{ef}	-0.072±0.012 ^d	-0.207±0.075 ^d
	V	0.479±0.018 ^{ab}	0.267±0.051 ^{bc}	0.554±0.026 ^b	-0.279±0.033 ^d
	VI	0.071±0.023 ^{bcd}	-1.101±0.063 ^g	0.187±0.014 ^c	-0.965±0.027 ^f
	VII	-0.059±0.044 ^{cd}	-0.789±0.056 ^{fg}	-0.228±0.059 ^d	-0.892±0.039 ^f
Zn ²⁺	I	0.131±0.028 ^{bc}	0.511±0.073 ^a	-1.450±0.258 ^e	-0.143±0.056 ^{ab}
	II	-0.318±0.039 ^{defg}	-0.165±0.045 ^{de}	-0.219±0.099 ^{ab}	0.119±0.037 ^a
	III	0.279±0.097 ^{ab}	-0.572±0.061 ^g	-0.141±0.037 ^{ab}	-0.666±0.075 ^{cd}
	IV	-0.085±0.011 ^{cd}	-0.378±0.039 ^{efg}	-0.103±0.062 ^{ab}	-0.441±0.048 ^{bc}
	V	-0.520±0.095 ^{fg}	-0.279±0.055 ^{def}	-0.486±0.075 ^{bc}	-0.085±0.029 ^{ab}
	VI	-0.061±0.006 ^{cd}	-0.992±0.127 ^h	-0.355±0.023 ^{bc}	-1.032±0.084 ^d
	VII	-0.214±0.053 ^{de}	-0.897±0.082 ^h	-0.303±0.089 ^{abc}	-1.027±0.118 ^d
Co ³⁺	I	-2.209±0.076 ^g	-1.625±0.053 ^f	-2.136±0.231 ^e	-1.459±0.098 ^e
	II	-0.063±0.058 ^{cd}	0.494±0.037 ^b	0.951±0.078 ^{ab}	0.241±0.076 ^{bcd}
	III	0.907±0.098 ^a	-0.209±0.041 ^{de}	0.753±0.083 ^{ab}	-0.312±0.045 ^{cd}
	IV	0.382±0.023 ^b	-0.161±0.018 ^{de}	0.429±0.037 ^{abc}	-0.257±0.059 ^{cd}
	V	0.011±0.004 ^{cd}	1.033±0.056 ^a	0.950±0.042 ^{ab}	1.126±0.022 ^a
	VI	0.954±0.058 ^a	0.124±0.072 ^c	0.888±0.075 ^{ab}	-0.228±0.064 ^{cd}
	VII	0.120±0.031 ^c	-0.362±0.023 ^e	0.221±0.038 ^{bcd}	-0.564±0.038 ^d

有高效的抗氧化防御能力,但协调失衡会导致 ROS 水平升高和氧化损伤^[19]。SOD 是应对盐诱导氧化胁迫下的第一道酶促防线,负责将超氧阴离子转化为 H₂O₂^[20],再由 APX 和 CAT 分解为 H₂O 和 O₂。本

研究中,‘SJ 311’在综合阶段的盐胁迫下 SOD、APX 和 CAT 活性显著升高,与其较强的抗氧化能力一致,这与 Nefissi 等^[21]在耐盐大麦中的发现相符,即 SOD、APX 和 CAT 活性的提高有助于增强植

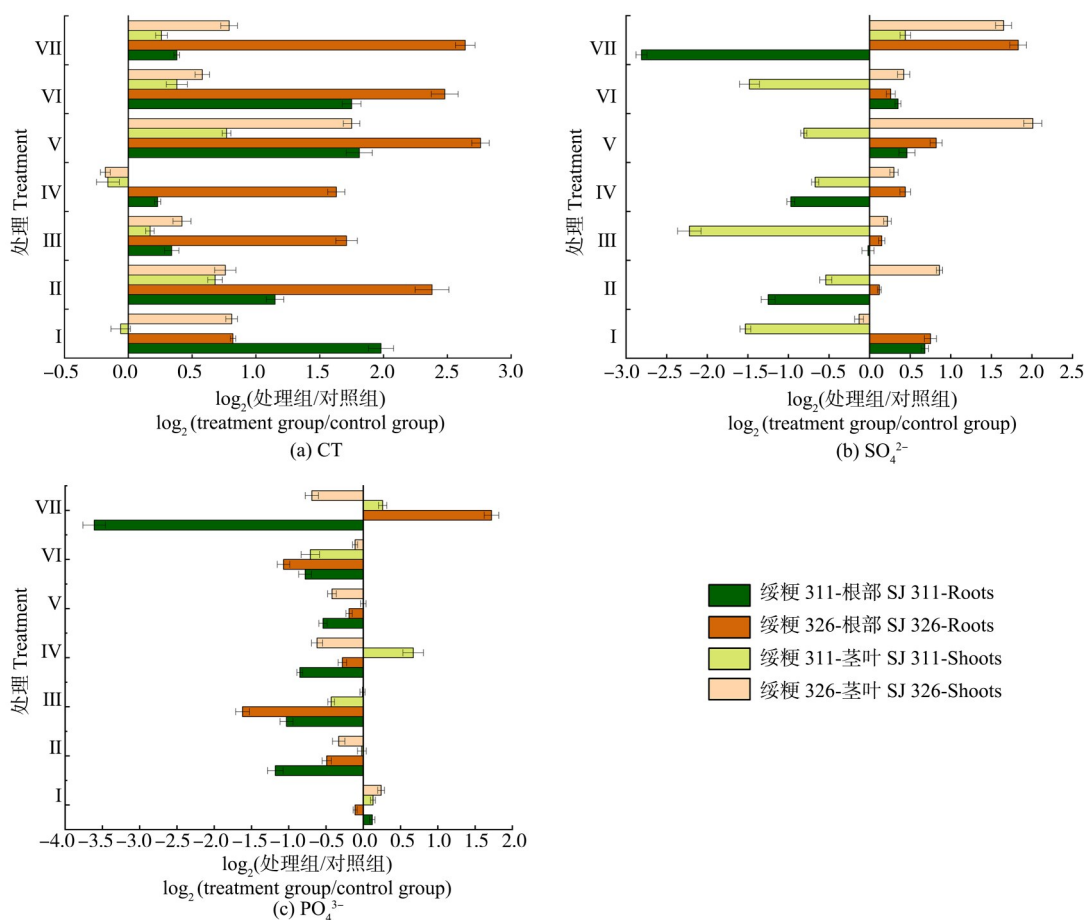


图5 盐胁迫下不同生长阶段水稻中阴离子的相对变化

Fig. 5 Relative changes of anions in rice at different growth stages under salt stress

株的耐盐性。PCA的分析结果表明根部的APX和CAT活性是‘SJ 311’耐盐性的主要驱动因素。GPX也是水稻植株对抗氧化损伤的一种内在防御机制,与细胞壁中过氧化物的释放增加有关^[22]。与APX和CAT相比,水稻耐盐品种‘SJ 311’的GPX活性相对较低,这可能与APX和CAT参与抗氧化防御系统的固有潜力之间的平衡有关,以抑制过氧化物,从而降低脂质过氧化和MDA水平,并在盐胁迫下更好地进行氧化还原的平衡。

非酶抗氧化物质DHA/AsA和GSH在植株抗氧化防御机制和维持体内氧化还原平衡方面发挥着重要的作用^[23]。值得注意的是,在盐胁迫的大部分阶段,‘SJ 311’的DHA/AsA和GSH水平波动均小于‘SJ 326’,显示其更强的氧化还原调控能力,这与较低MDA水平所反映的氧化损伤较轻相一致,此结果与Razzaque等^[24]研究的水稻生殖期和AbdElgawad等^[25]研究的玉米幼苗期的观察结果相

似。细胞的渗透调节对于包括盐胁迫在内的不同非生物胁迫条件下维持水分平衡至关重要。水稻‘SJ 311’的脯氨酸和TSS在特定阶段FH期和综合阶段的积累较多,这有助于缓解盐胁迫引起的渗透紊乱。在高渗透环境下(如盐胁迫或干旱胁迫),根系与水的接触会受到很大的限制,从而抑制了水分的吸收,导致植株对盐胁迫的敏感性降低^[26]。因此,在不同阶段的盐胁迫下‘SJ 311’具有较高的根重,此可视为同时管理渗透胁迫和氧化胁迫的表现。

3.3 离子平衡的稳态调控有助于提高植株的耐盐性

自然界中的植物绝大多数都会采用离子平衡的稳态调控以降低由盐胁迫引起的毒性^[9]。在各种复杂的胁迫耐受机制中,维持最佳的 Na^+/K^+ 、 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ 比值最为重要。在盐胁迫下, Na^+/H^+ 逆向转运蛋白对于维持植物细胞内的

稳态有着重要的作用。由于 Na^+ 的积累过高,从而导致根部和茎叶中的 Na^+/K^+ 、 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ 比值显著升高,致使2个水稻品种在秧苗期均表现出敏感性。但‘SJ 311’与‘SJ 326’相比,仍保持了相对较高的分蘖数和生物量。在成株期,与对照相比,‘SJ 311’在综合阶段仍保持了相当或更低的 Na^+ 水平,从而实现了更好的离子平衡。‘SJ 311’表现出的强耐盐性,与其根部有效的 Na^+ 排斥机制及向地上部转运过程中的离子选择性调控密切相关,通过显著降低的 Na^+/K^+ 比值,有助于维持地上部较低的 Na^+ 浓度和更优的离子平衡状态,从而减轻离子毒害。相反,与‘SJ 311’相比,水稻‘SJ 326’的茎叶积累的 K^+ 相对较低,而 Na^+ 的积累较高,这导致所有盐胁迫阶段的 Na^+/K^+ 比值均较高。对于水稻‘SJ 311’,即使 K^+ 和 Ca^{2+} 的吸收量保持不变, K^+ 和 Ca^{2+} 的转运量仍高于 Na^+ ,说明‘SJ 311’除了限制 Na^+ 的吸收外,还能最大限度地减少 Na^+ 从根部向茎叶的上移,这可能与木质部较好的卸载效率和液泡区隔化能力有关。在盐胁迫的后期阶段,‘SJ 311’中 Na^+ 诱导的叶绿素下降幅度较小,这表明对 Na^+ 的耐受性更好,有助于保持叶绿素色素系统的完整性^[7]。相关研究表明,*OsRPK1*基因在水稻中过表达,通过对叶绿素含量、细胞膜透性和细胞活力等指标的研究,表明过表达*OsRPK1*的转基因水稻植株具有较好的耐盐性^[4]。因此,‘SJ 311’在成株期和综合阶段的耐盐性是基于有效的 Na^+ 排斥性和从根部向茎叶运输时良好的离子鉴别能力。

3.4 盐胁迫会导致水稻植株的离子失衡

盐胁迫会导致水稻的微量阳离子和阴离子的失衡。在盐胁迫条件下,微量营养元素阳离子的含量和溶解度通常会发生变化,但盐胁迫对微量阳离子的吸收以及在根茎叶中的分布影响还不够明确,仍需进一步探究。在本研究中,‘SJ 311’根部和茎叶中 Fe^{3+} 和 Mn^{2+} 的含量在成株期显著增加,但与 Mn^{2+} 相比, Fe^{3+} 在茎叶中的转移率相对较低。这表明耐盐性植株在盐胁迫条件下具有离子选择的特异性。盐胁迫引起的高盐度会降低 Fe^{3+} 的溶解度,导致叶绿素沉降,水稻‘SJ 326’的试验结果可验证这一点。与 Fe^{3+} 和 Mn^{2+} 相比, Zn^{2+} 在‘SJ 326’根部和茎叶中的含量减少,但‘SJ 311’与‘SJ 326’相比, Zn^{2+} 的含量没有变化,且在茎叶中的转运效果更好,

表明其具有离子选择的特异性。如前所述,盐胁迫下的 Zn^{2+} 含量较低可能是由于参与锌吸收、锌转运和液泡整合的锌转运体表达量的减少^[27]。在所测定的微量阳离子中, Co^{3+} 是促使‘SJ 311’耐盐性的关键成分,可调节植株的水分平衡,尤其是在特定阶段FH期和综合阶段的盐胁迫下,在根部和茎叶中的吸收能力均有所增强。

阴离子会造成氮(N)、磷(P)和硫(S)在内的必需元素的离子失衡,从而导致对植株的损害加剧^[13]。‘SJ 326’因 Cl^- 吸收与转运能力强,在多个阶段表现敏感。除了S期和S+TJ期外,‘SJ 311’在关键生长期的根部表现出较低的 Cl^- 积累,并向茎叶输送较低的 Cl^- 和 PO_4^{3-} ,这表明了对离子的选择性和特异性。例如,‘SJ 311’通过驱动木质部根到茎叶的运输,从而提高根部 Cl^- 的外输和减少木质部的负荷,可以使茎叶中 Cl^- 的浓度维持较低的水平。 Cl^- 作为渗透调节物质,其积累浓度高于 SO_4^{2-} 和 PO_4^{3-} ^[28]。然而,在植物新陈代谢中被同化后,根部和茎叶内部的浓度会降低,‘SJ 311’的盐胁迫响应与此相同。因此,‘SJ 311’可使 Na^+ 和 Cl^- 维持在一个较低的水平,而不会损害根部和茎叶中 Fe^{3+} 、 Mn^{2+} 和 Co^{3+} 的积累,这表明‘SJ 311’具有离子之间平衡的稳态调控能力。

4 结 论

水稻对盐胁迫表现出明显的阶段特异性,其中幼苗期和抽穗开花期最为敏感。耐盐品种‘绥粳 311’在成株期及连续盐胁迫下表现出显著优于盐敏感品种‘绥粳 326’的耐盐性,其生物量保持率提高20%~35%,叶绿素含量及株高下降幅度较小。其耐盐机制主要依赖于抗氧化酶(APX、CAT、SOD)活性显著增强,协同非酶抗氧化系统(DHA/AsA、GSH)维持氧化还原稳态;渗透保护物质(脯氨酸、总可溶性糖)积累,缓解渗透胁迫;有效限制 Na^+ 吸收与积累,维持较低的 Na^+/K^+ 、 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ 比值;选择性富集 Fe^{3+} 、 Mn^{2+} 、 Co^{3+} 等微量元素,减少 Cl^- 吸收,从而在多层次、多机制上协同提升盐胁迫下的生理功能与生长表现。

参考文献 References

- [1] Hassani A, Azapagic A, Shokri N. Global predictions of primary soil

- salinization under changing climate in the 21st century [J/OL]. *Nature Communications*, (2021-11-18). DOI: doi.org/10.1038/s41467-021-26907-3
- [2] Shokri N, Hassani A, Sahimi M. Multi-scale soil salinization dynamics from global to pore scale: A review[J/OL]. *Reviews of Geophysics*, (2024-09-27). DOI: doi.org/10.1029/2023RG000804
- [3] Chen T X, Shabala S, Niu Y N, Chen Z H, Shabala L, Meinke H, Venkataraman G, Pareek A, Xu J L, Zhou M X. Molecular mechanisms of salinity tolerance in rice[J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(3): 506-520
- [4] 李晶岚, 陈鑫欣, 石翠翠, 刘方惠, 孙静, 葛荣朝. *OsRPK1* 基因过表达和 RNA 干涉对水稻苗期耐盐性的影响[J]. *作物学报*, 2020, 46(8): 1217-1224
- Li J L, Chen X X, Shi C C, Liu F H, Sun J, Ge R C. Effects of *OsRPK1* gene overexpression and RNAi on the salt-tolerance at seed-Ling stage in rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2020, 46(8): 1217-1224 (in Chinese)
- [5] Masarmi A G, Solouki M, Fakheri B, Kalaji H M, Mahdgingad N, Golkari S, Telesiński A, Lamlo S F, Kociel H, Yousef A F. Comparing the salinity tolerance of twenty different wheat genotypes on the basis of their physiological and biochemical parameters under NaCl stress[J/OL]. *PLoS One*, (2023-03-31). DOI: doi.org/10.1371/journal.pone.0282606
- [6] El Mahi H E, Pérez-Hormaeche J, De Luca A, Villalta I, Espartero J, Gámez-Arjona F, Fernández J L, Bundó M, Mendoza I, Mieulet D, Lalanne E, Lee S Y, Yun D J, Guiderdoni E, Aguilar M, Leidi E O, Pardo J M, Quintero F J. A critical role of sodium flux via the plasma membrane Na^+/H^+ exchanger *SOS1* in the salt tolerance of rice[J]. *Plant Physiology*, 2019, 180(2): 1046-1065
- [7] Ali A, Raddatz N, Pardo J M, Yun D J. HKT sodium and potassium transporters in *Arabidopsis thaliana* and related halophyte species [J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 171(4): 546-558
- [8] Sofy A R, Dawoud R A, Sofy M R, Mohamed H I, Hmed A A, El-Dougoud N K. Improving regulation of enzymatic and non-enzymatic antioxidants and stress-related gene stimulation in cucumber mosaic cucumovirus-infected cucumber plants treated with *Glycine* betaine, chitosan and combination[J/OL]. *Molecules*, (2020-05-17). DOI: 10.3390/molecules25102341
- [9] Amin I, Rasool S, Mir M A, Wani W, Masoodi K Z, Ahmad P. Ion homeostasis for salinity tolerance in plants: A molecular approach [J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 171(4): 578-594
- [10] Guo K W, Xu Z S, Huo Y Z, Sun Q, Wang Y, Che Y H, Wang J C, Li W, Zhang H H. Effects of salt concentration, pH, and their interaction on plant growth, nutrient uptake, and photochemistry of alfalfa (*Medicago sativa*) leaves[J/OL]. *Plant Signaling & Behavior*, (2020-12-01), DOI: 10.1080/15592324.2020.1832373
- [11] Kumar S, Kumar S, Mohapatra T. Interaction between macro- and micro-nutrients in plants[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2021-05-10). DOI: doi.org/10.3389/fpls.2021.665583
- [12] Nounjan N, Theerakulpisut P. Physiological evaluation for salt tolerance in green and purple leaf color rice cultivars at seedling stage[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2021, 27(12): 2819-2832
- [13] Kamran M, Parveen A, Ahmar S, Malik Z, Hussain S, Chattha M S, Saleem M H, Adil M, Heidari P, Chen J T. An overview of hazardous impacts of soil salinity in crops, tolerance mechanisms, and amelioration through selenium supplementation[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2019-12-24). DOI: doi.org/10.3390/ijms21010148
- [14] Dey G, Banerjee P, Sharma R K, Maity J P, Etesami H, Shaw A K, Huang Y H, Huang H B, Chen C Y. Management of phosphorus in salinity-stressed agriculture for sustainable crop production by salt-tolerant phosphate-solubilizing bacteria: A review[J/OL]. *Agronomy*, (2021-08-03). DOI: doi.org/10.3390/agronomy11081552
- [15] Negi P, Pandey M, Dorn K M, Nikam A A, Devarumath R M, Srivastava A K, Suprasanna P. Transcriptional reprogramming and enhanced photosynthesis drive inducible salt tolerance in sugarcane mutant line M4209 [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(19): 6159-6173
- [16] Pandey M, Paladi R K, Srivastava A K, Suprasanna P. Thiourea and hydrogen peroxide priming improved K^+ retention and source-sink relationship for mitigating salt stress in rice[J/OL]. *Scientific Reports*, (2021-02-04). DOI: doi.org/10.1038/s41598-020-80419-6
- [17] Zuo G Q, Zhang R, Feng N J, Zheng D F. Photosynthetic responses to salt stress in two rice (*Oryza sativa* L.) varieties[J]. *Agronomy*, (2024-09-19). DOI: doi.org/10.3390/agronomy14092134
- [18] Mohammadi R, Mendiore M S, Diaz G Q, Gregorio G B, Singh R K, Saranga Y. Genetic analysis of salt tolerance at seedling and reproductive stages in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Plant Breeding*, 2014, 133(5): 548-559
- [19] Peláez-Vico M Á, Fichman Y, Zandalinas S I, Van Breusegem F, Karpiński S M, Mittler R. ROS and redox regulation of cell-to-cell and systemic signaling in plants during stress[J]. *Free Radical Biology and Medicine*, 2022, 193: 354-362
- [20] Liu J, Xu L J, Shang J, Hu X L, Yu H T, Wu H Y, Lv W B, Zhao Y. Genome-wide analysis of the maize superoxide dismutase (SOD) gene family reveals important roles in drought and salt responses[J/OL]. *Genetics and Molecular Biology*, (2021-10-01). DOI: doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2021-0035
- [21] Nefissi Ouertani R, Abid G, Ben Chikha M, Boudaya O, Mejri S, Karmous C, Ghorbel A. Physiological and biochemical analysis of barley (*Hordeum vulgare*) genotypes with contrasting salt tolerance[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, (2022-03-17). DOI: doi.org/10.1007/s11738-022-03388-5
- [22] Zandi P, Schnug E. Reactive oxygen species, antioxidant responses and implications from a microbial modulation perspective[J/OL]. *Biology*, (2022-01-18). DOI: doi.org/10.3390/biology11020155
- [23] Tabassum R, Tahjib-Ul-Arif M, Hasanuzzaman M, Al Mamun Sohag A, Islam M S, Shafi S M S H, Islam M M, Hassan L. Screening salt-tolerant rice at the seedling and reproductive stages: An effective and reliable approach[J/OL]. *Environmental and Experimental Botany*, (2021-08-24). DOI: doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104629

- [24] Razzaque S, Haque T, Elias S M, Rahman M S, Biswas S, Schwartz S, Ismail A M, Walia H, Juenger T E, Seraj Z I. Reproductive stage physiological and transcriptional responses to salinity stress in reciprocal populations derived from tolerant (Horkuch) and susceptible (IR29) rice [J/OL]. *Scientific Reports*, (2017-04-17). DOI: doi.org/10.1038/srep46138
- [25] AbdElgawad H, Zinta G, Hegab M M, Pandey R, Asard H, Abuelsoud W. High salinity induces different oxidative stress and antioxidant responses in maize seedlings organs[J/OL]. *Frontiers in plant science*, (2016-03-08). DOI: doi.org/10.3389/fpls.2016.00276
- [26] Ma Y, Dias M C, Freitas H. Drought and salinity stress responses and microbe-induced tolerance in plants[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2020-11-13). DOI: doi.org/10.3389/fpls.2020.591911
- [27] Akeel A, Jahan A. Role of cobalt in plants: Its stress and alleviation[M]// *Contaminants in Agriculture*. Cham: Springer International Publishing, 2020: 339-357
- [28] Franco-Navarro J D, Brumós J, Rosales M A, Cubero-Font P, Talón M, Colmenero-Flores J M. Chloride regulates leaf cell size and water relations in tobacco plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(3): 873-891

责任编辑: 袁文业



第一作者简介: 刘晴, 现任黑龙江省农业科学院绥化分院水稻品质育种研究所副所长, 副研究员。主要从事水稻遗传育种与栽培。先后主持国家重点研发计划、黑龙江省重点研发计划等课题共7项, 主持审定水稻新品种4个, 获国家科学技术进步奖一等奖1项、黑龙江省科技进步奖二等奖1项, 以第一完成人授权发明专利5项、发表国内外学术论文10余篇、出版著作2部(主编)。黑龙江省水稻产业体系岗位专家, 获评黑龙江省高层次D类人才、绥化市首批市级高层次人才, 黑龙江省首批春雁团队成员、黑龙江省农业科学院首届(优秀)青年岗位能手。