

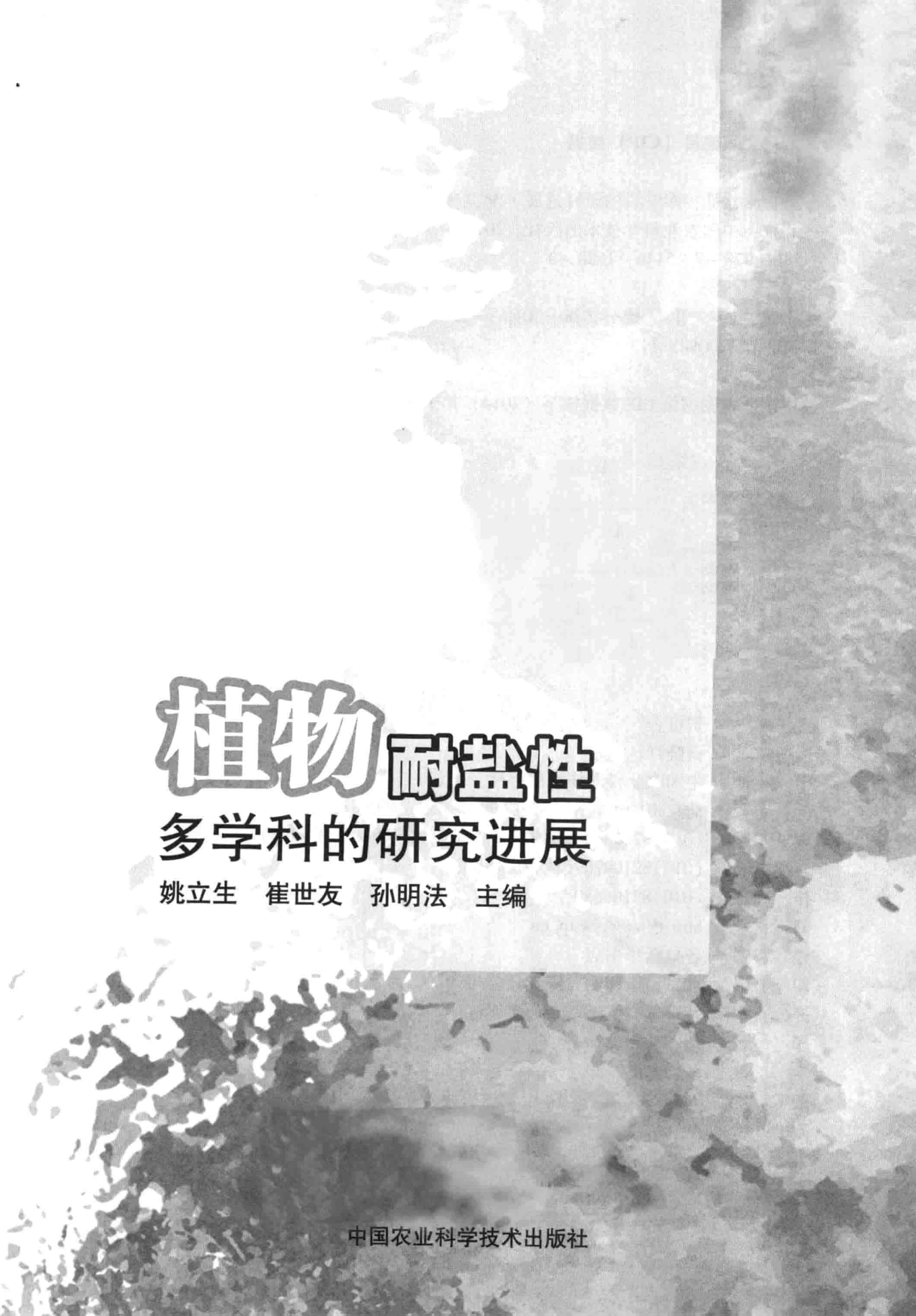


植物耐盐性

多学科的研究进展

姚立生 崔世友 孙明法 主编

中国农业科学技术出版社



植物耐盐性

多学科的研究进展

姚立生 崔世友 孙明法 主编

中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物耐盐性: 多学科的研究进展 / 姚立生, 崔世友, 孙明法主编.
—北京: 中国农业科学技术出版社, 2014. 6
ISBN 978 - 7 - 5116 - 1688 - 3

I. ①植… II. ①姚…②崔…③孙… III. ①植物 - 耐盐性 -
研究 IV. ①Q948. 113

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2014) 第 113824 号



责任编辑	贺可香
责任校对	贾晓红
出版者	中国农业科学技术出版社 北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081
电 话	(010)82106638(编辑室) (010)82109702(发行部) (010)82109709(读者服务部)
传 真	(010)82106650
网 址	http://www.castp.cn
经销者	各地新华书店
印刷者	北京富泰印刷有限责任公司
开 本	787 mm × 1 092 mm 1/16
印 张	11.25
字 数	300 千字
版 次	2014 年 6 月第 1 版 2014 年 6 月第 1 次印刷
定 价	46.00 元

—❖❖❖ 版权所有 · 翻印必究 ❖❖❖—

《植物耐盐性：多学科的研究进展》

编委会

主 编：姚立生 崔世友 孙明法

编写人员：（按姓氏笔画排序）

王 为	王茂文	王爱民	朱国永	乔海龙
刘 冲	孙红芹	孙明法	严国红	何冲霄
沈会权	张蛟蛟	陈 和	陈建平	单忠德
洪立洲	姚立生	唐红生	崔世友	蔡立旺

前 言

中国科学院海洋研究所的邢军武在世纪之交的 1999 年曾在《世界科技研究与发展》著文指出：我国有近 6 亿亩（15 亩 = 1 公顷，下同）盐碱荒地和 3 000 万亩沿海滩涂，有丰富的地下咸水资源和取之不尽的海水资源。筛选那些有潜在食用价值的野生盐生植物并使之作物化，可以使盐碱荒地无需改良即能用于食物生产，并使海水和地下咸水得以农业利用。作者将其称为正在兴起的农业革命。江苏省的沈其荣教授（现任南京农业大学副校长）、尹金来研究员（曾任江苏沿海地区农科所所长）也于 1992 年和 1999 年先后撰文论述滨海/海涂盐土农业，当时并未引起太多的重视。

2009 年，江苏沿海开发上升为国家战略，沿海滩涂农业和生态开发也引起了人们的广泛重视。就宏观而言，由于人口增长、耕地减少、淡水资源贫乏、单位面积的粮食产量已近增长极限。为保证充足的食物供应，必须开辟新的土地资源和食物资源。就江苏而言，粮食生产的十年增，是以牺牲棉花、油菜等作物的种植面积为代价的，粮食单产水平并未得到明显的提高。中国工程院牵头组织 20 多位院士和有关专家完成的“江苏省沿海地区综合开发战略研究”报告中提出：江苏沿海地区海域滩涂资源丰富，且每年仍以 2 万多亩的速度增长，是我国不可多得的土地后备资源，特别是盐城沿海和南通北部沿海地区更具备大规模围填的条件。近期可形成 270 万亩左右的土地后备资源，远期可形成 700 万亩土地后备资源。

在此背景下，江苏沿海地区农科所、江苏沿江地区农科所建立、充实了盐土农业研究室或项目组，在沿海滩涂开发利用、耐盐作物和盐生植物品种培育、盐土农业技术研究等方面均取得了可喜的进展。两所科技人员合作，广泛借鉴植物耐盐性研究方面已有的研究成果，编写了“植物耐盐性——多学科的研究进展”一书，希望对从事相关研究的科技人员有所帮助。

写作的过程是艰辛并快乐的，此过程参考了大量的文献，特别是发表于有关英文学术期刊上的综述性论文。在此对这些作者的出色工作致以诚挚的谢意，同时，由于参考文献较多，书末仅列出了一些主要文献，特此致歉。

由于作者的学识、水平、能力还有很多不足，因此书稿也肯定有不少未尽人意甚至错误的地方。在这里我们敬请同行不吝赐教、批评指正。

作者

2014 年

目 录

第一章 植物耐盐性研究导论	(1)
第一节 世界盐碱土的分布及盐含量的测定	(1)
第二节 盐胁迫对植物的伤害及植物的反应	(4)
第三节 植物耐盐性变异的基础	(9)
第四节 植物耐盐的结构特征	(10)
第五节 植物耐盐研究的方法	(12)
第二章 植物耐盐性机制	(14)
第一节 植物对盐胁迫的应答：二阶段模型	(14)
第二节 植物耐盐机制概述	(22)
第三节 耐渗透胁迫	(25)
第四节 细胞对高 Na^+ 的适应	(30)
第五节 整株对高 Na^+ 的适应	(38)
第六节 耐 Cl^- 研究	(50)
第三章 植物的盐胁迫信号转导通路	(55)
第一节 离子平衡的 SOS 调节途径与耐盐性	(56)
第二节 MAPK 信号传导途径	(60)
第三节 磷脂酶信号转导途径	(63)
第四节 ABA 信号途径	(66)
第五节 盐逆境下的其他信号转导途径	(76)
第六节 不同信号途径的整合	(77)
第四章 植物耐盐性的遗传与 QTL 定位	(79)
第一节 耐盐性的遗传	(79)
第二节 耐盐性 QTL	(82)
第五章 植物中的耐盐基因	(86)
第一节 如何搜寻耐盐基因	(86)
第二节 用于鉴定耐盐基因的物种	(88)
第三节 利用植物信号传导蛋白基因提高植物耐盐性	(91)
第四节 控制盐分吸收和运输的基因	(92)
第五节 与渗透或未知保护功能有关的基因	(98)

第六节 控制细胞和组织生长速率的基因	(102)
第六章 植物耐盐性育种	(104)
第一节 作物耐盐性鉴定	(104)
第二节 渗透耐性和组织耐性的筛选方法	(120)
第三节 耐盐作物育种方法	(125)
第四节 作物耐盐育种实例	(132)
第七章 耐盐作物品种	(143)
第一节 耐盐牧草品种	(143)
第二节 耐盐蔬菜品种	(145)
第三节 耐盐油菜品种	(149)
第四节 耐盐大麦品种	(150)
第五节 耐盐水稻品种	(153)
第六节 耐盐大豆品种	(159)
第七节 耐盐玉米品种	(161)
第八节 耐盐棉花品种	(163)
参考文献	(168)

第一章 植物耐盐性研究导论

盐胁迫是一种重要的非生物逆境，影响着 20% 的世界灌溉农地（Flowers & Yeo, 1995），土壤盐渍化作为一种限制农作物产量的主要因素，对农业维持不断增长人口的能力有危害作用（Flowers TJ, 2004; R Munns & Tester, 2008; Parida & Das, 2005）。

耐盐作物育种的进展因对植物耐盐机制分子基础不确当的理解而受到限制。盐土的不利影响包括（Surekha Katiyar-Agarwal *et al*, 2005）：①因减少 K、P、 NO_3^- 和 Ca 的吸收引起的营养限制（nutrient constraint）；②由于 Na、Cl 和 S 的积累而产生的离子细胞毒性（ion cyto-toxicity）；③土壤中相对较高的溶质浓度而产生的渗透逆境（osmotic stress）；④危害膜脂、蛋白和核酸的活性氧积累而产生的氧化逆境（oxidative stress）。

第一节 世界盐碱土的分布及盐含量的测定

一、世界盐碱土的区域分布

盐害是影响植物生长和作物产量的主要因素，是作物减产的主要原因，盐害导致平均亩产降低 50% 以上。世界上盐碱土的面积很大，占总面积的 6.5%（表 1-1），在近 230Mhm² 灌溉农田中，盐碱地有 45Mhm²，占 19.5%（表 1-2）；而在 1 500Mhm² 旱地农业中，有 32Mhm² 受不同程度的盐碱影响，占 2.1%。在气候干燥的半干旱、干旱地区由于降雨量少，蒸发剧烈，盐分不断积累；海滨地区由于海水倒灌造成土壤含盐量增加。我国盐碱土主要分布于西北、华北、东北和滨海地区，随着大棚面积的逐年增长和栽培年代的推移，土壤盐渍化日趋严重。

二、土壤盐分的测定

盐碱土中盐分的变化比土壤养分含量的变化还要大。土壤盐分分析不仅要了解土壤中盐分的多少，而且要了解盐分的变化情况。盐分的差异性是有盐碱土的重要资料。在这样的情况下，就不能采用混合样品。盐碱土中盐分的变化垂直方向更为明显。由于淋洗作用和蒸发作用，土壤剖面中的盐分季节性变化很大，而且不同类型的盐土，盐分在剖面中的分布又不一样。南方滨海盐土，底土含盐分较重，而内陆次生盐渍土，盐分一般都积聚在表层。根据盐分在土壤剖面中的变化规律，应分层采取土样。

分层采集土样，不必按发生层次采样，而自地表起每隔 10cm 或 20cm 采集一个土

样，取样方法多用“段取”，即在该取样层内，自上而下，整层地均匀地取土，这样有利于盐储量的计算。研究盐分在土壤剖面中分布的特点时，则多用“点取”，即在该取样层的中部位置取土。根据盐土取样的特点，应特别重视采样的时间和深度。因为盐分上下移动受不同时间的淋溶与蒸发作用的影响很大。虽然土壤养分分析的采样也要考虑采样季节和时间，但其影响远不如对盐碱土的影响那样大。鉴于花碱土碱斑分布的特殊

表 1-1 世界盐碱土区域分布

地区	总面积 (Mhm ²)	盐土		碱土	
		(Mhm ²)	(%)	(Mhm ²)	(%)
非洲	1 899	39	2.0	34	1.8
亚洲、太平洋和澳大利亚	3 107	195	6.3	249	8.0
欧洲	2 011	7	0.3	73	3.6
拉丁美洲	2 039	61	3.0	51	2.5
近东	1 802	92	5.1	14	0.8
北美	1 924	5	0.2	15	0.8
总计	12 781	397	3.1	434	3.4

资料来源：FAO Land and Plant Nutrition Management Service, 2000

表 1-2 世界主要国家灌溉地次生盐碱地估值

国家	总耕地面积	灌溉面积		其中盐碱地面积	
		(Mhm ²)	(%)	(Mhm ²)	(%)
中国	97	45	46	6.7	15
印度	169	42	25	7.0	17
前苏联	233	21	9	3.7	18
美国	190	18	10	4.2	23
巴基斯坦	21	16	78	4.2	26
伊朗	15	6	39	1.7	30
泰国	20	4	20	0.4	10
埃及	3	3	100	0.9	33
澳大利亚	47	2	4	0.2	9
阿根廷	36	2	5	0.6	34
南非	13	1	9	0.1	9
小计	843	159	19	29.6	20
世界	1 474	227	15	45.4	20

资料来源：Ghassemi *et al* (1995) compiled from FAO data for 1987

性，必须增加样点的密度和样点的随机分布，或将这种碱斑占整块田地面积的百分比估计出来，按比例分配斑块上应取的样点数，组成混合样品；也可以将这种斑块另外组成一个混合样品，用作与正常地段土壤的比较（表 1-3）。

表 1-3 盐碱土的定义和分类 (USSL, 2005)

分类	定义	描述	对植物生长的效应	注解
盐土 (salinity)	盐土具有高浓度的可溶性盐， $EC_e \geq 4dS/m$ 时称为盐土	盐分的该定义来自 EC_e ，导致大多数植物减产，不过许多植物在 $EC_e < 4dS/m$ 也会受影响	渗透和盐分特异性组分抑制根和茎的生长	EC_e 是土壤饱和浸提液的电导率，反映了饱和土壤中的盐浓度， $4dS/m$ 的电导率相当于 $40mmol/L$ 的 $NaCl$
苏打盐土 (sodicity)	碱土的可溶性盐浓度低（表层含盐量低于 0.5% ），交换性 Na^+ 百分率（ESP）高， $ESP \geq 15$	碱土的定义来自 ESP，引起黏土结构的退化， Na^+ 取代了黏粒表面与负电荷结合的二价阳离子	土壤结构差抑制根生长	ESP 高，黏粒分散，土壤排水性差，容易受涝；干旱时又变得很硬
碱土 (alkalinity)	碱土是一类具有高 pH 值的盐碱土，其 $ESP \geq 15$ ，pH 值为 $8.5 \sim 10$	因母质中含碳酸盐而产生高 pH 值	高 pH 值影响营养吸收	

(一) 质量法

盐渍土含有的水溶性盐分主要是钾、钠、钙、镁的氯化物、硫酸盐、碳酸盐或重碳酸盐等，当其在土壤中积累到一定浓度时，就将危害作物生长，尤其是碱性钠盐的存在及其在土壤内的移动，还会造成土壤碱化。对土壤进行水溶性盐分分析，是研究盐渍土的盐分状况及其对农业生产影响的重要方法。土壤水溶性盐分分析包括全盐量、碳酸根、重碳酸根、氯根、硫酸根、钙、镁、钾、钠离子和离子总量。土壤水溶性盐按一定的水土比例用水浸出，浸出液作全盐量、阴离子和阳离子含量的测定，离子总量由算法求得，测定结果以 $cmol/kg$ 或 g/kg 表示。全盐量的测定一般采用质量法，吸取一定量土壤水浸出液，蒸干除去有机质后，烘干，称量测得全盐量。

(二) 电导法

土壤盐分含量用电导率 (electrical conductivity, EC) 测定，其 SI 单位为 dS/m 。表 1-4 给出了该单位与其他单位的关系，以及与 $NaCl$ 浓度的关系 ($10mmol/L$ $NaCl$ 的 EC 值接近于 $1dS/m$)。

最初电导率用土壤饱和浸提液测定 (EC_e)，不过该方法比较繁琐，首先必须制作

浸提液；其次要用真空泵吸取水分；第三，很沙的土壤不能制取浸提液。更为方便而通用的方法是 1 : 5 提取液，土壤风干磨细，每克土加 5g 去离子水震荡，电导率计的探针置于悬浮液中即可测定 EC。如果取样时知道土壤含水量即可计算土样的 EC。

此外，该测定与土壤的田间持水能力有关，利用一个转换因子。粗略估计沙土的田间持水量为每克土 0.2 g 水，而黏土为每克土 0.4 g 水。

灌溉水或河水的电导率同样用手持式电导率计测定，因为河水的盐分浓度很低，其单位可用 $\mu\text{S}/\text{cm}$ ($1\text{dS}/\text{m} = 1\,000\mu\text{S}/\text{cm}$)。灌溉水质量抽查用总可溶性盐表示， $1\text{dS}/\text{m}$ 相当于 640 mg/L 的混合盐。

与盐土或海水有关的纯溶液电导率的数据见表 1-5，因为 10mmol/L NaCl 的 EC 恰好为 1.0dS/m，且在地面和河水中为最常见盐分， $10 \times \text{EC}$ 即得盐的毫摩尔浓度。

表 1-4 测定盐分的单位及转换因子

测量与单位	应用	1dS/m 等于	等价单位
电导率 (dS/m)	土壤	1	$1\text{dS}/\text{m} = 1\text{mS}/\text{cm} = 1\text{mmho}/\text{cm}$
电导率 ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	灌溉水、河水	$1\,000\mu\text{S}/\text{cm}$	$1\mu\text{S}/\text{cm} = 1\mu\text{mho}/\text{cm}$
总溶解盐 (mg/L)	灌溉水、河水	640mg/L (大约)	$1\text{mg}/\text{L} = 1\text{mg}/\text{kg} = 1\text{ppm}$
NaCl 摩尔浓度 (mmol/L)	实验室	10mmol/L	$1\text{mmol}/\text{L} = 1\text{mmol}/\text{L}$

注：1dS/m 的 EC 转换成总可溶盐 (640 mg/L) 是假设全球地表水的盐分组成相同，正确的转换因子从 530 (盐分以 NaCl 为主) 到 900 (盐分以双价离子为主) 间变化

表 1-5 纯溶液在 20℃ 下的电导率 (EC)

溶液	NaCl			KCl	CaCl ₂	MgCl ₂	
	10mmol/L	100mmol/L	500mmol/L	10mmol/L	10mmol/L	10mmol/L	50mmol/L
EC (dS/m)	1.0	9.8	42.2	1.2	1.8	1.6	8.1

注：这里所列盐分在土壤和海水中均有，数据来自 Handbook of Physics and Chemistry (CRC Press, 55th edition, 1975)

第二节 盐胁迫对植物的伤害及植物的反应

盐害限制植物细胞从土壤中吸收水分，引起渗透胁迫，还使植物细胞中的离子浓度增加从而产生离子胁迫。植物为应对不利于生存和生长的环境有很多保护机制，可以防止水分流失和离子毒性。

盐渍生境中， Na^+ 是主要的有害离子，植物细胞质膜内负外正的膜电势和胞外 Na^+ 浓度升高所建立起的 Na^+ 电化学势梯度，都有利于 Na^+ 从外界环境被动运输到植物细胞内。胞质中过多的 Na^+ 破坏细胞内的离子稳态、引起生物膜功能紊乱、抑制许多胞质酶的活性和细胞代谢，进而影响细胞分裂、生长、发育和光合作用 (Horie & Schroeder,

2004)。

一、盐害主要成分

盐碱土中的盐分主要为 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 3 种阳离子和 CO_3^{2-} 、 HCO_3^- 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 4 种阴离子组成的 12 种盐，个别地方还分布着少量的硝酸盐盐土。碱性盐（如 Na_2CO_3 、 NaHCO_3 ）水解后产生 NaOH 对植物根有腐蚀作用，盐土表层的含盐量在 0.2% ~ 0.5% 时就可对植物产生不利的影响，另据陈瑞珊（1981）分析认为 NaCl 因溶解度大，造成土壤溶液渗透压升高，当渗透压升高到大于植物体内的渗透压时，体内水分即向外渗出，植物就会失水死亡。土壤中含量的较高的主要为 Na^+ 和 Cl^- ，因此耐盐性的研究主要就在抗 Na^+ 和 Cl^- 方面。

不同盐类对同一作物的毒害随盐浓度的改变而改变。在低浓度时， NaCl 对高粱的毒性比 Na_2SO_4 高，而高浓度时则相反，小麦上亦有相似结论（Patrick Boursier, 1990）。各种盐类对不同植物的毒害程度有差异，石德成（1993, 1997）分别报道了 NaCl 和 Na_2CO_3 对星星草的胁迫试验，结果表明， Na_2CO_3 对星星草的伤害大于 NaCl 。谈健康（1998）报道 Na_2CO_3 对小麦的毒害作用高于 NaCl 、 Na_2SO_4 。

Fortmeier R & Schubert S（1995）通过研究 Na^+ 、 Cl^- 和 Na_2SO_4 对玉米生长的影响证明，在盐害中真正起作用的是 Na^+ 离子而不是 Cl^- 离子，也不是两种离子的共同作用。

就盐胁迫的离子毒害而言，大豆盐害主要是 Na^+ 效应，还是 Cl^- 效应尚未定论。邵桂花等（1994）根据大豆植株排斥 Cl^- 为显性，吸 Cl^- 为隐性，认为大豆离子毒害主要是 Cl^- 效应。不过更有众多的研究者把研究的对象集中在 Na^+ 上，如 Durand & Lacan（1994）研究表明，进入栽培大豆木质部液流中的 Na^+ 在向叶片运输过程中可被木质部薄壁细胞重新吸收，跨膜横向运输至韧皮部，再运送到根系，但对 Cl^- 无此作用，所以茎基部 Na^+ 含量显著高于叶片。大豆不同品种耐盐性的差异取决于这种限制 Na^+ 向叶片运输的能力。

二、盐胁迫对植物的伤害

无论何种盐渍土壤，由于土壤中无机离子含量高，作物生长均会由此受到伤害，轻者出苗率低，生长矮小，产量低，重则颗粒无收。盐胁迫对植物的伤害方式主要有以下几个方面。

（一）离子过量（ion excess）

土壤含盐量高时，作物吸收盐分并在体内积累造成伤害。过量盐离子的毒害作用使活性氧代谢系统的动态平衡遭到破坏，膜脂过氧化或膜蛋白过氧化作用造成膜脂或膜蛋白损伤，膜透性增加，胞内水溶性物质外渗，出现盐害。如果是 NaCl 胁迫，由于 Na^+ 离子半径与 Ca^{2+} 的离子半径非常相似，线胞质和质外体中 Na^+ 增加把质膜、液泡膜、叶绿体膜等细胞膜上的 Ca^{2+} 置换下来。而 Na^+ 和 Ca^{2+} 的电荷密度不一样，所以 Na^+ 对细胞膜不但不起稳定和保护作用，反而使质膜结构破坏，膜选择透性下降，细胞内大量

必需元素外渗，而 Na^+ 、 Cl^- 大量进入细胞使胞质中离子平衡破坏，特别是 Ca^{2+} 平衡破坏，胞质中游离 Ca^{2+} 急剧增加，使 Ca^{2+} 介导的 CaM 调节系统和磷酸醇调节系统失调，细胞代谢紊乱，细胞伤害死亡 (Lynch *et al*, 1987)。

植物受到盐离子胁迫后会产生各种各样的反应，根据植物对盐离子的吸收运转情况大体上可分为 3 类：排盐、稀盐和拒盐。

1. 排盐

许多植物能在盐碱环境中生存是因为特化出特殊的分泌结构——排盐系统。排盐系统主要有 3 种类型：①盐腺，目前，已在二色补血草 (陆静梅等, 1994)、野生大豆 (陆静梅, 1998)、红树 (MacFarlane *et al*, 2000; 王厚麟等, 2000)、*Sporobolus spicatus* (Ramadan, 2001)、灯芯草 (Weis P *et al*, 2002)、怪柳 (张道远, 2003) 以及 4 种草坪草种 (Alshammary SF *et al*, 2004) 在中发现了盐腺。②气孔，阎秀峰等 (2000) 发现星星草是气孔排盐。他们在星星草叶表面下陷的气孔上发现了盐的结晶，并且观察到初始排盐的气孔。③表皮毛和腺毛，王厚麟、缪绅裕等 (2000) 认为表皮毛和腺毛也是排盐结构。

2. 稀盐

在盐碱胁迫下有的植物吸收盐离子，但仍能生长发育，免受盐碱伤害。这类植物主要通过稀盐作用来减轻毒害。稀盐主要有 3 种方式：一是通过快速生长来稀释盐分，如非盐生植物大麦生长在轻度盐碱土壤中，拔节前细胞内盐分浓度很高，但随拔节快速生长盐分浓度降低；二是肉质化，盐碱胁迫下植物叶片或茎部的薄壁细胞组织大量增生，细胞数目增多，体积增大，可以吸收和贮存大量水分，以补充水分不足和稀释盐分；三是离子区隔化，在盐碱胁迫下，一些植物将吸收的盐分集中于细胞内的某一区域，如液泡，从而降低细胞质中离子浓度，避免毒害作用。

3. 拒盐

植物将盐离子集中在根或茎基部，而不向上运输，避免遭受盐害。产生这种结果是由于细胞质膜对离子的透性不同，这种透性取决于一价阳离子 (Na^+ 、 K^+) 和二价阳离子 (Ca^{2+} 等) 的平衡，当 $\text{Na}^+ : \text{Ca}^{2+} = 10 : 1$ 时，细胞质膜透性正常，当环境中一价离子增多时，平衡破坏，透性增大，而盐生植物对一价离子的透性较小，大量吸收 Ca^{2+} ，从而保持了离子平衡，免受盐害 (利容千等, 2002)。

(二) 离子亏缺 (ion deficits)

盐离子的过量吸收使一些营养元素的吸收受到抑制，引起作物缺素而引起生育障碍。如 Na^+ 过多会影响植株对 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等的吸收， Cl^- 与 SO_4^{2-} 吸收过多可降低对 HPO_4^- 的吸收。随着土壤含盐量的增加，番茄幼苗对各营养元素的吸收量减少，当含盐量达 3.0g/kg 时，养分吸收量剧减，以 K^+ 和 Ca^{2+} 表现明显。低盐量下 K^+ 优先被根吸收，不受 Na^+ 的抑制，但 K^+ 可抑制 Na^+ 进入；高盐量下离子的选择吸收性能差， Na^+ 对 K^+ 的抑制大于 K^+ 对 Na^+ 的抑制。这种不平衡吸收不仅造成营养失调，抑制生长，而且会产生单盐毒害。

(三) 渗透胁迫 (osmotic stress)

Schimper (1898) 就提出“生理干旱”的概念来解释盐害的机理, 认为在盐分胁迫下植物生长受到抑制是由于水分亏缺造成的。植物水分亏缺的原因是因为土壤中含有大量的可溶性盐, 降低了土壤渗透势, 使根系吸水困难或根本不能吸水。所以, 在盐碱地区, 虽然土壤含水量很大, 但由于含盐量也很高, 植物吸水不足容易导致生理干旱。

三、植物对盐胁迫的反应

(一) 盐胁迫对植物形态发育的影响

盐胁迫对植物个体形态发育的整体表现为抑制组织和器官的生长, 加速发育过程, 缩短营养生长和开花期。Plaut *et al* (1985) 研究发现, 90mmol/L NaCl 胁迫抑制甜菜块根的干物质积累, 但低浓度 NaCl 可增加叶面积。Nunes (1984) 认为这主要是细胞体积增加而不是细胞分裂的结果。盐分对佛手瓜的生长及腋芽的萌动均有抑制作用, 幼苗的生长速度与中期细胞指数的变化具有一致性, 说明盐分影响植物生长的途径是通过细胞的有丝分裂来完成的。在 NaCl 胁迫 (0.1%、0.2%、0.3%、0.4%) 条件下, 马铃薯试管苗生长受到显著抑制, 且随着盐浓度的增加, 各处理间差异加大 (王新伟, 1998)。戴伟民等 (2002) 发现随盐浓度的增加, 番茄幼苗的下胚轴粗度、侧根数逐渐减少, 根干重逐渐降低。根据牟永花 (1998) 的研究, 50mmol/L、100mmol/L NaCl 使番茄株高和干物质积累均有不同程度的降低, 但对根冠比无影响。杨秀玲等 (2004) 也发现, 随着 NaCl 浓度 (75mmol/L、100mmol/L、125mmol/L、150mmol/L) 的增高, 黄瓜幼苗地上和地下部鲜重以及根冠比 (R/T) 也均表现为下降。

盐胁迫加快了个体的发育进程, Grieve *et al* (1994) 研究指出盐胁迫使得小麦的主茎的发育缩短了 18d, 生殖结构的发生提前, 开花时间缩短, 即盐胁迫加速了小麦的成熟。盐胁迫还降低了小麦叶原基的发生率, 减少了叶片数 (Grieve *et al*, 1993); 在生殖生长期, 盐胁迫缩短了小穗原基的分化时间, 小穗数减少, 而小麦分蘖的发育延迟了 4d (Mass EV & Grieve CM, 1990)。因此, 盐胁迫下小麦的生长发育受到了很大的影响。

(二) 盐胁迫对植物生理生化代谢的影响

1. 水分平衡与质膜透性

Levitt 在 1980 年即指出, 不同环境胁迫作用于植物时都会发生水胁迫。在盐胁迫下, 植物细胞脱水, 膜系统破坏, 位于膜上的酶功能紊乱, 各种代谢无序进行, 导致质膜透性的改变。而且, 高浓度 NaCl 可置换细胞膜结合的 Ca^{2+} , 使膜结合 Na^+ 增加, 膜结构和功能破坏, 细胞内的 K^+ 、磷和有机溶质外渗。

2. 光合作用

盐胁迫下, 植物组织因缺水而引起气孔关闭, 叶绿体受损, 光合相关酶失活或变性, 光合速率下降, 同化产物合成减少。

盐分下植物的光合速率、蒸腾速率和气孔导度下降 (Lakshmi *et al*, 1996; Marler & Zozor 1996; Mickelbart & Marler, 1996; Tezara *et al*, 2002; Gibberd *et al*, 2002; Burman *et al*, 2003), 低盐下叶绿素含量增加 (Winicov & Button, 1991; Locy *et al*, 1996), 高盐下叶绿素降解 (Malibari *et al*, 1993; Salama *et al*, 1994)。盐诱导下光合作用的降低是由于气孔限制 (气孔关闭, Brugnoli & Björkman, 1992; Nicolas *et al*, 1993; Pascale & Barbieri, 1995; Goldstein *et al*, 1996)、非气孔限制 (Downton, 1977; Drew *et al*, 1990) 或两个限制 (组织低盐浓度下的气孔关闭和组织高盐浓度下的光合活性) 共同引起 (Downton *et al*, 1990; Yeo *et al*, 1991)。

盐分的渗透效应诱导 ABA 积累, 引起气孔导度、胞间 CO_2 浓度、叶绿素含量和 Rubisco 活性下降以及电子传递和蔗糖积累方面的变化, 光合组织中过多的盐可引起类囊体的收缩和叶绿体相邻膜的堆叠, 离子不平衡可引起叶绿体中 K^+ 的减少和 PS II 的降解。另外, 光合作用的抑制可通过叶肉细胞中高浓度糖的反馈抑制而实现, 盐逆境处理后不久即可在叶片中观察到。高糖浓度来自生长组织中正常糖利用的减少 (Munns *et al*, 1982)。耐盐性与净光合速率和气孔导度的维持 (Lakshmi *et al*, 1996) 以及叶绿素含量的增加 (Winicov & Seemann, 1990; Krishna Raj *et al*, 1993; Salama *et al*, 1994) 有关。

很多研究表明, 生长与光合能力间无相关或相关性极低 [如红麻 (Curtis & Läuchli, 1986)、大麦 (Rawson *et al*, 1988)、白三叶 (Rogers & Noble, 1992)、普通小麦 (Hawkins & Lewis, 1993; Ashraf & O'leary, 1996)、油橄榄 (Loreto *et al*, 2003)。而在其他作物中则发现盐分下光合作用与产量间的正相关, 如玉米 (Crosbie & Pearce, 1982)、菠菜 (Robinson *et al*, 1983)、菜豆 (Seemann & Critchley, 1985)、黑吉豆 (Chandra Babu *et al*, 1985)、海岛棉 (Cornish *et al*, 1991)、陆地棉 (Pettigrew & Meredith, 1994)、石刁柏 (Faville *et al*, 1999)、6 个芸薹属二倍体和双二倍体物种 (Ashraf, 2001) 和 3 个禾本科物种大米草、狐米草、互花米草 (Hester *et al*, 2001)。一些物种如糖用甜菜和茄子, 在中度盐分下光合速率甚至增加 (Heuer & Plaut, 1981)。Downton *et al* (1985) 没有发现高盐分 (200 和 350 mmol/L) 对菠菜光合速率的效应, 同样 Steduto *et al* (2000) 则认为, 中度盐分 (15.6 dS/m) 对向日葵 CO_2 净同化率无效应。因而光合速率只有在其与生长表现出密切相关时才可用作盐逆境下的选择标准。

3. 呼吸作用

呼吸作用提供植物大部分生命活动所需要的能量, 同时, 它的中间产物又是合成多种重要有机物质的原料。植物积累或拒绝盐离子, 合成有机渗透物适应或抵抗盐胁迫等一系列过程都需要消耗大量能量, 因此, 盐胁迫下植物呼吸强度首先增强, 后随着时间的延长而减弱。植物的呼吸作用和光合作用是既相互对立又相互依存的, 盐胁迫打乱正常呼吸代谢的同时也影响到植物的光合代谢, 造成一系列不良的连锁反应。

4. 物质代谢

盐分过多会降低植株体内蛋白质的合成速率, 相对加速贮藏蛋白质的水解, 造成植株体内氨基酸积累, 并转化为丁二胺、戊二胺及游离氨 (NH_3), 当这些物质积累到一定程度时, 就会对植物细胞造成毒害。例如, 在轻度盐土上生长的棉花, 其叶片的氨含

量是正常的 2 倍，在重盐渍土上则是 10 倍。盐分过多还会引起植株体内腐胺积累，腐胺在二胺氧化酶催化下脱氨同样造成植株含氨量增加，产生氨害。Aquino RS *et al* (2011) 的研究表明高盐分下盐生植物和海藻在高盐分下有硫多糖的积累，而无盐下则消失；甜土植物水稻在高盐（200mmol/L）下无硫多糖的积累，而羟基多糖含量增加 3 倍。

第三节 植物耐盐性变异的基础

植物在其耐盐性方面存在很大差异，这反映在生长应答中的差异。一般而言禾谷类耐性优于豆类（Reynolds *et al*, 2005）。禾谷类作物中水稻最敏感、大麦最耐（图 1-1），普通小麦耐性适中，硬粒小麦稍弱。高冰草是小麦的盐生亲缘，为单子叶植物种中最耐的（图），在高达海水的浓度下仍能继续生长。

双子叶植物耐盐性的变异甚至比单子叶物种强。一些豆类很敏感，甚至比水稻还敏感（Läuchli A, 1984），苜蓿或紫花苜蓿很耐，盐生植物如滨藜能在比海水盐分高的环境下连续生长良好（图 1-1、表 1-6）。

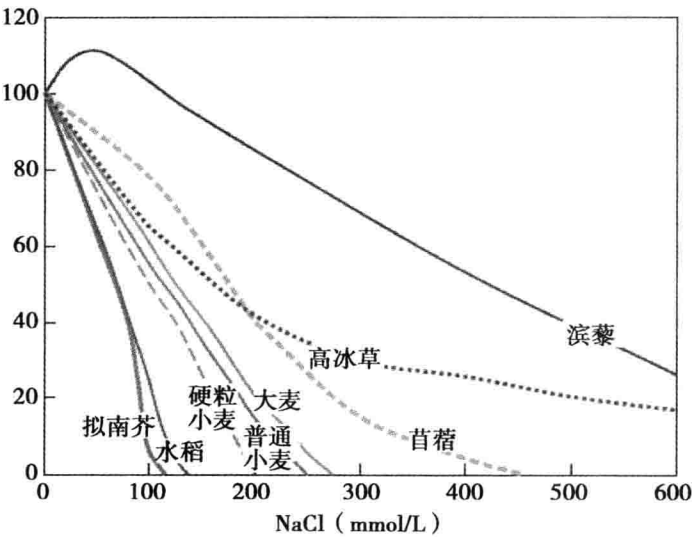


图 1-1 不同物种耐盐性的多样性

注：耐盐性以 NaCl 的液培或沙培生长至少 3 周后的茎干重与对照（无 NaCl）之比表示，水稻（Aslam M *et al*, 1993）、硬粒小麦、普通小麦、大麦和高冰草（Colmer TD *et al*, 2005）、拟南芥（Cramer GR, 2002）、苜蓿（Kapulnik Y *et al*, 1989）和滨藜（Aslam *et al*, 1986）

许多双子叶盐生植物的最优生长需要高浓度的 NaCl（100 ~ 200mmol/L），与其他物种在相同的光和湿度条件下（即高蒸腾速率）相比，拟南芥是一种盐敏感物种