

盐生植物及其 对盐渍生境的 适应生理

赵可夫 范海 编著



科学出版社

www.sciencep.com

盐生植物及其对盐渍生境的 适应生理

赵可夫 范海 编著

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书在对世界盐生植物种类、类型、分布、生长发育,根、茎、叶的形成和代谢特征进行概括介绍的基础上,重点讨论了三大类盐生植物——稀盐盐生植物、泌盐盐生植物和拒盐盐生植物对盐渍生境之适应生理及其近代研究成果。此外,还简单介绍了盐生植物资源和盐生植物在改良和利用盐渍土壤方面的研究概况。在本书最后,客观地讨论了当今盐生植物耐盐生理研究中的几个热点问题,如盐渍条件下盐生植物的能耗,盐胁迫信号的传递,耐盐基因和转基因植物等问题。

全书共 12 章,内容丰富新颖,图文并茂。

本书适合农学、植物学、植物生理学、生态学、土壤学、环境科学等领域的师生及研究人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

盐生植物及其对盐渍生境的适应生理/赵可夫,范海编著. —北京:科学出版社, 2005

ISBN 7-03-015662-5

I. 盐… II. ①赵…②范… III. 盐生植物 IV. Q949.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2005) 第 060600 号

责任编辑:霍春雁 李久进/责任校对:钟 洋

责任印制:钱玉芬/封面设计:王 浩

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2005 年 9 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2005 年 9 月第一次印刷 印张: 19 1/2

印数: 1—1 500 字数: 440 000

定价: 59.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

序 一

根据报道和一些专家估算,全世界盐生植物种类约为 5000~6000 种。根据赵可夫教授等研究报道,中国盐生植物种类为 502 种。在这些盐生植物中,有很多种类(占总数 1/3 强)具有重要的经济价值,有的可以作为粮食、食用油、蔬菜、水果、药物、工业原料、建筑器材,有的可以作为牧草以防沙护堤,有的可用作防风林木等。目前看来,它是一类不可多得的重要经济植物。不仅如此,盐生植物具有较大的抗盐和抗旱能力,还是一类天然抗逆物种,具有重要的研究价值。通过对盐生植物适应生理机制的研究,还可以找到提高甜土植物和农作物耐盐能力的途径。近年来,分子遗传学的快速发展,也使盐生植物成为一种重要的耐盐种质资源——耐盐基因库。显然,大力开展盐生植物研究,不但具有重要的理论意义,而且更具重要的实用价值。

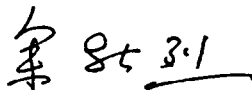
赵可夫教授通过自己 20 余年的悉心研究,参考了大量近代文献,撰写了《盐生植物及其对盐渍生境的适应生理》,对我国今后开展盐生植物研究具有十分重要的参考价值。该书共分 12 章:第一章至第五章主要论述盐生植物基本植物学特性;第六章至第八章重点介绍三大类盐生植物的植物学和适应特点;第九章概括论述植物的盐害及抗盐机理,从分子生物学角度阐述植物的盐害生理特点,以及植物受到盐胁迫后如何在盐胁迫诱导下产生适应性问题;第十章介绍盐生植物资源;第十一章重点阐明盐生植物的实用价值;第十二章概括论述了当今盐生植物研究中的 5 个热点问题:①盐的有益作用;②盐生植物生长代谢中的能耗问题;③盐生植物与非盐生植物的不同点;④盐胁迫下的信号转导问题;⑤植物的抗盐基因及转基因植物问题。

这部书稿较全面客观地论述了盐生植物盐害的基本生理和抗盐机制问题,书中引用了大量图和表,既能反映盐生植物研究历史,又能反映近代的进展情况。该书内容丰富,有较大的参考价值。

盐生植物抗盐生理(盐害及抗盐)是一个比较复杂的问题,植物抗盐性是由多基因控制的,其中有一些问题目前还不十分清楚,有待于进一步深入地研究。

《盐生植物及其对盐渍生境的适应生理》是我国第一部有关植物抗盐生理的书稿,相信它对今后我国植物抗盐生理研究会有很大的促进作用。这是一个很好的开端,随着众多植物学家的进一步研究,将会有更多的学者再在此基础上提供第二代、第三代有关植物抗盐生理的著作。

中国工程院院士



2004 年 12 月

序 二

盐碱土壤是制约农业生产的重要因素之一。据联合国教科文组织不完全统计,目前全世界盐碱土地面积大约有约 9.5 亿 hm^2 , 我国盐碱土地面积也不少, 约为 0.37 亿 hm^2 , 占世界盐碱地的 1/28 左右, 面积相当于我国现有耕地的 1/4。显然, 0.37 亿 hm^2 盐碱土地在我国人民心目中意义是十分沉重的。我国人口众多, 耕地面积不大, 国民经济建设又要高速发展, 如何快速开发和利用这块盐渍化土地, 是摆在人民面前的头等大事。作为一个生物学工作者, 特别是一个植物学工作者, 如何在这个领域献计献策并做出自己的贡献是义不容辞的责任。赵可夫教授几十年来, 致力于植物耐盐生理和盐生植物研究, 《盐生植物及其对盐渍生境的适应生理》这部著作, 就是他们在这个领域的一个贡献。

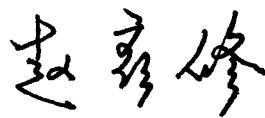
众所周知, 盐碱土地的开发利用的途径, 主要有二: 其一是改良土壤, 利用工程措施, 降低土壤含盐量, 改善土壤的物理化学条件, 使其可以种植经济植物, 并获得一定的产量; 其二是利用传统的和现代的遗传工程方法, 提高植物的耐盐能力, 培育耐盐品种等。上述这两类途径, 特别是第二种途径, 必须建立在全面了解和掌握植物耐盐生理及耐盐机制的基础之上, 这部著作在这方面将起到十分重要的作用。

这部书稿是在他们 1993 年出版的《植物抗盐生理》的基础上重新撰写的一部新作, 至今仍是唯一的一部有关植物耐盐生理的著作。内容比较丰富, 材料也较新颖, 能反映当前的研究动态。

全书共 12 章, 从盐生植物的背景基础知识、三类盐生植物的适应生理、盐生植物的资源及盐生植物在改良和利用盐渍土壤中的作用, 到植物耐盐生理中的几个热点问题(如盐的有益作用、盐胁迫下植物的能耗、盐胁迫信号转运、耐盐基因及转基因植物), 都作了概括清晰的介绍。另外, 在介绍世界耐盐生理研究成果的同时, 在一些章节中也介绍了他们自己的研究成果。这部著作还引用了许多有力地阐明一些实验结果的图和表, 使读者在阅读中能更好地理解正文中的内容。

显然, 这部著作对促进植物耐盐生理及耐盐分子生物研究具有很大价值, 也是大学生、研究生以及从事耐盐生理和耐盐育种研究者的一本重要参考资料。

山东师范大学校长
博士生导师



2004. 3. 22

前 言

近年来,植物抗性生理研究发展很快,在20世纪50~70年代,植物光合生理研究成为热点,每年发表的光合生理方面的文章占其他植物功能生理的文章之首。进入80年代以后,植物抗性生理(抗旱、抗涝、抗低温、抗高温和抗大气污染)的论文占主要地位,特别是抗盐和抗旱方面的研究报告。其主要原因是由于世界人口增长迅速,工业发展迅猛,自然环境遭到破坏,大气、水质和土壤受到污染,土地沙漠化、盐渍化,可耕作土地大量减少,淡水资源匮乏,植物病虫害不断发生,农产品产量降低。发展中国家人民要求生活水平进一步提高,迫使科学家的研究方向转向解决人民急需解决的问题。植物抗性生理就是这样发展起来的。

近代植物抗盐生理发展较快的原因,除与上述原因有关外,还与以下因素有关。全世界盐碱地面积约为9.5亿 hm^2 ,我国盐碱地面积约为0.37亿 hm^2 ,面积相当于我国现有耕地的1/4。我国人均耕地面积为0.087 hm^2 左右,而且人口还在不断增长中,所以要提高我国人民生活水平,除提高粮食单产外,唯一的出路就是开发和利用现有0.36亿 hm^2 的盐碱土地和大面积沙漠荒地。开发和利用我国盐碱土地的主要措施,50年代以前主要是采用工程措施,例如,挖沟排盐,淡水压盐,筑高田地等,这些措施不仅造价高,有反复,而且由于淡水缺乏难以实施下去。近年来已转向采用生物学措施,即利用传统的育种方法和近代的生物工程措施培育耐盐作物品种,以及利用先进的生物技术提高植物的抗盐性。这两项措施的理论基础就是植物的抗盐生理学。只有在植物抗盐生理基本了解清楚的前提下,上述两项措施才能较好地完成。

为了促进和加快我国植物抗盐生理的研究,作者曾于1993年出版了《植物抗盐生理》一书。由于当代生物科学一日千里飞速发展,而该书内容过于简浅,难以满足客观的需要,故在原作的基础上,以盐生植物及其对盐渍生境适应生理为重点,重新补充一些基础材料和近代研究成果。本书共分12章:第一章至第五章介绍盐生植物基础生理;第六章至第九章分别介绍三大类盐生植物对盐渍生境的适应生理;第九章从分子生物学角度概括介绍了植物盐害及耐盐机理;第十章和第十一章概括介绍盐生植物资源及应用情况;第十二章概述当代植物抗盐生理中的几个热点问题,其中包括NaCl对植物的有益作用、盐胁迫下盐生植物的能耗问题、盐生植物与非盐生植物的差异、盐生植物盐胁迫信号的传导和盐生植物的耐盐基因及转基因植物。另需说明的是,由于本书中所引用数据的来源不同,故渗透势和盐度使用了不同单位。

本书在撰写和出版过程中,参考和引用了国内外的一些专著和论文中的资料和图表,首先向这些作者表示感谢。另外,山东师范大学领导给予了很大的支持和鼓励。中国工程院院士余松烈、山东师范大学校长赵彦修教授在百忙中代为本书撰写序言。在出版资金方面,国家重点基础研究发展规划项目(G199011700)、山东师范大学出版资金给予了重点资助,雷洲盐角草有限公司也给予了一定的鼓励和资助。在书稿的打印和图

表的绘制中，我们的研究生王宝增、孙明霞、林莺、鲁丽丽等也付出很大精力，在此谨向他们表示感谢。

在本书出版过程中，科学出版社的霍春雁编辑，对文稿的编辑、排版和修改付出辛勤的劳动，在此谨向她表示感谢。

最后，由于个人水平有限，在撰写和引用他人的资料中，难免出现谬误，敬请同行专家和读者批评指正，不胜感激。

赵可夫

2004年5月10日

于山东师范大学生命科学学院

目 录

序一

序二

前言

第一章 导论	1
一、盐生植物的生境——盐渍土壤	1
(一) 盐碱土壤中盐的来源	1
(二) 盐土、碱土和盐碱土	2
(三) 盐碱土对植物生长限制的主要因子	2
二、盐生植物的种类、类型及分布	3
(一) 盐生植物的概念	3
(二) 世界盐生植物的种类、类型及分布	4
(三) 中国盐生植物的种类、类型及分布	9
三、盐生植物和非盐生植物	21
(一) 盐生植物和非盐生植物的区别	21
(二) 盐生植物和非盐生植物的关系	22
四、盐生植物的盐害	23
(一) 盐害的概念	23
(二) 胁迫和胁变	24
五、盐生植物的抗盐性	25
(一) 盐生植物的抗盐性的概念	25
(二) 抗盐阈值和存活阈值	25
(三) 耐盐性和避盐性	27
(四) 三种抗盐类型植物	28
(五) 植物盐害和抗盐类型的图解	28
六、研究盐生植物及其抗盐性的意义	29
(一) 盐生植物是一个宝贵的自然抗盐基因库	29
(二) 利用盐生植物抗盐机理作为改进和提高作物抗盐性的途径	30
(三) 利用盐生植物的经济特性充分利用盐渍化土地	30
(四) 用盐生植物改善盐碱地	30
第二章 盐生植物种子生理	32
一、盐生植物种子和果实的传播	32
(一) 湿生或水生盐生植物的种子和果实的传播	32
(二) 陆生盐生植物种子和果实的传播	34

二、盐生植物种子的萌发	35
(一) 影响盐生植物种子萌发的因素	35
(二) 陆生盐生被子植物种子萌发	43
(三) 海洋盐生被子植物种子的萌发	46
(四) 盐生植物与非盐生植物在对盐的响应中的不同	46
三、盐生植物种子的休眠	47
(一) 休眠的概念	47
(二) 盐生植物种子的休眠类型	47
(三) 解除盐生植物种子休眠的必要条件	48
四、盐生植物的无性繁殖	50
第三章 盐度对盐生植物生长和发育的影响	54
一、盐生植物生长和发育过程中必需的条件	54
(一) 盐生植物对水分的需要	54
(二) 盐生植物对矿质营养元素的需要	60
(三) 盐生植物与光照	63
二、渗透胁迫对盐生植物生长的效应	66
三、离子胁迫对盐生植物生长的效应	67
四、氧胁迫对盐生植物生长的影响	71
五、盐度对各种器官生长的效应	71
(一) 对根和地上部生长的影响	71
(二) 对根和地下茎生长的影响	72
(三) 对叶片生长的适应	74
(四) 对形成层活性的影响	74
六、盐胁迫抑制植物生长的机理	74
七、盐度对开花的影响	77
(一) 碱蓬对光周期和盐度的响应	78
(二) 野生大豆对光周期的响应	81
(三) 毕氏盐角草对光周期的响应	84
第四章 盐度对盐生植物代谢的影响	88
一、盐度与盐生植物的呼吸作用	88
二、盐度与碳水化合物代谢	90
三、盐度对一些酶活性的效应	91
四、盐度和 ATPase 活性	92
五、盐度与有机酸代谢	95
六、盐度与 CO ₂ 的暗固定	96
七、盐度对同化作用的效应	97
八、盐度对蛋白质代谢的效应	99

九、盐度对生物固氮的效应·····	103
十、盐度对植物硫代谢的效应·····	105
十一、盐度对植物激素代谢的效应·····	106
第五章 盐度的形成效应·····	111
一、肉质盐生植物的分类·····	111
二、盐度对叶片的形成效应·····	112
三、盐度对茎的形成效应·····	117
四、盐度对根的形成效应·····	118
第六章 泌盐盐生植物的泌盐性及泌盐机理·····	121
一、泌盐盐生植物概况·····	121
(一) 世界泌盐盐生植物的种类 ·····	121
(二) 中国泌盐盐生植物种类 ·····	122
(三) 中国泌盐盐生植物的分布 ·····	123
二、泌盐盐生植物盐腺的结构·····	133
(一) 盐腺的结构 ·····	133
(二) 盐囊泡的结构 ·····	140
(三) 泌盐植物的其他适应性结构特点 ·····	142
三、盐腺的泌盐生理·····	143
(一) 离子的运输途径 ·····	143
(二) 盐腺分泌的物质及其浓度 ·····	144
(三) 盐腺的分泌作用是一主动生理过程 ·····	145
四、盐生植物盐腺的泌盐机制·····	146
第七章 拒盐盐生植物的拒盐性及拒盐机理·····	148
一、拒盐盐生植物 ·····	148
二、豆科拒盐植物及拒盐机理·····	148
(一) 拒 Na^+ 豆科植物及其拒 Na^+ 机理 ·····	148
(二) 拒 Cl^- 豆科植物及其拒 Cl^- 机理 ·····	153
(三) 拒盐植物叶片盐浓度的调节 ·····	155
(四) 在盐渍条件下豆科植物研究最近进展 ·····	157
三、拒盐植物玉米及其拒盐机理·····	157
(一) 根系在玉米地上部分拒盐中的作用 ·····	157
(二) 中胚轴在玉米地上部分的拒 Na^+ 作用 ·····	159
四、芸香科拒盐植物及其拒盐机理·····	164
(一) 拒 Na^+ 和拒 Cl^- 柑橘类植物 ·····	164
(二) 柑橘植物拒 Na^+ 和拒 Cl^- 机理 ·····	165
五、拒盐植物芦苇及其拒盐机理·····	168
(一) 芦苇的生长和矿物质含量 ·····	168

(二) 芦苇的渗透调节	169
(三) 芦苇对 $^{22}\text{Na}^+$ 的摄取	172
第八章 稀盐盐生植物及稀盐机理	173
一、稀盐盐生植物	173
二、稀盐盐生植物抗盐性及稀盐机理	178
(一) 稀盐盐生植物的稀盐性	178
(二) 稀盐盐生植物的稀盐机理	179
(三) 稀盐盐生植物的离子区域化作用	181
(四) 液泡扣留盐离子的机理	190
三、稀盐盐生植物的渗透调节物质及其在渗调中的贡献	191
(一) NaCl 和 PEG 对盐地碱蓬幼苗生长的影响	191
(二) NaCl 和 PEG 对盐地碱蓬幼苗离子积累的影响	192
(三) NaCl 和 PEG 对盐地碱蓬幼苗有机溶质积累的影响	193
(四) NaCl 和 PEG 处理下各种渗透剂对渗透势的贡献	193
第九章 盐生植物盐害及其耐盐性	196
一、盐分胁迫对盐生植物的伤害	196
(一) 盐胁迫的直接伤害	196
(二) 盐胁迫的次级伤害	198
二、盐分不足对盐生植物的伤害	205
(一) 受害的第一个原因	206
(二) 受害的第二个原因	206
三、盐生植物对盐胁迫的适应生理	207
(一) 植物耐盐胁迫的决定子	207
(二) 盐胁迫中植物对离子胁迫的适应	209
(三) 植物对渗透胁迫的适应	210
(四) 植物对氧胁迫的适应	217
(五) 改变植物代谢过程	218
第十章 盐生植物资源	221
一、盐生植物资源的概念、特点和分类	221
(一) 盐生植物资源的概念	221
(二) 盐生植物资源的特点	221
(三) 盐生植物资源的分类	224
二、食用盐生植物资源	225
(一) 淀粉和糖类盐生植物资源	225
(二) 蛋白质类盐生植物资源	227
(三) 食用油脂盐生植物资源	228
(四) 维生素类盐生植物资源	229

三、药用盐生植物资源	230
(一) 药用盐生植物	231
(二) 药用盐生植物的开发和利用	232
四、饲用盐生植物资源	233
(一) 饲用盐生植物	233
(二) 饲用盐生植物的开发利用	234
(三) 人工草地建立、改良和合理利用	235
五、工业用盐生植物资源	236
(一) 工业用盐生植物资源	236
(二) 纤维盐生植物	238
(三) 鞣料盐生植物	240
(四) 其他用途的盐生植物	243
(五) 发掘新的工业用盐生植物	243
六、保护和改善环境的盐生植物资源	243
(一) 防风固海滩盐生植物	244
(二) 主要的防风固沙盐生植物	245
(三) 水土保持盐生植物资源	246
(四) 绿肥类盐生植物资源	246
(五) 观赏花卉类盐生植物资源	246
七、盐生植物资源的合理利用及保护	247
(一) 人与植物资源的关系	247
(二) 盐生植物资源的合理利用	247
(三) 盐生植物资源的保护	249
第十一章 盐生植物的引种驯化及其在改良盐碱土中的作用	250
一、盐生植物的引种驯化	251
(一) 引种驯化的程序	251
(二) 实例	252
二、盐生植物在改良盐碱地土中的作用	257
(一) Na^+ 和 Cl^- 超富集植物中的 Na^+ 和 Cl^- 含量	257
(二) 回收盐碱土壤中的盐分	258
(三) 减少土壤蒸发, 阻止耕作层盐分积累	258
(四) 增加土壤的有机质, 改善土壤肥力	259
(五) 对土壤微生物的影响	260
(六) 替代灌溉地区不适应的作物品种	261
第十二章 盐生植物耐盐生理中的几个热点问题	263
一、 Na^+ 和 Cl^- 对植物的有益作用	263
(一) Na^+ 的有益作用	263

(二) Cl^- 对植物的有益作用	268
二、盐胁迫下植物的能耗问题	271
(一) 盐胁迫下植物能量的输入	271
(二) 盐胁迫下植物能量的支出	271
三、盐生植物与非盐生植物的差异	276
(一) 盐生植物和非盐生植物形态学和生理学方面的比较	276
(二) 盐生植物有抗盐基因, 非盐生植物也有抗盐基因吗?	279
四、盐生植物的盐胁迫信号传导: 输入和输出	280
(一) 盐和干旱胁迫信号途径的输出和输入	281
(二) 离子稳态和耐胁迫性的 SOS 调节途径	282
(三) 渗透胁迫信号的蛋白激酶途径	283
(四) 活化渗透胁迫的磷脂信号	283
(五) ABA 生物合成和降解对盐和干旱胁迫的调节	284
五、植物的耐盐基因及转基因植物	285
(一) 植物的耐盐基因	285
(二) 转耐盐基因植物的转化及鉴定程序	289
(三) 问题与展望	291
主要参考文献	292

第一章 导 论

一、盐生植物的生境——盐渍土壤

谈到盐生植物，必然要联系到盐生植物的生境——盐渍土壤，它是盐生植物产生的摇篮。盐渍土壤中的盐分从何而来？什么是盐土、碱土和盐碱土？它们的特点是什么？它们与盐生植物的生长发育有何关系？在了解盐生植物之前，这些是首先要知道的问题。

（一）盐碱土壤中盐的来源

土壤中的盐分，除来自宇宙尘埃和火山活动外，还来自海洋、岩石、土壤和人类活动（图 1-1）。

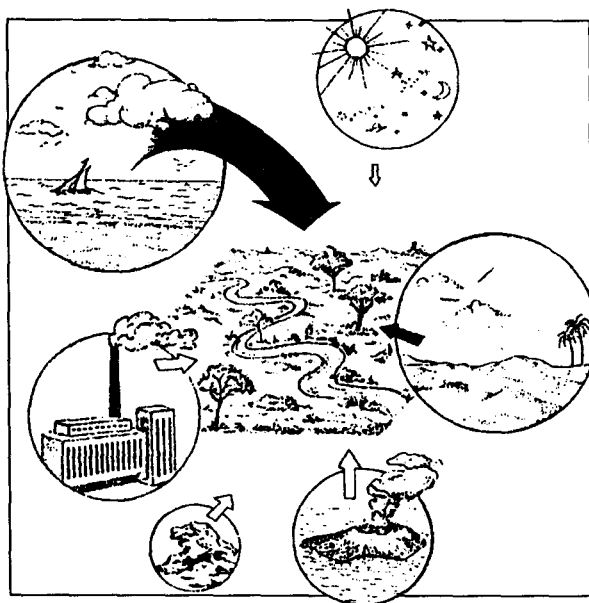


图 1-1 土壤中盐的来源

火山爆发将大量可溶性盐类释放大气中，从大气再降落到海洋，或者通过河流将可溶性盐流入海洋，使海洋中的盐分增加，以至日积月累，越来越多。再通过一定的方式从海洋转移到陆地。还可通过风吹，将海水带到陆地，也可以通过地下渗透将海水渗入到沿海的陆地。另外，沉积在海洋中的化石盐，也可以重新溶解带到陆地上，或通过地下水流到植物根际，逐渐形成含一定盐量的盐渍土壤。

岩石中含有不少盐类，岩石的风化作用使大量可溶性盐类从岩石中分解出来，形成尘埃被风吹到空中，通过雨水再淋溶到土壤中，或直接被雨水冲洗到土壤中，使土壤盐分不断增加。淋溶到土壤中的可溶性盐类，也可溶入到地下水中，增大土壤地下水中的矿化度（图 1-1）。在干旱季节，由于土壤蒸发量大于降雨量，矿化度高的地下水从土壤蒸发到大气中，而地下水中的可溶性盐类则留在土壤表层。日久天长，土壤表层的盐分越来越多，原来非盐渍化的土壤即变成盐渍化的土壤。

土壤本身也含有一些难溶和不溶性的盐分，经过土壤的物理、化学和生物的作用，这些不溶性的盐分即可变成可溶性的盐分，使土壤含盐量增加。

由于人类在农业生产中采用矿化度高的水浇灌农田，或者灌溉方法不当，例如大水漫灌，使地下水位上升，从而增加土壤含盐量，形成所谓的次生盐渍化土壤。

另外，近年来工业高速发展和燃料的广泛利用也会造成土壤盐分的增加。

（二）盐土、碱土和盐碱土

1. 盐土

盐土是指地壳土层中有大量可溶性盐的土壤。当表层土壤的中性盐含量超过 0.2% 时，对大部分农作物即产生不同程度的危害，这种土壤称为盐化土壤或盐渍化土壤。按照美国盐渍化实验室的标准，土壤饱和浸提液（土壤水分饱和时的提取液）电导率大于 4dS/m（相当于约 40mmol/L NaCl），交换性钠含量（ESP）小于 15 的土壤，即钠/（钙 + 镁）^{1/2} 小于 15 的土壤称为盐渍土壤。这种土壤一般呈中性稍偏碱，土壤的主要组分为各种中性盐分。

2. 碱土

碱土在干旱和半干旱气候带，占地球表面的 30% 以上，是石灰性土壤，其上层土壤中 CaCO₃ 含量从百分之几至 95%。碱土的特点是土壤基质的交换性钠含量大于 15，即钠/（钙 + 镁）^{1/2} 大于 15，且常含有游离的碳酸钠。其 pH 值大于 8。

3. 盐碱土

盐碱土是盐土、盐化土壤以及碱土和碱化土壤的总称。

（三）盐碱土对植物生长限制的主要因子

1. 水分胁迫

盐渍化土壤的特点之一，就是土壤中盐离子浓度较高（主要是 NaCl），因而造成土壤水势下降，使生长在这种环境中的植物难以吸收足够的水分，土壤中盐离子的浓度很高，植物根细胞不但不能吸收水分，有时反而会向外排水，植物生长受到更大伤害。所以植物要生长在盐渍环境中，植物特别是根部细胞的水势，一定要低于土壤的水势，根部细胞才可能从土壤中吸收水分，否则难以适应盐渍化土壤。

2. 离子胁迫

在盐渍化土壤中盐离子浓度较高的情况下，除造成水势降低对植物产生水分胁迫外，同时对植物还可以产生离子胁迫，首先破坏细胞的离子均衡，干扰离子代谢。其次，细胞中 Na^+ 和 Cl^- 浓度增高以后，对植物细胞会产生毒害作用，抑制酶的活性，干扰植物的正常代谢，使植物中毒。

虽然 Cl^- 是植物的必需元素， Na^+ 也是 C_4 植物的矿质养分，但它们的浓度超过其必需范围以后，也会引起伤害。另外，有一些植物，如豆科植物，对 Cl^- 特别敏感，例如， Cl^- 对花生、菜豆、大豆的生长和光合都有一定的抑制作用。而藜科的菠菜对 Cl^- 和 Na^+ 的敏感性则较小。

另外，在 Cl^- 和 Na^+ 浓度高时，还会影响其他离子的吸收，如 K^+ 、 Ca^{2+} 的吸收，因而引起植物缺 K^+ 和 Ca^{2+} 。

3. 氧胁迫

盐渍条件经常导致植物体内部的内源活性氧大量积累，从而伤害甚至杀死细胞，对植物生长发育产生的这种胁迫称为氧胁迫。植物体内的内源活性氧种类繁多，有单线氧 ($^1\text{O}_2$)、超氧化物阴离子 ($\text{O}_2^{\cdot-}$)、过氧化氢 (H_2O_2)、羟基自由基 ($\text{OH}\cdot$)、超羟基自由基 ($\text{O}_2\text{H}\cdot$)、臭氧 (O_3) 等。盐生植物和耐盐甜土植物可以通过增大合成抗氧化剂和抗氧化酶改善对氧化胁迫的耐性。抗氧化剂及抗氧化酶类有：阴离子抗氧化酶类，抗坏血酸过氧化物酶，过氧化氢酶，谷胱甘肽还原酶，谷胱甘肽，多胺及超氧化物歧化酶；抗氧化剂有：抗坏血酸， β 胡萝卜素，还原型谷胱甘肽，多胺，维生素 E，玉米黄素等。

4. 营养胁迫

在盐渍化土壤中生长的植物，往往会缺 Ca^{2+} 和 K^+ ，造成矿质营养亏缺和营养失衡，使植物生长和发育不正常。所以中国盐碱地区在耕作中有施加石膏 ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) 提高植物耐盐力的习惯，目前看来，这是很有科学根据的。盐碱地施用石膏后，马铃薯块茎的产量可以提高 24% 左右。其原因有二：① 石膏可以改良土壤结构和通气性；② 增大 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 值，可以增强根限制 Na^+ 内流的能力。

以上谈到的四种胁迫，离子胁迫是原初胁迫，水分胁迫、氧胁迫和营养胁迫都是次生胁迫，都是由土壤中的盐离子导致的。

二、盐生植物的种类、类型及分布

(一) 盐生植物的概念

世界上生长着几十万种植物，为了研究和应用的方便，根据它们的生物学特性、与自然环境的关系等，将之分成不同的类群，如被子植物、裸子植物、蕨类植物、苔藓植物或旱生植物、中生植物、湿生植物或油料作物、药用植物等。根据植物对盐渍环境的适应能力，也可将植物分成盐生植物 (halophyte) 和非盐生植物 (nonhalophyte)，或甜

土植物 (glycophyte)。但给盐生植物下一个确切的定义确是十分困难的。其原因是：①盐生植物种类繁多，有专性盐生植物，只能自然生长在盐碱土上；有兼性盐生植物，在盐碱土上和盐碱土上都能自然生长，并完成其生活周期。②盐生植物的耐盐范围很大，有的能耐 2~5 倍于海水很高的盐度，有的盐生植物只能耐很低的盐度，其耐盐水平接近于耐盐的非盐生植物，是盐生植物和非盐生植物的过渡类型。③盐生植物的抗盐机理不一，有的泌盐，有的拒盐，有的稀盐，有的兼而有之；另外，泌盐、拒盐和稀盐的方式也多种多样；所以也很难从其耐盐生理特点上给盐生植物下一个定义。④盐生植物在形态构造上也十分复杂，有的有盐腺，有的肉质化，有的兼而有之，有的既没有盐腺也不肉质化；所以从其形态构造特点上也很难给盐生植物下一个定义。此事虽然有困难，但仍有一些科学家们企图探索盐生植物的特点，给盐生植物一个恰当的定义。早在 1972 年，Waisel 在他编著的 *Biology of Halophytes* 一书中写到：“在高含盐量的生境中生长并完成其生活史的植物称之为盐生植物。”这个定义不够明确，没有规定生境的含盐量。Jennings 于 1976 年提出盐生植物是“盐渍生境中的天然植物区系”。他也没有规定生境的含盐量。1980 年，Greenway 等给盐生植物一个比较科学的定义，他们在首先同意 Jennings 的定义的基础上，将盐渍生境的含盐量加以规定，认为盐生植物的盐渍生境是至少含有 3.3bar^①（等于 70mmol/L 单价盐）盐水的生境，在含有 3.3bar 以上盐分的生境中生长的自然植物区系就是盐生植物。这个定义将一些甜土植物和盐生植物的中间过渡类型都排除在外了，在这个定义中的盐生植物都是比较典型的，我们认为，采用这个定义是比较科学的。

明确了盐生植物的概念以后，非盐生植物的定义也就容易规定了，凡是在上述生境中不能正常生长的植物区系就是非盐生植物。

（二）世界盐生植物的种类、类型及分布

1. 世界盐生植物的种类

关于世界盐生植物种类报道，至今尚未见到一种比较全面的能够概括世界大部分盐生植物的专著，1989 年美国亚利桑那大学旱地研究室 Aronson 等由亚利桑那大学出版的世界耐盐植物的基础资料 (*Haloph, a data base of salt tolerant plants of world*) 记载世界盐生植物共有 1560 余种，分属 117 科，550 属。这个数字距离世界上现有盐生植物的种类相差太远，难以概括世界上盐生植物种类，作者在序言中也谈到这个问题。1999 年 Menze 和 Lieth 发表在《生物气象学进展》13 卷附录 4：盐生植物数据库中报道，世界盐生植物有 2600 余种，分属 126 科，776 属。这较 Aronson 报道的数量多 1000 余种，但也不能包括世界上盐生植物的所有种类。那么世界上到底有多少种盐生植物呢？根据 Le 于 1993 年估算，他认为 Aronson 报道的世界盐生植物种类只有世界盐生植物种类的 20%~30%，Menze 和 Lieth 报道的数量也只有世界盐生植物的 43%~52%，世界现有盐生植物种类大约有 5000~6000 种，约占世界被子植物的 2%。Aronson 报道的盐生植物中，57% 来自 13 科，盐生植物最多的是藜科，除此禾本科外，豆科和菊科中盐生植

^① bar 为非法定单位，1bar=10⁵Pa。