

目 录

第一部分	植物耐盐碱育种的意義及其经济效益分析	1
第一章	植物耐盐碱育种的意義	1
第二章	植物耐盐碱育种经济效益分析	8
第二部分	植物耐盐性的生物学基础	25
第三章	溶质通过根的运输及地上部和地下部的相互作用	25
第四章	植物叶对盐渍和缺水适应的结构生物物理和生物化学基础	54
第五章	植物耐盐性的细胞学基础	75
第六章	研究盐环境植物的化学镜检技术	85
第七章	细胞膜上的 K^+-Na^+ 交换、细胞内阳离子的区域化和耐盐性	99
第八章	盐对膜的毒害作用	125
第九章	盐渍条件下植物细胞膜的功能：膜脂结构与ATP酶	134
第三部分	植物耐盐性的机制与遗传	149
第十章	高等植物耐盐性的生理遗传学：植株水平和离体器官、组织、细胞水平的研究	149
第十一章	植物耐盐性的机制与遗传	162
第四部分	生物工程与植物耐盐碱育种	191
第十二章	植物耐盐性细胞培养选择	191
第十三章	通过细胞培养进行耐铝性育种的程序和方法	222
第十四章	细胞培养和DNA重组技术在植物耐盐性改良中的应用	237
第五部分	作物耐盐碱育种技术	255
第十五章	作物耐盐碱育种方法	255
第十六章	禾谷类作物的耐盐性	277

第十七章	小麦族植物耐盐性的研究	286
第十八章	小麦和大麦种质抗盐性的筛选	302
第十九章	水稻耐盐碱育种	315
第二十章	豆科作物和牧草对盐渍条件的适应性	341
第二十一章	盐生植物对盐碱反应的生态学基础及其在农业中 的作用	356

第一部分 植物耐盐碱育种的 意义及其经济效益分析

第一章 植物耐盐碱育种的意义

- 一、粮食需求状况分析
- 二、植物耐盐碱育种的意义
- 三、植物耐盐碱育种策略

一、粮食需求状况分析

1. 日益增长的粮食需要

世界现今面临着日益增长的粮食需要。最明显的原因是世界人口在持续增长。尽管出现出生率下降和人口增长率已达到顶峰这种有希望的兆头，但是根据现在人口结构特点，到2000年，世界人口将增至大约 60×10^8 。这表明，世界每年要增加 $7000 \times 10^4 - 9000 \times 10^4$ 人，其中发展中国家占90%以上。如表1-1所示，到2000年，世界大约80%人口将生活在发展中国家，其中中国占20%以上，印度占16%。因此，人口增长将使粮食的需求量每年必须增加约2%才可满足需要。

造成世界粮食需求量增长的另一个重要因素是生活日益富裕，因而对优质食品例如，肉和禽的需求量增加。此外，许多发

表 1-1 世界、主要地区和一些国家的人口预测^①

	人口 (100 × 10 ⁴)		到2000年 增长 (%)	平均增长 (%)	2000年占世 界人口 (%)
	1975	2000			
世界	4090	6351	55	1.8	100
发达国家	1131	1323	17	0.6	21
不发达国家	2959	5028	70	2.1	79
主要地区					
非洲	399	814	104	2.9	13
亚洲和大洋洲	2274	3630	60	1.9	57
拉丁美洲	325	637	96	2.7	10
苏联和东欧	384	460	20	0.7	7
北美、西欧、日本、 澳大利亚和新西兰 一些国家和地区	708	809	14	0.5	13
中国	935	1329	14	1.4	21
印度	618	1021	65	2.0	16
印度尼西亚	135	226	68	2.1	4
孟加拉国	79	159	100	2.8	2
巴基斯坦	71	149	111	3.0	2
菲律宾	43	73	71	2.1	1
泰国	42	75	77	2.3	1
南朝鲜	37	57	55	1.7	1
埃及	37	65	77	2.3	1
尼日利亚	63	135	114	3.0	2
巴西	109	226	108	2.9	4
墨西哥	60	131	119	3.1	2
美国	214	248	16	0.6	4
苏联	254	309	21	0.8	5
日本	112	133	19	0.7	2
东欧	130	152	17	0.6	2
西欧	344	378	10	0.4	6

注：① 引自《致美国总统的世界2000年报告》(1981)。

展中国家，其中包括一些人口多的国家，人均收入迅速增长。随着人民生活水平的提高，必须生产更多粮食以满足每个人的要求。估计到本世纪末，世界粮食需求量的总增长率每年为 3—4%

上下，其中大部分是在发展中国家。

2. 我国粮食生产概况

解放后 30 多年来，我国粮食生产大幅度增加。基本解决了人民的吃饭问题。但是与世界粮食人均占有量相比，尚有一定差距。加之我国人口不断增长，进一步提高人民生活水平，必须抓好粮食生产。

发展粮食生产有两条途径，一是扩大种植面积，一是提高单位面积产量。从我国实际情况看，扩大面积潜力较小，而且近年来耕地面积有逐年下降趋势。因此，提高单产是发展粮食生产的主要途径。其中特别是盐碱地，干旱、半干旱地等低产土壤，提高单产尚有很大潜力。

二、植物耐盐碱育种的意义

盐碱是作物生产的大害，它象一个恶魔，每时每刻都在侵吞农田。世界约有 9.6×10^8 ha 盐碱地，有 100 多个国家存在不同程度的盐渍化问题，而且每年约有 100×10^4 ha 农田被吞蚀。

我国有盐渍土 2700×10^4 ha，其中约 700×10^4 ha 分布于农田。每年造成的危害难以估计。充分开发和利用这些盐碱地对于增加我国农业生产，有着重要意义。

盐碱土的治理一般有三种途径：第一，通过灌溉、施肥、施石灰等农业技术措施进行改良，但成本昂贵；第二，驯化野生植物，然而其植物种类有很大局限性；第三，进行作物耐盐碱育种。这是一种经济而行之有效的手段，耗资少，见效快，使用起来方便而且有效期长。还可以大大降低盐碱土改良的成本，提高盐碱地作物的产量，使本来不能利用的盐碱废地变为可耕地。

现今所采用的小麦、水稻和玉米等的高产品种，几十年来都

已获得大幅度增产，但它们往往只适应于有利的自然条件。植物育种家今天所面临的挑战是培育高产、在不利条件下稳产以及低成本的作物品种。我们必须了解如何来克服诸如不良的土壤条件、病虫害、干旱或涝害、水质不纯以及其它生产限制因素等大量问题，以保证粮食生产持续增长。其中比较重要的一种限制因素便是土壤的盐渍化。

造成耕地盐碱化的主要原因是排水不良。在可灌溉地，蒸发和蒸腾作用丧失的几乎都是纯净水分，留下来的是极易溶于水的盐分。如果盐分不通过浸淹和降雨或者补充灌溉排走，就可能在土壤内或土表浓缩。因为今天的大部分植物在 3000ppm 盐碱度下便受到危害，在 5000ppm 以上即不能生存，所以，持续积累盐分终将毁坏土壤的生产能力。据估计，世界约有 1/3 的灌溉地在不同程度上受到过量盐分的影响。解决灌溉地土壤盐渍化的最好和唯一长远的方法，是提供良好的排水条件。

不幸的是，这种最好和长远的解决方法成本太高，特别是建立充分排水条件。事实上，良好的排水系统其成本往往高于相应的供水系统。有鉴于此，许多灌溉系统，都缺乏充分的排水设施，使许多作物现在遭受着、将来依然面临着盐碱问题。植物耐盐性的开发具有很大潜力，可以为粮食生产做出重要贡献。不过，还没有一种对策能为良好排水提供代替办法。

有些土壤或水分往往自然发生盐碱化，耐盐碱作物是利用这些资源进行粮食生产的最好也可能是唯一的方式。许多国家以及我国许多地区，水稻等作物都是栽培在三角洲和沿海沼泽地，这些地区常因海水浸入而引起严重盐碱化。世界耕地约有 40% 为干旱和半干旱地，这些地区的大部分地下水和有些地表水的特点是高度自然盐碱化。在这种条件下，开发耐盐碱作物可以使目前不能生产粮食的地区从事粮食栽培。而且，耐盐植物有利于保持

优良的灌溉水质，使之在变盐碱前至少能利用2次或3次。在水质可以利用但是水量有限的地区，它能显著增加粮食产量。

植物耐盐碱育种已经取得一些进展，表明作进一步的遗传改良是有潜力的。可是，选育结合了高产潜力和高度耐盐性的作物品种难度较大。耐盐性是一种复杂的性状，具有生理和生物化学方面的功能，受多基因控制。而且，环境和土壤因素强烈影响它的表达。耐盐性植物为了排除盐分或进行螯合作用，要花费能量，以便在其细胞质中合理地保持低盐浓度。这一过程消耗的能量最终要导致作物减产。因此，为了利用盐碱地和含盐水源，就必须选用耐盐碱又高产的作物品种，以便为解决世界不断增长的粮食需求作出重要贡献。

三、植物耐盐碱育种策略

前已提及，增加盐碱地作物的生产力可从两方面入手，第一是改善作物的栽培条件，为作物创造更好的土壤；第二是从遗传上改良植物的耐盐性，为土壤创造更好的作物。鉴于许多地区土壤改良耗资巨大，成本昂贵，加之淡水资源日趋缺乏，因而这一途径受到极大限制。选育适应这种盐碱环境的作物品种，便成为最有希望的途径。

植物耐盐碱育种尽管是一种令人鼓舞的手段，但是也遇到严峻挑战。为了发展干旱、半干旱、盐碱地区的农业生产，农业科学家们正在酝酿开展“第二次绿色革命”。其目标是育成更耐盐碱品种，增加粮食总产量。我们必须为现在尚不能农用的土地培育适应的品种。选育耐盐碱品种是中度盐碱土利用改良的主要措施，也是高盐碱土利用改良的辅助措施。

● 开展植物耐盐碱育种必须具备以下条件：

第一，具有耐盐碱的植物资源，以便把它们的耐盐碱基因转移到其它农艺性状良好的作物上。

第二，栽培种或野生种具有适宜可用的遗传变异。现有耐盐性的遗传变异十分有限，主要是由于这些品种都是在非盐碱条件下育成的，耐盐性逐渐丧失；

第三，具有切实可行的评选品种资源和杂种后代基因型的方法和标准；

第四，具有相应测试植物耐盐性生理指标与机制的设备与手段。

进行植物耐盐碱育种要有明确的目标与方向。可以按照下列途径开展这方面工作：

第一，对现有作物品种进行耐盐性筛选；

第二，通过品种间杂交等常规手段选育耐盐碱品种；

第三，利用野生资源发展新的栽培种；

第四，利用现代技术，如组织培养、体细胞变异、体细胞杂交和 DNA 重组等，创造新的耐盐碱作物和品种。

近年来，国外对植物的耐盐性进行了大量研究，分析了作物耐盐性的生理，研究了它们的机制，对耐盐性的遗传也作了不少探索，评鉴了许多作物的耐盐性水平。不少国家开展了有目的选育耐盐品种的工作，在小麦、水稻、大麦、燕麦等谷类作物，牧草饲料作物，棉花等纤维作物，以及果树、蔬菜等，都已取得进展，至少有几十种作物已育成耐盐碱品种和品系。我国作物耐盐碱育种工作尚处于起步阶段，但早在一千年前农民就开始在盐碱地上栽培作物了，经过长期进化与选择，已积累了大量耐盐碱植物资源，为开展这一领域的工作奠定了基础。

翟凤林编译

主要参考文献

- (1) R. C. Staples (1984), Salinity Tolerance in Plants Strategies for Crop Improvement , p. 399—413.
- (2) S. K. Sharma 等(1986), Saline Inviroument and Plant Growth, p. 44—152.

第二章 植物耐盐碱育种经济效益分析

C. V. 穆尔

- 一、问题的严重性
- 二、经济学家的作用
- 三、研究的目的和目标
- 四、渗透调节研究的策略
- 五、统计判定论
- 六、长期灌溉农业所必须具备的条件
- 七、结论和建议

自从人类首次开始农田灌溉以来，盐碱化犹如一片乌云，给干旱和半干旱地区的每一次灌溉开发工作投上了一片阴影。人们一旦认识了这种化合物，就能通过对植物根带中这些盐分浓度和位置的管理，改善它对植物供给和生存所带来的冲击。

一、问题的严重性

盐碱问题的严重性如何？要评价它就必须弄清这种称之为“盐分”的化合物的定义。本章拟将氯化钠作为主要盐分，并兼顾其成分中存在的和广泛变化的其它盐分。

对世界研究人员所发表的文献和个人通信作一检索，便可以发现两点：第一，关于这个问题了解得不太多，第二，的确知道或者认为知道的都是一些过时的资料。世界上尚未找到详细资

料，来说明盐碱化程度的指标。在所查找的每一份资料中，都是简单地分为有影响和无影响二类。还没有找到区分灌溉地和非灌溉地盐碱化土壤的详细文献。Epstein所作的综合估计指出，所有受盐影响的干旱和半干旱地的比例大约为15%，或 950×10^6 ha。他还引用了Wittwer和Eckhold所作的估计，世界受盐影响的灌溉地约占1/3，或 76.7×10^6 ha。

第二个问题是还没有完全了解灌溉水的供给情况和水质。所看到的文献实际上没有关于灌溉用水数量和质量的数据。Rhoades仅仅提供了关于美国西部少数地区水质的情况，未找到关于含盐地下水、灌溉回流或海湾微碱水供给情况的资料。当然，也缺乏关于使这些供水转移到潜在可灌溉地的成本的情报。转运成本看来很重要，因为能否供给这种含盐水，与低处可耕地的距离远近有关。

二、经济学家的作用

经济学家往往花费很多时间论述宝贵的资源。他们十分清楚地懂得，那些有价值的资源何时会供不应求。一个经济学家应该掌握其精华，或者必须为分配十分珍贵的资源作出决定，错误的决定会带来很大经济损失，造成时间上的浪费。

如果植物科学家对经济学家拟定的计划持保留态度，那是可以理解的。经济学界的诺贝尔奖金获得者T. W. Schultz指出：“经济学家的可贵论点在于，知识的创造、维持和分配都要求宝贵资源，而且这些活动的规模大，耗资贵。不过学者和科学家们一般不容易理解这一点。他们不喜欢在工作中运用经济学计算。因为他们都认为，人们对其贡献的价值不可避免地要争论。”

一个冷酷的事实是，这集中到两种十分珍贵和有价值的资

• • •

源。第一是研究基金,但这未必是最重要的。没有一个人会承认,他们没有很好利用附加研究经费。研究基金,特别是基础研究经费,限制了世界各国技术进步的速度。

第二是供给受过训练的研究人员,或者用 Schultz 教授的话叫“人力资本”。这可能是最宝贵的资源。任何国家或研究单位都能培养或具有少数受过训练的科学家。给他们分配或提供资金以便为其所服务的社会做出最大贡献,这是一项艰巨的任务,通常要在一定基础上才能做到。

如果一个经济学家要做一点贡献,他至少应对投资研究课题的相对效益和成本,提出指导意见。

三、研究的目的是目标

1. 前人的工作

直到最近,才把特定植物的种或品种对盐分的敏感性作为育种计划的一个指标。植物生理学家、农学家、土壤物理学家、化学家、水文学家以及工程人员都花费了很多时间来研究新技术,以便管理在灌溉水和土壤中发现的盐分。尽管没有文献记载历史上首次用科学方法测量植物对盐碱环境反应的个人或单位,但作者已从美国里弗赛德盐碱实验室工作人员那里获得了大量早期的研究情况。L. Bernstein 早期所作的一次评论极有洞察力。

如果经济学家获得了理论上可靠的盐碱反应曲线,他们就可以发展一些模式,使管理技术和在水量与水质间交换的信息达到最优化。关于这种分析方法请参阅 Moore 等的资料。Bernstein 早期对盐碱反应函数所作的估计是一种曲线,其形式如图 2—1 所示。后来,Mass 等在一篇广泛综述文章中,使这些函数直线化。他们指出,直到临界点(用土壤饱和浸提液的导电度来测

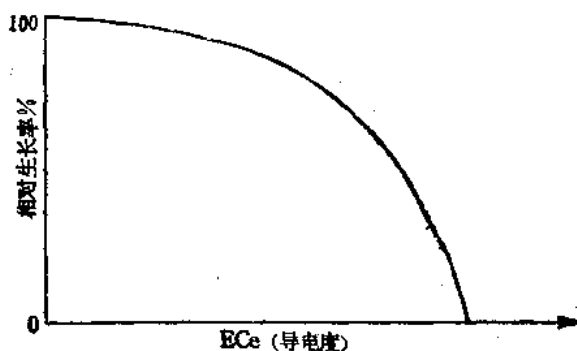


图 2—1 对盐碱的理想反应曲线

量)前,对每个品种均一样,并没有因为土壤盐碱造成减产。一旦达到临界点,就能观察到对根带盐碱度负的或直线的反应。最近的资料表明,在极低盐浓度下也造成减产。

2. 渗透调节研究

最初,可以把植物对盐碱的反应作为育种过程的一种内在变异来考虑,这与操作有关。比较理想的是,这里所讨论的研究目标将改变 Mass 等所描绘的整个生长反应曲线,如图

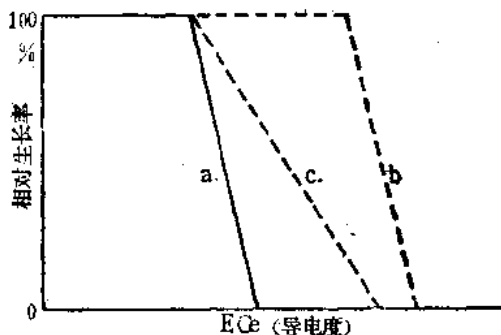


图 2—2 对盐碱的线性反应曲线

2—2 (从 a 到 b) 所示。如果不能改变右面的所有反应函数,那么下一个最好的目标便是降低反应曲线的负值部分的斜率,如图

2—2 线段c所描绘的那样。

四、渗透调节研究的策略

预测技术的发展是一项冒险事情，因为它是预言前所未有的事业。我们都知道，投入一个项目的资源越多，其成功的可能性越大。例如，第二次世界大战期间原子弹的发展，以及 60 年代把人送入地球轨道或月球的竞赛。

在确定所要分析的策略之前，必须找出未涉及的那些因素。详细分析有机分子的形成和无机离子的积累和运输，以及有关细胞结构特点的预备研究的效益，是不可能的。

耐盐碱植物的开发有三种策略。这三种策略是：（1）利用现有基因库进行植物育种；（2）与植物育种相结合的组织培养；（3）遗传工程。下面分别加以讨论。

1. 利用现有基因库进行植物育种

这一途径是指利用现有基因库，其中包括野生种。将这些材料植于高盐分环境中，凡是存活并获得经济产量的植物表明具有耐盐性。然后将它们用于育种工作，培育盐碱地上可用的耐盐品种。

在过去 30 年来，世界农业院校已造就了大量植物遗传学家和植物育种家。因此，有较丰富的人力来投入这种策略。Epstein 的研究结果指出，在第二种限制资源即财力或研究经费少的情况下，利用耐盐性植物可以较快地取得最大收益。

可是，这种途径的一个主要不利因素，是在一个种内增加其耐盐性潜力会受到现有基因库变异的限制。因此，人们在短期内很难获得高度耐盐性，而且在相当长时期内也不可能有很大的突破。

2. 细胞培养

这条途径是利用能够接受突变因素的细胞组织来扩大现有基因库的变异性。Rains 评述了它的优缺点。简单地说，它的优点是加强了对环境因素的控制，大大增加了处理和重复的次数，节约了人力，以及大大增加了选育耐盐品种的潜力。缺点是很难对生育后期出现的性状例如产量进行选择。细胞通过再生和长大，可为常规育种和选择提供补充材料。

由于基因库的变异性较大，反应曲线有明显向正确方向移位的潜力。移位的上限很难确定，此时亦很难估计。因为细胞培养の利用使抗盐碱育种增加了一个步骤，在开始阶段，人力和资金都将超过常规育种。不过改良耐盐性的单位成本较低。此外，关于细胞培养和遗传工程即第三个重要策略的研究，看来会出现一些突破。

3. 遗传工程

众所周知，遗传工程涉及植物细胞对盐碱环境反应的一种或几种决定机制。在控制这些机制的遗传密码定位后，即可把其 DNA 从供体细胞或植物转移到目标基因的 DNA 结构上。

已知有简单和复杂遗传的盐生植物供利用。不难理解，有些粮食作物例如小麦或大麦，其对盐碱反应曲线的潜在变化实际上是无限的。可是，要实现这种目标问题很多，因为它是对文献的粗浅评论为基础。这与大大改变反应曲线而很少增加其耐盐性一样，问题很大。

上述主要问题是由于缺乏确切知识，不知道植物细胞中的控制机制如何起作用。尽管对简单遗传的植物意见较为一致，但对复杂遗传的植物则需科学家多年努力，才能取得具体结果。然而，这项工作由于需要广泛的实验室设备，以及大量事务性工作，所以不论资金还是研究人员，都要求给予大力支持。

总之，在今后 10 年期间，利用传统育种技术来提高一些主要粮食作物例如小麦的耐盐性，其成功的可能性很大。利用细胞培养技术来大大改变反应曲线很好，不过不能指望有大的突破。最后，由于有大量“基本”工作要做，取得显著进展的可能性同样很小。把课题的可行性与不同研究策略的成功联系起来，就是统计学家所倡导的一种工具，即统计判定论。

五、统计判定论

统计判定论是阐述尚不确切知道其结果、成本和利润问题的一种形式化方法。

课题的可行性

两种类型的不可测性的定义是：第一，目标的可行性，即以大量实验观察为基础的决选结果的机率；和第二，课题的可行性。然而 Savage 指出，在 Bay 模式中，可以把课题信息和目标信息结合起来。科学技术的突破并非以历史事件为基础，因而可行性分配的参数是未知的。在预测技术的进展时，分析家必须依靠课题的可行性。根据 Savage 的意见，课题的可行性影响决策者关于一个课题的“置信度”的决定。与目标的可行性相比较，课题或人员的可行性能使直观的知识和认识结合起来，未来的情况可能与过去不一样。许多人在接受课题的可行性时，其主要困难在于丧失“科学的目标”。这在拥有同样材料、面临相同问题的两个人作出不同决定时容易发生。不过，“科学目标”中的错误置信会导致 Schlaifer 所说的第三种误差：“统计学家把一个经过仔细计算的解答移交给错误的课题”。

任何人对育成一个耐盐碱植物品种的置信或课题可行性的估计都依赖两种情况：第一，有多少资源、科学家和资金投入，第

二, 时间长短和计划的水平如何? 要把这种三维问题 (three-dimensional problem) 简化为二维, 可以认为, 对所有三种策略来说, 现有资源水平能使计划范围持续10年。

假设的预先概率表

根据第一个定义, 设计成表 2—1 的预先概率表, 该课题的决选工作或策略可简化为: (1) 植物育种; (2) 细胞培养;

表 2—1 10 年计划中获得小麦特定阈限耐盐性的预先概率

以海水为10表示的盐碱度	概 率		
	植物育种	细胞培养	遗传工程
2/10	0.8	0.8	0.2
3/10	0.6	0.7	0.2
4/10	0.4	0.6	0.2
5/10	0.2	0.4	0.2
6/10	0	0.2	0.2
7/10		0	0.2
8/10			0.2
9/10			0.2
10/10			0.2

(3) 遗传工程。表左侧为该系统可能得到的状态。在这一方面, 作物的阈限耐性尚有争议。各状态皆以海水的含盐率为标准来衡量其耐盐性。在例举的问题中, 以小麦的阈限耐性 $EC_e = 6.0$ 或约 1/10 海水盐碱度为基础, 与被测定的任何改良结果作比较。可见, 要得到 2/10 的阈限耐性就必须使这种耐性加倍。

表 2—1 中成功的概率均以对课题的估计为基础, 而且不断在修正。现以对这些估计进行评议的三名植物科学家为例, 他们对这些或自己的估计置信度都不高。图 2—3 是其图示。因此, 在遗传工程的成功概率低于 0.1 的地方, 接着应进行敏感性分析。

偿还表