DOI: 10.3724/SP.J.1006.2020.94138

中国高粱地方种质芽期苗期耐盐性筛选及鉴定

宝力格^{1,2} 陆平² 史梦莎² 许月^{3,*} 刘敏轩^{2,*}

¹ 吉林大学珠海学院, 广东珠海 519041; ² 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ³ 吉林大学生命科学学院, 吉林长春 130012

摘要: 日益严重的土壤盐渍化对现代农业生产造成了巨大的危害。高粱既是世界五大粮食作物之一, 又是耐盐性很强的抗逆作物。开展高粱耐盐性研究、筛选出一批综合耐盐能力优良的高粱品种对开发利用盐渍化土地、增加粮食产量和维持农业可持续发展具有重要意义。本研究对 110 份中国高粱地方品种分别进行了芽期 200 mmol L⁻¹ 和苗期 100 mmol L⁻¹ 的 NaCl 胁迫试验, 测定芽期发芽势、发芽率以及苗期的相对叶绿素含量(SPAD)、苗长、根长、苗鲜重、根鲜重、苗干重、根干重等指标。计算芽期、苗期盐胁迫下性状值占对照性状值的百分比表明, 参试品种芽期相对发芽势、相对发芽率范围分别为 0~98.89%、23.65%~101.79%, 盐胁迫下相对发芽势变化差异显著。苗期相对叶绿素含量、相对苗长、相对根长、相对苗鲜重、相对苗干重、相对根鲜重、相对根干重变化范围分别为 59.53%~99.91%、52.47%~95.23%、47.87%~100.14%、27.43%~95.28%、30.48%~98.26%、21.62%~100.34%、31.46%~102.13%。采用隶属函数值分析和主成分分析 2 种方法结合聚类分析对参试高粱芽期和苗期的耐盐能力综合评定, 鉴定出芽期高度耐盐材料 22 份, 耐盐材料 32 份; 苗期高度耐盐材料 37 份, 耐盐材料 41 份; 其中, 来自内蒙古的朝阳棒槌(00003011)和来自北京的白鞑子帽(00001081)等 10 个品种在芽期和苗期均表现高度耐盐, 可作为后续全生育期耐盐鉴定和耐盐育种的优异资源。对芽期隶属函数值排名以及苗期 *F* 值排名结果进行相关性分析表明, 芽期与苗期耐盐性没有显著相关性; 主成分分析结果表明, 反映生物量的指标如苗干重、根鲜重可作为苗期大量材料耐盐鉴定的评价指标。

关键词: 高粱; NaCl 胁迫; 芽期; 苗期; 耐盐性

Screening and identification of Chinese sorghum landraces for salt tolerance at germination and seedling stages

BAO Li-Ge^{1,2}, LU Ping², SHI Meng-Sha², XU Yue^{3,*}, and LIU Min-Xuan^{2,*}

¹ Zhuhai College of Jilin University, Zhuhai 519041, Guangdong, China; ² Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ³ College of Life Sciences, Jilin University, Changchun 130012, Jilin, China.

Abstract: The deterioration of soil salinization has caused great harm to modern agricultural production in the world. Sorghum is not only one of five main crops, but also an outstanding salt tolerant crop. The screening and identification of sorghum salt tolerance will be very important to the development and utilization of salinized land, increasing grain yield and maintaining sustainable agricultural development. In this experiment, 110 sorghum landraces were selected to test salt tolerance at germination (200 mmol L⁻¹ NaCl treated) and seedling stages (100 mmol L⁻¹ NaCl treated). The two germination indicators including the germination potential and the germination rate, as well as seven seedling indicators, including the relative chlorophyll content (SPAD), seedling length, root length, seedling fresh weight, seedling dry weight, root fresh weight, root dry weight were measured. The relative values of various indicators under salt stress were calculated, showing that the relative germination potential and relative germination rate of 110 sorghum landraces were 0–98.89% and 23.65%–101.79%, and The seven seedling indicators were 59.53%–99.91%, 52.47%–95.23%, 47.87%–100.14%, 27.43%–95.28%, 30.48%–98.26%, 21.62%–100.34%, 31.46%–102.13%,

本研究由国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-06-13.5-A16)和中国农业科学院创新工程杂粮等特色作物育种材料创制和新品种选育创新团队项目资助。

This study was supported by the China Agriculture Research System (CARS-06-13.5-A16) and the Agricultural Science and Technology Innovation Program of CAAS.

* 通信作者(Corresponding authors): 刘敏轩, E-mail: liuminxuan@caas.cn, Tel: 010-82105751; 许月, E-mail: xu_yue@jlu.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: baolig17@mails.jlu.edu.cn

Received (收稿日期): 2019-09-17; Accepted (接受日期): 2020-01-15; Published online (网络出版日期): 2020-02-17.

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20200214.1726.006.html>

respectively. Combined the membership function value analysis, principal component analysis with cluster analysis, the salt tolerance ability of the 110 landraces at germination stage and seedling stage was comprehensively evaluated and the 110 landraces were clustered into four groups. A batch of sorghum landraces with salt tolerance at germination and seedling stages were identified, especially ten landraces, including Chaoyangbangchui (00003011) from Inner Mongolia and the Baidazimao (00001081) from Beijing showed high salt tolerance, which can be used in further research. There was no significant correlation in salt tolerance between the germination stage and the seedling stage. Principal component analysis results indicated that seedling dry weight and root fresh weight can be used as indicators for the evaluation of salt tolerance of a large number of sorghum landraces at seedling stage.

Keywords: sorghum; NaCl stress; germination stage; seedling stage; salt tolerance

土壤盐渍化是危害我国乃至世界农业发展的一个重要因素^[1]。据联合国教科文组织(UNESCO)和粮农组织(FAO)的不完全统计,全世界各种盐渍土面积约10亿公顷,广泛分布于100多个国家和地区^[2],其中我国盐渍化土地面积近1亿公顷^[3]。此外,由于工业污染、不合理灌溉以及化肥使用不当等人为因素的影响,次生盐渍化土壤的面积仍然在快速增加^[4]。高粱是禾本科C₄植物,作为世界五大谷类作物之一^[5],是世界上5亿最贫困人口的主食^[6],同时也是我国优质白酒酿造的主要原料^[7],在世界上干旱和半干旱地区广泛种植^[8]。高粱起源于非洲贫瘠的环境条件,在长期自然和人工选择作用下形成了对干旱、盐碱、低温等一系列的抗性,特别是高粱的耐盐碱性,在禾本科作物中表现非常突出。在不同生育阶段高粱的耐盐碱性是有所区别的,其耐盐机理也有所不同。因此,研究不同高粱品种在各个生育阶段的耐盐性,筛选出一批综合耐盐能力突出的品种对开发利用盐渍化土地、增加粮食产量和维持农业可持续发展具有重要意义。

随着粮食需求和可耕种土地面积之间矛盾的日益突出,国内外学者对多种农作物,如水稻^[9-10]、玉米^[11-12]、小麦^[13]等进行了耐盐性研究,取得了一定的进展。目前,针对高粱不同生育时期使用不同筛选方法的耐盐鉴定研究有很多,Costa等^[14]比较了饲用高粱耐盐品种和盐敏感品种的酶活性变化,结果表明在盐胁迫下耐盐高粱的超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性增幅更大,而盐敏感品种的过氧化物酶活性减小,耐盐品种的过氧化物酶活性增加;孙璐等^[15]通过主成分分析法对42份高粱品种进行了萌发期筛选,并提出了根部生长因子是对盐胁迫的主要响应因子;张士超等^[16]使用了光化学效率以及幼苗和根的Na⁺、K⁺含量等指标作为高粱苗期耐盐筛选的参考指标;崔江慧等^[17]使用了侧根数盐害率、叶片萎蔫数、叶片萎蔫时间等指标。这些指标的使用虽然使耐盐评价更加准确,但并不适合大规模的耐

盐筛选。任富莉等^[18]使用多个指标以及不同的分析方法对田间苗期和室内苗期进行了耐盐分析,说明了隶属函数法和主成分分析法在分析结果上差异很小;王春语等^[19]采用不断提高盐浓度的方法从396份高粱品种中筛选出芽期强耐盐材料,但由于盐胁迫浓度远大于高粱的半致死胁迫浓度,并不能将该方法应用于其他生育期;吕建澎等^[20]用NaCl和Na₂CO₃进行了混合盐胁迫筛选,相比于单独NaCl胁迫,筛选的结果更为客观。

目前,大多数针对高粱耐盐性筛选的研究要么选定的生育时期相对比较单一,要么筛选材料群体规模较小、生态区域代表性不够,很少有研究对我国不同生态区的主要高粱地方品种进行多生育期、多筛选指标的耐盐性鉴定。在此背景下,本研究以涵盖我国主要生态区的110份高粱品种为试验材料,针对高粱在盐胁迫下最为重要的2个生长发育时期进行多筛选指标综合分析,拟建立更加系统、全面、快速的高粱耐盐评价体系,发掘一批芽期和苗期耐盐能力都比较优异的高粱种质资源以供耐盐机理研究、耐盐育种利用和盐渍地推广种植。

1 材料与方法

1.1 试验材料

110份试验材料包括来自全国16个省(自治区)的高粱代表性地方品种(附表1),均由中国农业科学院作物科学研究所种质资源中心小宗作物课题组提供。

1.2 试验方法

1.2.1 芽期耐盐性鉴定 随机选择九三一五(00003659)、二牛心(00007178)、大粒高粱(00009037)3个高粱品种,从中挑选籽粒饱满、大小一致的种子,先用1%的次氯酸钠溶液消毒15 min,再用自来水和蒸馏水各冲洗3次,放入铺有双层滤纸的灭菌培养皿,每培养皿放置30粒种子,盐浓度梯度设置为0(CK)、50、100、150、200、250、300 mmol L⁻¹ NaCl,

每个处理 3 个重复。将培养皿放入光照培养箱(PERCIVAL-AR36L3)中,在 25℃恒温、昼夜光照周期为 12 h/12 h、70%湿度、光照强度 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 条件下,培养至第 4 天更换新的灭菌培养皿和处理溶液并统计发芽数,第 7 天统计发芽数,以胚根长度达到 0.2 mm 作为发芽指标。通过测定不同盐胁迫浓度下 3 个品种的第 4 天发芽势,第 7 天发芽率,发现在 200 mmol L^{-1} NaCl 胁迫下品种间生长情况差异最明显,将其作为芽期耐盐筛选的盐胁迫浓度。在 200 mmol L^{-1} 的 NaCl 溶液或蒸馏水(对照)的条件下,使用上述鉴定方法对所有参试高粱进行芽期耐盐鉴定。

发芽势 = 第 4 天发芽种子数/供试种子数 $\times 100\%$

发芽率 = 第 7 天发芽种子数/供试种子数 $\times 100\%$

1.2.2 苗期耐盐性鉴定 苗期最适盐胁迫浓度筛选所用材料同芽期,将蛭石装入育苗盘中,并用蒸馏水对其完全浸润,种子消毒处理后种入育苗盘,播种深度约 1 cm,放入光照培养箱中,在 25℃恒温、昼夜光照周期为 12 h/12 h、70%湿度、光照强度 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 条件下培养,约 7 d 种子发芽,用 1/2 Hoagland 营养液浇灌^[21],待幼苗长至二叶一心期,挑选长势一致的幼苗每孔定苗 5 株,开始用含有 NaCl 的 Hoagland 营养液处理幼苗,设 NaCl 浓度梯度为 0 (CK)、50、100、150、200 mmol L^{-1} NaCl,每个处理 3 个重复,长至四叶一心期时挑选每孔 3 株测定苗长、根长、苗鲜重、根鲜重、苗干重、根干重、叶绿素含量,取平均值,用 SPAD 仪(TYS-B)测定叶绿素含量。筛选发现在 100 mmol L^{-1} 浓度胁迫下品种间生长差异最明显,最终确定苗期耐盐筛选的 NaCl 浓度为 100 mmol L^{-1} ^[22],使用上述方法对所有材料进行苗期耐盐性鉴定。

1.3 统计方法

计算芽期、苗期各耐盐指标的相对值即盐胁迫下性状值占对照性状值的百分比。采用隶属函数值法^[23],计算芽期耐盐性指标相对值的隶属值,若测定指标与耐盐性呈正相关,使用公式(1)计算,若为负相关,则用公式(2)计算。

$$U_{ij} = (X_{ij} - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (1)$$

$$U_{ij} = 1 - (X_{ij} - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (2)$$

式中, X_{ij} 表示第 i 个品种第 j 指标的耐盐指数, $X_{\max}$ 为最大值, $X_{\min}$ 是最小值, U_{ij} 是第 i 个品种第 j 指标 ($j = 1, 2, \dots$) 的隶属函数值。按不同品种对各指标的隶属函数值进行平均计算,得到隶属函数平均值。

对苗期耐盐性指标的相对值使用主成分分析法^[15],

其中综合得分模型 F 值用公式(3)计算。

$$F = \sum_{l=1}^{k(n)} w_l f_l \quad (3)$$

式中, w_l 代表权重,即各主成分的相对方差贡献率, f_l 代表第 l 个因子的因子得分。

1.4 数据分析

用 Microsoft Excel 2016 统计各品种性状相对值并进行方差分析,计算各处理平均数及各性状相对值,用 SPSS 24.0 进行描述性统计分析、相关性分析、主成分分析及聚类分析。

2 结果与分析

2.1 不同高粱品种对芽、苗期盐胁迫的响应

在 200 mmol L^{-1} NaCl 胁迫下,110 份高粱品种的相对发芽势和相对发芽率平均值分别为 47.09% 和 77.13%,其中相对发芽势的变异系数比较大,说明 110 份高粱品种在该浓度盐胁迫下相对发芽势差异非常明显(表 1)。在所有参试材料中,来自山西的八叶青(00001804)、来自广西的上龙高粱(00013035)及大粒高粱(00013036)在盐胁迫下的相对发芽势均为 0,而来自内蒙古的朝阳棒槌(00003011)的相对发芽势在所有材料中最高,达到 98.89% (附表 2)。相对发芽率测定结果显示,来自陕西的露仁高粱(00009929)最低,仅 23.65%,而河北的多穗高粱(00001504)最高,达 101.79%,山西的锣锤穗(00002401)、河北的大红高粱(00001256)、辽宁的白大秆(00003217)也很高,超过 100%。综合 2 个指标发现,大毛衣(00005061)、锣锤穗(00002401)、朝阳棒槌(00003011)的相对发芽势和相对发芽率均比较高,表明在盐胁迫下这些材料的种子发芽能力和活力均表现较高水平,从而具有较好的芽期耐盐性。露仁高粱(00009929)、八叶青(00001804)等高粱品种芽期耐盐能力比较弱。

在 100 mmol L^{-1} NaCl 胁迫下,110 份高粱品种苗期的相对叶绿素含量、相对苗长、相对根长、相对苗鲜重、相对苗干重、相对根鲜重和相对根干重的平均值和变化范围见表 1,其中相对叶绿素含量的变异系数最低,表明在该浓度盐胁迫下不同高粱品种中相对叶绿素含量变异程度较低。黑龙江的黑壳棒(00004539)相对叶绿素含量、相对根鲜重分别为 99.92% 和 99.09%,其相对根长为 83.61%,根部受盐胁迫影响较小,其地上部分受胁迫影响明显,相对苗鲜重仅为 45.54%,耐盐能力表现平平;而甘肃的二牛心(00007178)和贵州的褐高粱(00013200)的

各项相对指标均比较低，苗期耐盐能力较差；北京的白娥粘 (00001080) 和河北的大红高粱 (00001256) 的各项相对指标都较高，表现出了较好的苗期耐盐能力。

表 1 在盐胁迫下 110 份高粱品种各耐盐指标的描述统计量及方差分析
Table 1 Descriptive statistics and analysis of variance of identification indexes of 110 sorghum landraces under salt stress

鉴定指标	平均值	范围	标准差	变异系数	F 值	P 值
Identification index	Mean	Range of variation (%)	Standard deviation	Coefficient of variation	F-value	P-value
相对发芽势 G1	47.09	0–98.89	29.02	61.61	17.77	<0.001
相对发芽率 G2	77.13	23.65–101.79	18.72	24.27	11.87	<0.001
相对叶绿素含量 S1	88.49	59.53–99.91	7.66	8.66	8.03	<0.001
相对苗长 S2	77.35	52.47–95.23	9.53	12.32	14.89	<0.001
相对根长 S3	80.26	47.87–100.14	12.00	14.95	7.18	<0.001
相对苗鲜重 S4	58.12	27.43–95.28	13.00	22.38	11.93	<0.001
相对苗干重 S5	70.74	30.48–98.26	13.75	19.43	7.87	<0.001
相对根鲜重 S6	65.36	21.62–100.34	16.85	25.78	9.49	<0.001
相对根干重 S7	69.45	31.46–102.13	14.53	20.93	5.68	<0.001

G1: relative germination potential; G2: relative germination rate; S1: relative chlorophyll content; S2: relative seedling length; S3: relative root length; S4: relative seedling fresh weight; S5: relative seedling dry weight; S6: relative root fresh weight; S7: relative root dry weight.

2.2 盐胁迫下高粱各指标的相关性分析

分别对盐胁迫下芽期的 2 个指标和苗期的 7 个指标进行了相关性分析，结果见表 2，多数指标间相关性都达到了显著或极显著水平，其中相对苗鲜重 (S4) 与相对苗干重 (S5) 相关性最高，相关系数为 0.798，相对根鲜重 (S6) 与相对根干重 (S7) 的相关性也比较高为 0.726，相对苗长 (S2) 与相对苗鲜重 (S4) 和相对苗干重 (S5) 的相关性分别为 0.671 和 0.616，相对发芽势 (G1) 和相对发芽率 (G2) 的相关性达到 0.593，以上指标相关性极显著 ($P<0.01$)。另外，相对叶绿素含量与相对苗长、相对苗鲜重及相对根鲜重的相关性均比较低。

2.3 110 份高粱的芽期耐盐性分析

因芽期耐盐性指标与芽期耐盐性呈正相关，所以根据公式(1)分别计算 110 份高粱品种的相对发芽势和相对发芽率 2 个指标的隶属函数值及其平均隶属函数值(附表 3)。根据平均隶属函数值的大小，使用基于欧式平方距离的组间连接法对 110 份高粱进行聚类分析(图 1)，在欧式平方距离介于 3 和 4 之间时，供试高粱被分为 4 类，第一类群包括 22 个品种，占供试材料的 20%，隶属函数均值范围在 0.806~0.988 之间，这些材料盐胁迫下各性状相对数值很高，可被认定为芽期高度耐盐品种；第二类群，共 32 个品种，占供试材料的 29.1%，隶属函数均值

表 2 盐胁迫下各指标的相关系数
Table 2 Correlation coefficients among various indexes under salt stress

指标 Index	G1	G2	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7
G1	1								
G2	0.593**	1							
S1			1						
S2			0.136	1					
S3			0.257**	0.314**	1				
S4			0.115	0.671**	0.263**	1			
S5			0.241*	0.616**	0.299**	0.798**	1		
S6			0.141	0.386**	0.119	0.454**	0.440**	1	
S7			0.281**	0.349**	0.233*	0.342**	0.501**	0.726**	1

*和**分别表示 5%和 1%的显著水平。缩写同表 1。
* and ** indicate significance at the 5% and 1% probability levels, respectively. Abbreviations are the same as those given in Table 1.

图 1 110 份高粱品种的芽期耐盐性聚类图
Fig. 1 Cluster analysis of salt tolerance of 110 sorghum landraces at germination stage
图中数字范围为各品种耐盐性排序(平均隶属函数值)范围。
The numerical range in figure is the range of the salt tolerance (based on average membership function value) of various landraces.

范围在 0.639~0.789 之间, 各性状相对数值较高, 为芽期耐盐品种; 第三类群, 共 37 个品种, 占供试材料的 33.6%, 隶属函数均值范围在 0.349~0.628 之间, 各性状相对数值较低, 属于芽期盐敏感材料, 第四类群, 共 19 个品种, 占供试材料的 17.3%, 隶属函数均值范围在 0.018~0.310 之间, 各性状相对数值很低, 是芽期高度盐敏感品种。

2.4 110 份高粱品种苗期耐盐性分析

相关性分析结果显示苗期耐盐性指标间相关性较好, 但不同指标间相关性存在差异, 为了使评价性状体系简洁有效, 就需要避免性状反映信息重复, 因此使用主成分分析法对指标进行降维处理, 前 3 个主成分贡献率分别为 47.9%、15.4%、15.0%, 累积贡献率达到 78.2%, 结果见表 3, 符合主成分分析要求(累计贡献率大于 70%), 能够解释该组数据的变化趋势, 因此取前 3 个主成分作为数据的有效成分。各因子在主成分中的载荷可以代表主成分与各指标的相关系数见表 4。第 I 主成分中, 相对苗干重的相关系数最大(0.859), 相对苗鲜重次之(0.820), 相对苗长、相对根鲜重和相对根干重这 3 个性状的相关系数也达到了 0.7 以上, 反映了高粱幼苗生长状况可作为判断其是否耐盐的主要因素; 第 II 主成分中, 相对叶绿素含量的相关系数最大, 说明幼苗的光合作用能力与高粱的耐盐强弱有密切关系; 第 III 主成分中, 相对根鲜重的相关系数最大, 相对根长和相对根干重也较大, 说明了根部生长情况反映了高粱的耐盐能力。

综上所述, 3 个主成分足以反映盐胁迫下高粱苗期耐盐的信息, 因此相对苗干重、相对叶绿素含量和相对根鲜重可作为鉴定高粱苗期耐盐性的重要指标。

主成分载荷与其相对应特征值所开的平方根的比值^[24], 可得到每个性状的成分得分系数, 据此可获得如下 3 个主成分得分公式。

$$F_1=0.192S_1+0.417S_2+0.246S_3+0.448S_4+0.470S_5+0.389S_6+0.395S_7$$

表 3 3 个主成分的特征值及贡献率
Table 3 Eigen values of three principal components and their contribution and cumulative contribution

主成分 Principal component	特征值 Eigen value	贡献率 Contribution (%)	累积贡献率 Cumulative contribution (%)
I	3.350	47.9	47.9
II	1.076	15.4	63.3
III	1.049	15.0	78.2

表 4 各因子载荷矩阵
Table 4 Loading matrix of each component

主成分 Principal component	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7
I	0.351	0.764	0.450	0.820	0.859	0.712	0.723
II	0.780	-0.273	0.401	-0.366	-0.172	0.018	0.262
III	0.133	0.264	0.538	0.209	0.147	-0.586	-0.514

$$F_2=0.752S1-0.264S2+0.386S3-0.352S4-0.165S5+0.018S6+0.253S7$$
$$F_3=0.130S1+0.258S2+0.526S3+0.204S4+0.144S5-0.572S6-0.501S7$$

根据 F_1 、 F_2 和 F_3 的值, 各品种的综合得分根据下列公式计算。

$$F = \sum_{i=1}^{k(n)} w_i f_i = 0.47857 F_1 + 0.15367 F_2 + 0.14986 F_3$$

根据上述公式计算获得 110 个高粱品种的苗期耐盐性综合得分(F)及耐盐性排序结果, 见附表 3, 并利用系统聚类中基于欧式平方距离的组间连接法, 对 110 份高粱品种进行聚类分析, 见图 2, 在欧式平方距离介于 2 和 3 之间时, 供试高粱被分为 4 类。第一类群包括 37 个品种, 占供试材料的 33.6%, F 值在 1.0655~1.2184 之间, 各相对性状数值很高, 受盐胁迫影响最小, 因此可认定为苗期高度耐盐品种; 第二类群, 共 41 个品种, 占供试材料的 37.3%, F 值在 0.9465~1.0616 之间, 各相对性状数值较高, 可认定为苗期耐盐品种; 第三类群, 共 30 个品种, 占供试材料的 27.3%, F 值在 0.7673~0.9379 之间, 各相对性状数值比较低, 可认定为苗期盐敏感品种; 第四类群, 共 2 个品种, 占供试材料的 1.8%, F 值在 0.6079~0.6607 之间, 各相对性状数值很低, 受盐胁迫影响最大, 是苗期高度盐敏感品种。

2.5 芽期苗期耐盐性综合分析

根据芽期和苗期的耐盐性聚类分析, 110 份高粱耐盐性分类清单见表 5, 其中, 来自内蒙古的朝阳棒槌(00003011)、大白色(00008230)、八叶齐(00002443)、北京的白靛子帽(00001081)、北平五号(00001067)、山东的大青壳栗母鸡(00005092)、辽宁的白大秆(00003217)、山西的八叶春齐(00001812)、黑龙江的顶头红(00008566)、短棒子(00004595)10 个品种在芽期和苗期均高度耐盐, 其中朝阳棒槌在芽期耐盐性排序中为第 3 位, 在苗期耐盐性排序中为第 9 位, 白靛子帽在芽期耐盐性排序中为第 12 位, 苗期耐盐性排序中为第 7 位, 2 个品种在盐胁迫下各性状值都很高, 综合耐盐性表现最好; 广西的上龙高粱(00013035)和贵州的褐高粱(00013200) 2 个品种在芽期和苗期耐盐性表现都比较差, 上龙高粱在芽

图 2 110 份高粱品种的苗期耐盐性聚类图
Fig. 2 Cluster analysis of salt tolerance of 110 sorghum landraces at seedling stage
图中数字范围为各品种耐盐性排序(F 值)范围。
The numerical range in figure is the range of the salt tolerance (based on F -value) of various landraces.

表 5 110 份高粱品种的芽苗期耐盐性分类
Table 5 Classification of salt tolerance at germination and seedling stages of 110 sorghum landraces

分类 Classification	分类名称 Group	芽期品种编号 The code of landraces at germination stage	苗期品种编号 The code of landraces at seedling stage
I	高度耐盐品种 Highly salt-tolerant landraces	00005061, 00002401, 00003011, 00005015, 00001112, 00001812, 00002361, 00008675, 00001808, 00002443, 00008230, 00001081, 00001067, 00003044, 00008566, 00008263, 00001082, 00003217, 00001381, 00004595, 00005035, 00005092.	00001080, 00001256, 00005092, 00010016, 00002446, 00002018, 00001081, 00001810, 00003011, 00003217, 00007173, 00002333, 00007257, 00001864, 00007247, 00003435, 00007251, 00003126, 00008230, 00001124, 00001075, 00008219, 00005487, 00001812, 00001108, 00007249, 00001855, 00009822, 00009904, 00002443, 00001316, 00001067, 00007606, 00008566, 00004595, 00005624, 00002591.
II	耐盐品种 Salt-tolerant land- races	00001122, 00001124, 00007901, 00005110, 00007611, 00004551, 00009883, 00009905, 00007226, 00003043, 00013028, 00001256, 00009037, 00001121, 00005091, 00001310, 00005349, 00007177, 00001079, 00003260, 00005059, 00007249, 00007257, 00007315, 00007184, 00003092, 00003126, 00008186, 00007182, 00005624, 00009893, 00001283.	00002361, 00013028, 00005061, 00002555, 00004539, 00009079, 00008263, 00009893, 00004551, 00009037, 00001082, 00001804, 00001185, 00005349, 00001283, 00005103, 00013029, 00007177, 00005059, 00001817, 00002592, 00009929, 00003260, 00007184, 00003092, 00007226, 00007611, 00001121, 00008675, 00001808, 00002144, 00001112, 00003634, 00002699, 00005015, 00013125, 00002500, 00005035, 00001122, 00007182, 00009883.
III	盐敏感品种 Salt-sensitive landraces	00001534, 00001810, 00001864, 00002592, 00001316, 00007828, 00005487, 00002018, 00002596, 00001108, 00009822, 00005103, 00005197, 00001075, 00007247, 00001817, 00005038, 00001080, 00003435, 00001504, 00009903, 00003436, 00002500, 00002446, 00003634, 00009904, 00001855, 00001315, 00002555, 00007606, 00008219, 00001076, 00008015, 00002591, 00009079, 00007178, 00013125.	00009065, 00003043, 00001534, 00009905, 00002401, 00005091, 00008015, 00001079, 00003659, 00013036, 00005110, 00006906, 00007265, 00009111, 00007828, 00001504, 00002596, 00001381, 00007901, 00001310, 00008186, 00003436, 00013035, 00009903, 00003044, 00001315, 00001076, 00005038, 00005197, 00007315.
IV	高度盐敏感品种 Highly salt-sensitive landraces	00002333, 00010016, 00003659, 00007265, 00002699, 00004539, 00006906, 00013036, 00009065, 00007173, 00007251, 00013029, 00013200, 00013035, 00002144, 00001185, 00009111, 00009929, 00001804.	00007178, 00013200.

期耐盐性排序为 105 位, 苗期耐盐性排序中为 101 位, 褐高粱在芽期耐盐性排序中为 104 位, 在苗期耐盐性排序中为 110 位, 这 2 个品种在盐胁迫下各性状受影响非常大, 综合耐盐性表现最差。

对芽期隶属函数值排名以及苗期 *F* 值排名进行相关性分析显示, 其相关系数为 0.123 ($P=0.202$), 说明高粱芽期耐盐性与苗期耐盐性是不相关的。很多高粱品种在芽期和苗期 2 个时期的耐盐性差异较大, 如芽期耐盐性排在第 2 位的锣锤穗(00002401),

苗期耐盐性排序仅在 83 位, 而在苗期耐盐性排序中第 11 位的软高粱(00007173), 在芽期耐盐性排序中为 101 位。

3 讨论

高粱作为耐盐能力较强的作物之一, 其耐盐机制尚未得到明确的解释, 对其进行耐盐性评价, 筛选鉴定出耐盐性较强的品种对于开展耐盐分子机制研究、耐盐育种以及充分利用盐渍化土地具有十分

重要的意义。

在前人的研究当中, 高粱的耐盐性鉴定主要集中在育成品种、杂交种、品系等材料上, 如孙璐等^[15]采用人工气候箱内培养皿培养对 42 份高粱杂交种进行胁迫处理, 任富莉等^[18]选取了 60 份选育品种和 4 份地方品种进行室内萌发期耐盐性评定, 周福平等^[22]以 20 份高粱品系为材料, 利用隶属函数值法和聚类分析法进行耐盐性分析。对高粱地方品种开展耐盐性鉴定的研究也有一些, 如穆志新等^[5]以山西省 8 个县收集到的 49 份高粱种质资源研究了芽期盐胁迫对不同高粱材料的影响, 王春语等^[19]选取粒用高粱、甜高粱、草用高粱等 189 份地方品种进行了耐盐性研究, 但总体而言, 选用的材料数量相对较少且生态区覆盖不全面。育成品种是育种家根据各地区的育种目标, 利用原有品种基础, 通过一定的科学方法和育种技术, 培育出适于该地区生产发展需要的优良品种, 而地方品种是经过长期的自然选择和人工种植, 形成的能够适应当地自然生长环境的品种, 地方品种的遗传多样性更为丰富, 往往蕴含着优异的抗逆、抗病等基因资源, 因此对地方品种开展抗逆性鉴定对于抗逆优异资源挖掘和基因鉴定利用具有更为重要的意义。本研究选取我国 16 个省(自治区)的 110 份高粱地方品种进行了芽、苗期的耐盐性鉴定, 这些省份大部分位于干旱和半干旱地区的高粱主产地, 同时涵盖中国 7 大盐渍土分布区的绝大部分地区。根据试验结果, 材料间耐盐性存在较大差异, 其中苗期耐盐性达到耐盐级别以上的品种超过半数, 这表明了大量的地方品种具有很大的耐盐潜力, 可以为选育新的耐盐品种提供优良亲本。

鉴定指标的选择需要根据耐盐鉴定的时期和材料数量的多少来确定, 顾晓等^[25]选取 30 份水稻品种使用可溶性蛋白、可溶性糖、过氧化物酶及多种生理生化指标进行了苗期耐盐性鉴定, 在材料数量较少时选取多个较为复杂的指标可以提高鉴定的准确度。而孙现军等^[26]选取 550 份水稻品种使用有效分蘖数、主穗长度、主穗结实率、单株产量等农艺性状作为指标进行全生育期的大田耐盐鉴定, 说明在材料数量较多、生育期跨度较长的耐盐鉴定工作中更适合使用与产量直接相关的鉴定指标, 保证最大效率地筛选出所需要的耐盐品种。本研究使用发芽势和发芽率 2 个指标作为芽期耐盐性鉴定的指标,

发芽势和发芽率都能够检验种子在盐胁迫下的发芽能力, 其中发芽率主要检测种子发芽的多少, 而发芽势主要测试种子生命力的强弱, 比如盐胁迫下种子的发芽速度和发芽整齐度。在苗期耐盐性指标方面使用了相对叶绿素含量(SPAD), 盐胁迫下高粱相对叶绿素含量不同程度地低于对照组, 在主成分分析试验结果中, 第 II 主成分表明, 相对 SPAD 指标可以说明高粱品种的耐盐性, 已有大量的研究表明 SPAD 值与生化方法测定的叶绿素含量存在线性关系^[27], 但因为各品种间相对 SPAD 变异程度不是特别明显, 所以相对 SPAD 并不适用于大量样本的筛选。此外, 苗鲜重、苗干重、根鲜重、根干重等指标能充分反映材料的耐盐性, 即生物量是表现植物生长情况的最直观证据^[28]。

目前对于高粱的耐盐性研究多数针对单一生育时期, 也有一部分学者对某 2 个生育期之间的过渡生育期进行研究, 孙璐等^[15]和王龙海^[29]的研究对高粱的芽期耐盐性筛选延长至第 10 天左右, 待种子发育成嫩苗后测定芽苗长、芽苗鲜重等指标。这种鉴定方法能在短时间内鉴定大量的材料, 效率较高, 但是鉴定结果可能与分别鉴定芽期和苗期耐盐性存在差异。本试验结果表明, 高粱芽期与苗期的耐盐能力没有明显的相关性, 这与陈亚萍^[30]、姜奇彦等^[31]研究结论相一致, 植物在芽期和苗期的耐盐能力都至关重要, 种子萌发是植物适应盐生环境并在该环境下成功建植的关键前提^[32], 发芽期受到盐胁迫时, 种子因吸收水分的能力降低, 其发芽率会显著降低^[33]。高粱苗期对盐胁迫最为敏感^[34], 在苗期阶段盐胁迫对植物的危害包括渗透胁迫^[35]、离子毒害^[36-37]、电解质外渗率增加和自由基含量增加引起的质膜伤害^[38-39]、光合作用和呼吸作用引起的生理代谢紊乱等^[40-41], 耐盐性机制的不同可能导致植物不同生育时期的耐盐性差异。本研究对 110 份高粱品种同时进行芽期和苗期的多指标筛选, 鉴定出如朝阳棒槌和白鞑子帽等在 2 个生育时期耐盐能力都表现优异的高粱品种。

在农业生产中, 良好的出苗率和植株生长情况才是保证产量的基础, 对大量的高粱品种进行耐盐筛选时, 田间自然鉴定受外界影响较大, 尽量使用多个直观的形态指标在实验室条件下初步筛选, 可以有效提高筛选的效率, 同时关注各个生育时期的耐盐性, 保证筛选出的品种具有真正的耐盐应用价值。

4 结论

芽期与苗期耐盐性无显著相关性。苗干重和根鲜重可以作为大量高粱品种耐盐性评价指标。从 110 份高粱地方品种中筛选出朝阳棒槌(00003011)和白鞑子帽(00001081)等 10 个在芽期和苗期均表现为高度耐盐的品种可供后续耐盐基因发掘和耐盐品种选育等利用。

附表 请见网络版: 1) 本刊网站 <http://zwxb.china-crops.org/>; 2) 中国知网 <http://www.cnki.net/>; 3) 万方数据 <http://c.wanfangdata.com.cn/Periodical-zwxb.aspx>。

References

- [1] Zhu J. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci*, 2001, 6: 66–71.
- [2] FAO and ITPS. Status of the world's soil resources. Rome, Italy: FAO, 2015 [2019-06-19]. <http://www.fao.org/land-water/databases-and-software/soilstat/en>.
- [3] 李向前, 王艳, 张富春. 棉花耐盐性及抗氧化性研究进展. *生物技术通报*, 2009, (6): 20–24.
Li X Q, Wang Y, Zhang F C. Research progress of salt tolerance and antioxidation of cotton. *Biotechnol Bull*, 2009, (6): 20–24 (in Chinese with English abstract).
- [4] Kovda V A. Loss of productive land due to salinization. *AMBIO: A J Human Environ*, 1983, 12: 91–93.
- [5] 穆志新, 李萌, 秦慧彬. 高粱芽期耐盐指标筛选及耐盐性评价. *山西农业科学*, 2017, 45: 1075–1079.
Mu Z X, Li M, Qin H B. Screening of salt tolerance indices and salt tolerance evaluation of sorghum germplasm resources at germination stage. *J Shanxi Agric Sci*, 2017, 45: 1075–1079 (in Chinese with English abstract).
- [6] Mace E S, Tai S, Gilding E K, Li Y, Prentis P J, Bian L, Campbell B C, Hu W, Innes D J, Han X, Cruickshank A, Dai C, Frère C, Zhang H, Hunt C H, Wang X, Shatte T, Wang M, Su Z, Li J, Lin X, Godwin I D, Jordan D R, Wang J. Whole-genome sequencing reveals untapped genetic potential in Africa's indigenous cereal crop sorghum. *Nat Commun*, 2013, 4: 2320.
- [7] 丁延庆, 周棱波, 汪灿, 曹宁, 程斌, 高旭, 彭秋, 邵明波, 张立昇. 酱香型酒用糯高粱研究进展. *生物技术通报*, 2019, 35(5): 28–34.
Ding Y Q, Zhou L B, Wang C, Cao N, Cheng B, Gao X, Peng Q, Shao M B, Zhang L Y. Research advance in glutinous sorghum for making sauce-flavor liquor in China. *Biotechnol Bull*, 2019, 35(5): 28–34 (in Chinese with English abstract).
- [8] Nawaz K, Talat A, Iqra K H. Induction of salt tolerance in two cultivars of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) by exogenous application of proline at seedling stage. *World Appl Sci J*, 2010, 10: 93–99.
- [9] 祁栋良, 韩龙植, 张三元. 水稻耐盐/碱性鉴定评价方法. *植物遗传资源学报*, 2005, 6: 226–230.
Qi D L, Han L Z, Zhang S Y. Methods of characterization and evaluation of salt or alkaline tolerance in rice. *J Plant Genet Resour*, 2005, 6: 226–230 (in Chinese with English abstract).
- [10] Ijaz B, Formentin E, Ronci B, Locato Va, Barizza E, Hyder M Z, Lo S F, Yasmin T. Salt tolerance in *indica* rice cell cultures depends on a fine tuning of ROS signalling and homeostasis. *PLoS One*, 2019, 14: e0213986.
- [11] 武博洋, 彭云玲, 赵小强, 方鹏. 玉米苗期在盐胁迫下耐盐相关 QTL 分析. *分子植物育种*, 2019, 17: 154–160.
Wu B Y, Peng Y L, Zhao X Q, Fang P. Salt tolerance related QTL analysis of maize during seedling stage under salt stress. *Mol Plant Breed*, 2019, 17: 154–160 (in Chinese with English abstract).
- [12] Yang X, Lu C. Photosynthesis is improved by exogenous glycinebetaine in salt-stressed maize plants. *Physiol Planta*, 2005, 124: 343–352.
- [13] 刘旭, 史娟, 张学勇, 马缘生, 贾继增. 小麦耐盐种质的筛选鉴定和耐盐基因的标记. *植物学报*, 2001, 43: 948–954.
Liu X, Shi J, Zhang X Y, Ma Y S, Jia J Z. Screening salt tolerance germplasms and tagging the tolerance gene(s) using microsatellite (SSR) markers in wheat. *Bull Bot*, 2001, 43: 948–954 (in Chinese with English abstract).
- [14] Costa P H A, Neto A D, Bezerra M A, Prisco J T, Gomes-Filho E. Antioxidant-enzymatic system of two sorghum genotypes differing in salt tolerance. *Brazil J Plant Physiol*, 2005, 17: 353–362.
- [15] 孙璐, 周宇飞, 汪澈, 肖木辑, 陶冶, 许文娟, 黄瑞冬. 高粱品种萌发期耐盐性筛选与鉴定. *中国农业科学*, 2012, 45: 1714–1722.
Sun L, Zhou Y F, Wang C, Xiao M J, Tao Y, Xu W J, Huang R D. Screening and identification of sorghum cultivars for salinity tolerance during germination. *Sci Agric Sin*, 2012, 45: 1714–1722 (in Chinese with English abstract).
- [16] 张士超, 袁芳, 郭建荣, 韩国良, 孙利珍, 王帅, 王宝山. 利用隶属函数法对甜高粱苗期耐盐性的综合评价. *植物生理学报*, 2015, 51: 893–902.
Zhang S C, Yuan F, Guo J R, Han G L, Sun L Z, Wang S, Wang B S. Comprehensive evaluation on salt-tolerance of sorghum bi-color seedlings by subordinate function values analysis. *Plant Physiol J*, 2015, 51: 893–902 (in Chinese with English abstract).
- [17] 崔江慧, 谢登磊, 常金华. 高粱材料耐盐性综合评价方法的初步建立与验证. *植物遗传资源学报*, 2012, 13: 35–41.
Cui J H, Xie D L, Chang J H. Establishment and verification of comprehensive evaluation method for salt tolerance of sorghum materials. *J Plant Genet Resour*, 2012, 13: 35–41 (in Chinese with English abstract).
- [18] 任富莉, 潘映红, 张笑笑, 蒲伟军, 牟永莹, 李玉斌, 张桦, 朱莉. 基于多重表型的高粱耐盐性综合评价方法. *中国农业科技导报*, 2019, 21(6): 152–162.
Ren F L, Pan Y H, Zhang X X, Pu W J, Mu Y Y, Li Y B, Zhang H, Zhu L. Comprehensive evaluation method for sorghum salt tolerance based on multilevel phenotypic analysis. *J Agric Sci Technol*, 2019, 21(6): 152–162 (in Chinese with English abstract).
- [19] 王春语, 张丽霞, 王平, 丛玲, 于惠琳, 黄瑞冬. 高粱种子萌发期耐盐材料的筛选与鉴定. *西南农业学报*, 2018, 31: 2229–2234.
Wang C Y, Zhang L X, Wang P, Cong L, Yu H L, Huang R D. Screening and identification of salt resistant materials of sorghum

- at seed germination stage. *Southwest China J Agric Sci*, 2018, 31: 2229–2234 (in Chinese with English abstract).
- [20] 吕建澎, 李金旺, 段霞飞, 李延玲, 李欧静, 裴忠有. 高粱重组自交系苗期耐盐筛选与分析. *分子植物育种*, 2018, 16: 4055–4061.
- Lyu J P, Li J W, Duan X F, Li Y L, Li O J, Pei Z Y. Salt tolerance screening and analysis of sorghum recombinant inbred lines at seedling stage. *Mol Plant Breed*, 2018, 16: 4055–4061 (in Chinese with English abstract).
- [21] Hoagland D R. The water-culture method for growing plants without soil. *Calif Agric Exp Station Circular*, 1950, 347.
- [22] 周福平, 柳青山, 张一中, 张小娟, 闫凤霞, 郭琦, 梁笃. 高粱幼苗耐盐指标筛选及耐盐性评价. *山西农业科学*, 2015, 43: 1076–1079.
- Zhou F P, Liu Q S, Zhang Y Z, Zhang X J, Yan F X, Guo Q, Liang D. Selection of salt tolerance indices and salt tolerance evaluation of various sorghum at its seedling stages. *J Shanxi Agric Sci*, 2015, 43: 1076–1079 (in Chinese with English abstract).
- [23] 张会丽, 袁闯, 朱林, 许兴. 利用隶属函数值法对玉米成熟期耐盐性的综合评价. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2018, 46(2): 47–55.
- Zhang H L, Yuan C, Zhu L, Xu X. Comprehensive evaluation of salt-tolerance of maize at mature period using subordinate function value analysis. *J Northwest A&F Univ (Nat Sci Edn)*, 2018, 46(2): 47–55 (in Chinese with English abstract).
- [24] 陈善敏, 黄平, 王振帅, 信思悦, 盛怀宇, 蒋和体. 基于主成分分析法的不同甘薯醋品质评价. *食品与发酵工业*, 2019, 45(17): 240–246.
- Chen S M, Huang P, Wang Z S, Xin S Y, Sheng H Y, Jiang H T. Quality evaluation of different sweet potato vinegar based on principal component analysis. *Food Fermentation Ind*, 2019, 45(17): 240–246 (in Chinese with English abstract).
- [25] 顾晓, 吴桂柱, 刘慧芳, 最佳俊, 高鸿, 马启林. 30 份水稻材料的耐盐性鉴定与评价. *热带生物学报*, 2019 [2019-10-26]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1078.s.20190606.1032.001.html>.
- Gu X, Wu F G, Liu H F, Nie J J, Gao H, Ma Q L. Identification and evaluation of salt tolerance of 30 rice varieties/lines. *J Tropical Biol*, 2019 [2019-10-26]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1078.s.20190606.1032.001.html> (in Chinese with English abstract).
- [26] 孙现军, 姜奇彦, 胡正, 张惠媛, 徐长兵, 邸一桓, 韩龙植, 张辉. 水稻资源全生育期耐盐性鉴定筛选. *作物学报*, 2019, 45: 1656–1663.
- Sun X J, Jiang Q Y, Hu Z, Zhang H Y, Xu C B, Di Y H, Han L Z, Zhang H. Screening and identification of salt-tolerant rice germplasm in whole growth period. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 1656–1663 (in Chinese with English abstract).
- [27] 程艳, 吴春燕, 张晓旭, 王娜, 孙凯, 于娅, 王飞, 张晓明, 宫国辉. 蕹菜叶片 SPAD 值与叶绿素含量的相关性分析. *东北农业科学*, 2018, 43(4): 44–47.
- Cheng Y, Wu C Y, Zhang X X, Wang N, Sun K, Yu Y, Wang F, Zhang X M, Gong G H. Analysis of correlation between chlorophyll content and SPAD value in water spinach leaves. *J Northeast Agric Sci*, 2018, 43(4): 44–47 (in Chinese with English abstract).
- [28] Huang Z, Long X, Wang L, Kang J, Zhang Z H, Zed R, Liu Z P. Growth, photosynthesis and H^+ -ATPase activity in two Jerusalem artichoke varieties under NaCl-induced stress. *Process Biochem*, 2012, 47: 591–596.
- [29] 王龙海. 甜高粱 SSADH 基因克隆鉴定及耐盐高粱品种的筛选. 西南科技大学硕士学位论文, 四川绵阳, 2015.
- Wang L H. Sweet Sorghum SSADH Gene Clone Identify and Salt Tolerance Sorghum Species Screening. MS Thesis of Southwest University of Science and Technology, Mianyang, Sichuan, China, 2015 (in Chinese with English abstract).
- [30] 陈亚萍. 粳稻种质资源不同生育时期的耐盐性评价. 宁夏大学硕士学位论文, 宁夏银川, 2016.
- Chen Y P. Identification of Salt Tolerance of Japonica Rice Germplasm Resources at Different Growth Period. MS Thesis of Ningxia University, Yinchuan, Ningxia, China, 2016 (in Chinese with English abstract).
- [31] 姜奇彦, 胡正, 张辉, 王萌萌, 唐俊源, 倪志勇, 姜锋. 大豆种质资源耐盐性鉴定与研究. *植物遗传资源学报*, 2012, 13: 726–732.
- Jiang Q Y, Hu Z, Zhang H, Wang M M, Tang J Y, Ni Z Y, Jiang F. Evaluation for salt tolerance in soybean cultivars (*Glycine max* L. Merrill). *J Plant Genet Resour*, 2012, 13: 726–732 (in Chinese with English abstract).
- [32] 罗君, 彭飞, 王涛, 薛嫻, 黄翠华. 黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)种子萌发及幼苗生长对盐胁迫的响应. *中国沙漠*, 2017, 37(2): 261–267.
- Luo J, Peng F, Wang T, Xue X, Huang C H. Response of seed germination and seedling growth of *Lycium ruthenicum* to salt stress. *J Desert Res*, 2017, 37(2): 261–267 (in Chinese with English abstract).
- [33] Rani R J. Salt stress tolerance and stress proteins in pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.]. *J Appl Pharm Sci*, 2011, 1: 185–188.
- [34] 孙守钧, 刘惠芬, 王云, 张云华, 孙丽华, 李子芳. 高粱-苏丹草杂交种耐盐性的杂种优势研究. *华南农业大学学报*, 2004, 25(S2): 24–27.
- Sun S J, Liu H F, Wang Y, Zhang Y H, Sun L H, Li Z F. Study on the heterosis of salt tolerance for sorghum-sudan grass hybrid. *J South China Agric Univ*, 2004, 25(S2): 24–27 (in Chinese with English abstract).
- [35] 张金林, 李惠茹, 郭姝媛, 王锁民, 施华中, 韩庆庆, 包爱科, 马清. 高等植物适应盐逆境研究进展. *草业学报*, 2015, 24(12): 220–236.
- Zhang J L, Li H R, Guo S Y, Wang S M, Shi H Z, Han Q Q, Bao A K, Ma Q. Research advances in higherplant adaptation to salt stress. *Acta Pratac Sin*, 2015, 24(12): 220–236 (in Chinese with English abstract).
- [36] Tester M. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants. *Ann Bot*, 2003, 91: 503–527.
- [37] 蔡晓锋, 胡体旭, 叶杰, 张余洋, 李汉霞, 叶志彪. 植物盐胁迫抗性的分子机制研究进展. *华中农业大学学报*, 2015, 34(3): 134–141.
- Cai X F, Hu T X, Ye J, Zhang Y Y, Li H X, Ye Z B. Molecular mechanisms of salinity tolerance in plants. *J Huazhong Agric Univ*, 2015, 34(3): 134–141 (in Chinese with English abstract).

- [38] 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害. 植物生理学通讯, 1991, (2): 84–90.
Chen S Y. Injury of membrane lipid peroxidation to plant cell. *Plant Physiol Commun*, 1991, (2): 84–90 (in Chinese with English abstract).
- [39] Heyno E, Mary V, Schopfer P, Krieger-Liszkay A. Oxygen activation at the plasma membrane: relation between superoxide and hydroxyl radical production by isolated membranes. *Planta*, 2011, 234: 35–45.
- [40] Mäkelä P, Kärkkäinen J, Somersalo S. Effect of glycinebetaine on chloroplast ultrastructure, chlorophyll and protein content, and RuBPCO activities in tomato grown under drought or salinity. *Biol Planta*, 2000, 43: 471–475.
- [41] Mahajan S, Pandey G K, Tuteja N. Calcium- and salt-stress signaling in plants: shedding light on SOS pathway. *Arch Biochem Biophys*, 2008, 471: 146–158.