

# 新疆胀果甘草幼苗耐盐性及对NaCl胁迫的离子响应

陆嘉惠<sup>1,2,4</sup> 吕新<sup>1\*</sup> 梁永超<sup>3</sup> 林海荣<sup>1</sup>

<sup>1</sup>新疆生产建设兵团绿洲生态农业重点实验室, 新疆石河子 832003; <sup>2</sup>石河子大学生命科学学院, 新疆石河子 832003; <sup>3</sup>中国农业科学院农业资源与农业区划研究所农业部植物营养与养分循环重点实验室, 北京 100081; <sup>4</sup>石河子大学甘草研究所, 新疆石河子 832003

**摘要** 以盐碱荒漠草甸药用植物胀果甘草(*Glycyrrhiza inflata*)为材料, 采用水培法研究了盐处理(50、100、200、300 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl) 28天后幼苗株高、生物量、含水量、根粗、甘草酸含量和不同器官的离子含量及离子的选择吸收、运输能力, 并对丙二醛、脯氨酸含量进行测定, 以确定其耐盐范围及耐盐方式。结果表明, 低盐浓度对胀果甘草幼苗生长无显著影响, 只有较高盐浓度(≥200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl)使幼苗总生物量、株高、甘草酸含量显著降低; 根据耐盐系数与盐浓度的拟合方程, 确定适宜幼苗生长的盐浓度范围为0–278.17 mmol·L<sup>-1</sup>。随盐浓度上升, 植株选择性吸收K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>, 而抑制Na<sup>+</sup>进入体内, 幼苗对进入植株体内的Na<sup>+</sup>在不同盐浓度下采取了不同的分配策略, 低盐浓度下(0–100 mmol·L<sup>-1</sup>), 植株体内Na<sup>+</sup>主要积累在根中, 避免了叶中Na<sup>+</sup>的过多积累, 其盐适应机制以耐盐方式为主; 高盐浓度下(≥200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl), Na<sup>+</sup>主要积累在下部叶, 并通过叶片脱落的方式带走体内的盐分, 其盐适应机制以避盐方式为主。盐胁迫下, 幼苗能促进K<sup>+</sup>而抑制Na<sup>+</sup>向上部叶的运输, 使上部叶拒Na喜K, 维持了较高的K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>比值, 有利于幼苗生长; 同时, 地下根系能通过积累Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>和合成脯氨酸、甘草酸, 以提高渗透调节能力, 缓解Na<sup>+</sup>毒害, 使根的生长不受影响, 有利于保证幼苗在盐环境中吸收维持生长的必要养分, 这是胀果甘草幼苗具有较强耐盐性的原因。以上结果说明, 胀果甘草幼苗通过对盐离子的吸收和运输调控、离子区域化和渗透调节, 以耐盐和避盐两种方式适应盐碱荒漠环境。

**关键词** 胀果甘草, 离子平衡, 矿质离子, 耐盐性, 选择性吸收

## Salt tolerance of *Glycyrrhiza inflata* seedlings in Xinjiang and its ion response to salt stress

LU Jia-Hui<sup>1,2,4</sup>, LÜ Xin<sup>1\*</sup>, LIANG Yong-Chao<sup>3</sup>, and LIN Hai-Rong<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Oasis Eco-agriculture of Xinjiang Production and Construction Group, Shihezi, Xinjiang 832003, China; <sup>2</sup>College of Life Science, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China; <sup>3</sup>Key Laboratory of Plant Nutrition and Nutrient Cycling of Ministry of Agriculture, Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; and <sup>4</sup>Institute of Licorice, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China

### Abstract

**Aims** The objectives were to examine the response of *Glycyrrhiza inflata* to NaCl stress and understand its salinity tolerance and salt tolerance mechanisms.

**Methods** By the method of hydroponics, seedlings were cultured in plastic pots filled with a complete Hoagland nutrient solution containing 0, 50, 100, 200 and 300 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl. After four weeks, we measured the fresh weight, dry weight, water content, shoot height, root diameter, membrane permeability, glycyrrhizic acid, proline, malonaldehyde content and ion content of different parts of the plants.

**Important findings** Low NaCl concentration had no significant effect on the fresh weight, dry weight and glycyrrhizic acid content of *G. inflata* seedlings, but ≥200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl inhibited growth. The optimal salt range for seedling growth was 0–278.17 mmol·L<sup>-1</sup>, which was calculated by the fitting equation for the relationship between salt tolerance index and salt concentration. With increasing NaCl concentration, the uptake of K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup> and Mg<sup>2+</sup> by plants from outside a salt environment significantly increased, whereas the Na<sup>+</sup> uptake was inhibited. For the 0–100 mmol·L<sup>-1</sup> concentration of NaCl, the preferential accumulation of Na<sup>+</sup> in roots over leaves can be interpreted as a mechanism of tolerance. For concentrations of 200 mmol·L<sup>-1</sup> and above, most Na<sup>+</sup> was transported to the lower leaves and then disposed through leaf fall, exhibiting salt efflux behavior of the seedling. Under salt stress, the transport systems selective for K<sup>+</sup> were functioning. Thus the upper leaves maintained a high K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> ratio that was beneficial to the growth of seedlings. In addition, the salt-tolerant root accumulated Ca<sup>2+</sup> and Mg<sup>2+</sup> as well as synthesized glycyrrhizic acid and proline to increase osmoregulation ability, maintain cell membrane

stability and reduce  $\text{Na}^+$  toxicity. These are the ways that *G. inflata* seedlings are adaptive to a saline environment.  
**Key words** *Glycyrrhiza inflata*, ion balance, mineral ion, salt tolerance, selective uptake

土壤盐渍化是干旱、半干旱区农业持续发展的重大限制条件和障碍因素(王遵亲等, 1993; Parida & Das, 2005), 新疆现有耕地面积的31.1%受到盐碱危害, 其中强度盐渍化面积占盐碱土耕地面积的18%, 中强度盐渍化面积占33%, 轻度盐渍化面积占49% (田长彦等, 2000), 选择具有重要经济价值的耐盐植物, 进行盐碱地、弃耕地的修复重建, 提高现有土地的生产力, 对促进区域生态系统良性循环和经济发展有着重要作用(田长彦等, 2000; 赵可夫和范海, 2005)。胀果甘草(*Glycyrrhiza inflata*)为豆科甘草属植物, 是中药“甘草”的原植物之一, 主要分布于新疆塔里木盆地和新疆东部吐哈盆地的盐碱荒漠草甸, 是耐盐性最强的甘草属植物, 其原生境群落与怪柳(*Tamarix chinensis*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)等盐生植物相伴(李学禹等, 1991), 0–10 cm 土层盐分含量高达 $32.08 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$  (张际昭等, 2011)。以往报道对胀果甘草耐干旱特性研究较多(Wang *et al.*, 2001; Li & Wang, 2004; 史薇等, 2010), 对其耐盐性的研究极少, 其耐盐范围、耐盐方式和耐盐机理仍不明确, 在盐碱地改良和利用方面还缺乏盐碱地种植的土壤盐分、产量和耐盐极限的资料。

生物量是评价植物耐盐性的重要指标, 以收获果实为目的的农作物, 如高粱(*Sorghum bicolor*)、水稻(*Oryza sativa*)、甜瓜(*Cucumis melo*)等(王宝山等, 2000; 陈惠哲等, 2007; Kuşvuran, 2012), 其耐盐性的研究更关注的是盐对植物初生代谢的影响程度, 因为果实的生物量是由初生代谢形成的。与普通农作物不同的是, 胀果甘草是药用植物, 药用植物有效化学成分是次生代谢过程产生的, 其经济产量不仅仅来源于初生代谢的生物量, 还包括次生代谢过程产生的有效化学成分。而多数研究认为不利于初生代谢的胁迫生态环境却有利于药用植物次生代谢产物的积累(Barto & Cipollini, 2005; 黄璐琦和郭兰萍, 2007), 有些次生代谢产物正是因为适应逆境的胁迫而产生的(Fawzia *et al.*, 2005; Taârit *et al.*, 2011; Harrathi *et al.*, 2012)。因此, 药用植物的最适生长生境与其次生代谢物质合成对生境条件的要求有一定的矛盾, 这也使得胀果甘草耐盐性的研究

具有特殊性, 综合考虑生物量和有效化学成分的含量才能客观评价其耐盐性。另外, 相关研究表明, 药用甘草根中含有的甘草酸具有平衡无机阳离子、降低盐离子毒害的作用(廖建雄和王根轩, 2003), 那么, 甘草酸与药用甘草耐盐性的相关程度如何? 需要对盐胁迫条件下甘草酸含量的变化进行相关分析。

盐分对植物的伤害主要表现为离子毒害和渗透胁迫,  $\text{K}^+$ 、 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 是盐胁迫下植物进行渗透调节的主要无机离子, 但过量的 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 在植物体内的积累会破坏细胞内的离子和水分平衡(Zhu, 2003; Parida & Das, 2005; Munns & Tester, 2008; Li *et al.*, 2010; Tavakkoli *et al.*, 2011); 同时, 由于 $\text{Na}^+$ 和 $\text{K}^+$ 的离子半径和水合能相似,  $\text{Na}^+$ 竞争 $\text{K}^+$ 的吸收位点及活性位点, 导致植株 $\text{K}^+$ 吸收减少, 细胞的 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 降低, 植株发生营养亏缺(Zhu, 2003; 陈惠哲等, 2007; Kopittke, 2012; Shahid *et al.*, 2012)。因此, 研究植物盐适应机制, 必须了解盐胁迫下植物是通过何种方式来限制有害离子的进入、促进 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$ 的外排、维持组织细胞的高 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 值, 同时通过有效的渗透调节来维持正常生理代谢的。根据植物是否将盐分排出体外, 赵可夫和范海(2005)将植物的盐适应机制分为避盐和耐盐两种方式, 避盐植物可以通过拒盐或泌盐等方式避免大量盐离子在体内积累; 而耐盐植物则可以忍受体内较高的盐浓度, 将过量的盐离子限制在液泡中或在不同组织中进行区域化分布, 以保证代谢正常进行(Tester & Davenport, 2003; Parida & Das, 2005; Munns & Tester, 2008)。相关研究表明, 这两种盐适应机制都与植株对盐离子的选择性吸收及对区域化分布的调控能力密切相关(王宝山等, 2000; 杨晓英等, 2003; 陈惠哲等, 2007; Teakle *et al.*, 2010; Bavei *et al.*, 2011)。胀果甘草作为药用植物, 是否也和其他耐盐植物一样具有盐离子区域化和选择吸收的能力? 其盐适应的具体表现是避盐还是耐盐, 或者兼而有之? 显然, 分析盐胁迫条件下胀果甘草的离子响应是揭示其盐适应机制的有效途径。

因此, 本研究对盐胁迫条件下胀果甘草幼苗生

物量、株高、根粗、甘草酸含量的变化、不同器官对 $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 离子的选择吸收、运输和分配特征进行分析,以阐明胀果甘草幼苗期的耐盐范围及其盐适应机制,为了解胀果甘草对盐碱荒漠的生态适应对策以及在盐碱弃耕地的人工种植提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

胀果甘草种子采自新疆巴楚野生胀果甘草居群,原生境土壤0–30 cm土层总盐量为 $18.23 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 干土,其中 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 含量分别为 $4.76$ 和 $1.38 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 干土。

### 1.2 植物培养与处理

挑选健康饱满的胀果甘草种子,用85%的浓 $\text{H}_2\text{SO}_4$ 处理30 min以打破种皮抑制导致的休眠,0.1%  $\text{HgCl}_2$ 消毒10 min后,于LT/ACR-2002型人工气候室(北京易盛泰和科技有限公司) ( $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强,光照时间14 h;相对湿度65%–70%;昼夜温度 $28 \text{ }^\circ\text{C}/20 \text{ }^\circ\text{C}$ )中蛭石培养14天后,选择长势一致(2片真叶)的植株移栽至带盖板的 $38 \text{ cm} \times 30 \text{ cm} \times 13 \text{ cm}$  (L  $\times$  W  $\times$  H)的水培箱中(Fawzia *et al.*, 2005),用Hogland营养液水培一周后开始NaCl盐胁迫实验。盐胁迫实验分别用含0、50、100、200、300  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl的Hogland营养液水培幼苗,每处理设4组重复,每组30株幼苗。

为避免盐激反应,NaCl处理按每天 $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的浓度逐步递增至目标浓度,并使全部处理于同一天到达最终浓度。期间通气泵通气,每天补充蒸腾散失的水量,用 $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaOH或 $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{H}_2\text{SO}_4$ 调节pH值,每3天更换一次营养液。胁迫28天后结束实验。

### 1.2 测定方法

#### 1.2.1 幼苗生物量及相对含水量测定

盐胁迫28天后,每处理组各取10株幼苗,共4个重复。去离子水冲洗3遍后,吸干水分,将根、茎、上部叶和下部叶分开(按照植株总节数的1/2分为上下部分)。分别称鲜重后,迅速放入 $105 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘箱中杀青15 min,再以 $70 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘至恒重,称干重为各器官的生物量。计算每株总生物量和含水量,其中总生物量为各器官的干重和,相对含水量= (鲜重–干重) / 鲜重 $\times 100\%$ 。

#### 1.2.2 株高和根粗测量

盐胁迫28天后,每处理组各取10株幼苗,共4个重复,用米尺和游标卡尺分别测量幼苗的株高和根粗,取平均值。由于幼苗根系中主根生长显著,侧根多为细根,本实验未对侧根进行分级和测量,根粗为实际测得的主根粗度,测量位置为距离根茎交接部分(芦头)下1 cm。

#### 1.2.3 幼苗生长的盐适宜浓度范围的确定

参照文献(莫海波等, 2011; 王殿等, 2012)介绍的方法,以不同NaCl浓度为自变量,耐盐系数(salt tolerance index, *STI*)和甘草酸含量为因变量,建立拟合曲线,以耐盐系数*STI*为0.75时对应的NaCl浓度作为适宜生长的最大盐浓度,其中 $STI_x = TDW_x/TDW_0$ ,  $TDW_0$ 为对照组植株总生物量,  $TDW_x$ 为在 $x$ 盐浓度下的植株总生物量。

#### 1.2.4 不同部位离子含量的测定

取1.2.1中烘干的根、茎、上部叶、下部叶及枯黄脱落叶的样品磨碎,过40目筛,精确称取 $0.050 \text{ g}$ 样品,加入 $\text{HNO}_3$ 与 $\text{H}_2\text{O}_2$  (体积比为3:1),用微波消煮仪(ETHOST-T640, Milestone, Italy)消煮40 min,在 $60 \text{ }^\circ\text{C}$ 左右使酸挥发1–2 h,定容至50 mL,用ICP (Thermo Scientific ICAP 6000 Series, Boston, USA)测定样品的 $\text{Ca}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+$ 含量。根据文献(Flowers & Yeo, 1988; 杨晓英等, 2003; 陈惠哲等, 2007)计算矿质离子X ( $\text{Ca}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ )的选择吸收和运输系数,其中离子吸收系数 $SA_{X,\text{Na}} = ([X]_{\text{整株}}/[Na^+]_{\text{整株}})/([X]_{\text{介质}}/[Na^+]_{\text{介质}})$ ,  $SA_{X,\text{Na}}$ 值越大,表示植株抑制 $\text{Na}^+$ 吸收、促进矿质营养元素吸收的能力越强;离子运输系数 $ST_{X,\text{Na}} = ([X]_{\text{库器官}}/[Na^+]_{\text{库器官}})/([X]_{\text{源器官}}/[Na^+]_{\text{源器官}})$ ,  $ST_{X,\text{Na}}$ 值越大,表示源器官控制 $\text{Na}^+$ 、促进营养元素X向库器官运输的能力越强。

#### 1.2.5 脯氨酸、丙二醛、甘草酸含量的测定

盐胁迫28天后,每处理组各取10株幼苗的根和完全展开叶,共4个重复。采用硫代巴比妥酸法和茚三酮法分别测定丙二醛和游离脯氨酸含量(邹琦, 2005),高效液相色谱法测定根甘草酸含量(赵则海等, 2006)。

### 1.3 数据分析

实验数据采用SPSS 13.0统计分析软件进行one-way方差分析( $p < 0.05$ ),采用Duncan法进行多重比较检验。Origin Pro 8.0进行耐盐系数、甘草酸含量与盐浓度的曲线拟合,建立拟合公式。

## 2 结果

### 2.1 盐胁迫下胀果甘草幼苗生物量积累和含水量、株高、根粗变化

由图1可以看出,在低盐浓度下(50、100 mmol·L<sup>-1</sup>),植株总生物量和株高与对照相比差异较小( $p > 0.05$ );较高盐浓度(200、300 mmol·L<sup>-1</sup>)下,总生物量和株高显著下降( $p < 0.05$ ),说明 $\geq 200$  mmol·L<sup>-1</sup>的盐浓度对胀果甘草幼苗生长有显著的抑制作用。

不同器官生物量的积累受盐浓度的影响程度不同,茎、叶生物量(图2B、2C)随盐浓度上升显著减少( $p < 0.05$ ),但根生物量(图2A)无显著变化( $p < 0.05$ ),而图1C所示的根粗也不受盐浓度影响,这说明盐胁迫抑制了地上营养器官生长,但对地下器官无抑制作用。此外,根、茎、叶的含水量在盐浓度为50–200 mmol·L<sup>-1</sup>范围内无显著变化( $p > 0.05$ ),但在300 mmol·L<sup>-1</sup>时显著下降( $p < 0.05$ )。这也说明组织器官在50–200 mmol·L<sup>-1</sup>的盐浓度范围内能维持正常的含水量,300 mmol·L<sup>-1</sup>的盐浓度则对细胞吸水能力和储水能力有明显抑制。

### 2.2 盐胁迫下胀果甘草幼苗脯氨酸、甘草酸的积累及丙二醛含量的变化

在0–100 mmol·L<sup>-1</sup>的盐浓度范围内,甘草酸含量先升高后降低,但均大于对照值,说明低盐对甘草酸合成没有抑制,甚至在50 mmol·L<sup>-1</sup>盐浓度下还

有促进作用;当盐浓度 $\geq 200$  mmol·L<sup>-1</sup>时,甘草酸含量呈显著下降趋势且均低于对照值(图3A)。丙二醛含量的高低反映了膜脂过氧化程度,植物在环境胁迫下由于胁迫效应,往往导致细胞膜脂质过氧化,形成膜伤害,丙二醛含量升高,图3C表明0–100 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl范围内丙二醛含量无显著变化,但 $\geq 200$  mmol·L<sup>-1</sup>的NaCl使丙二醛含量显著升高,说明胀果甘草幼苗生长产生胁迫效应,细胞脂质过氧化。盐胁迫使根和叶的渗透调节物质脯氨酸含量均显著增加,根的脯氨酸积累量远大于叶,说明根通过脯氨酸进行渗透调节的水平大于叶。

### 2.3 盐胁迫下矿质离子在胀果甘草不同器官的分布特征

图4A显示,在各营养器官中,Na<sup>+</sup>含量随盐浓度的升高显著增加。但不同器官中Na<sup>+</sup>含量的升高幅度不同,0–100 mmol·L<sup>-1</sup>范围内,根中的Na<sup>+</sup>含量的升高幅度远远大于上部叶的上升幅度,Na<sup>+</sup>含量的相对值也大于上部叶,说明低盐浓度下幼苗主要将大部分Na<sup>+</sup>截留在根部,使上部叶片分配的Na<sup>+</sup>最少;200、300 mmol·L<sup>-1</sup>时,根Na<sup>+</sup>含量保持不变,但下部老叶和落叶的Na<sup>+</sup>含量急剧上升,在300 mmol·L<sup>-1</sup>时,分别是对照的198.2和37.8倍,而上部叶Na<sup>+</sup>含量仍然是所有器官中最少的。由此表明,胀果甘草幼苗无论在低盐和高盐浓度下,具有将大量Na<sup>+</sup>分配到根或老叶、枯叶的区域化能力,从而降低上部嫩叶的Na<sup>+</sup>含量,保持生长点低的Na<sup>+</sup>浓度有助

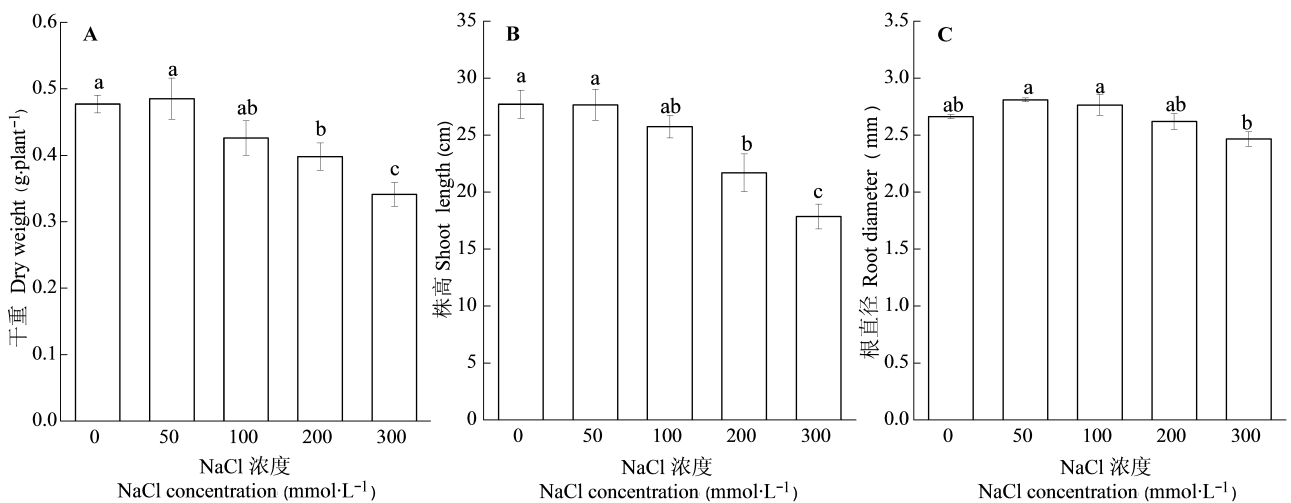


图1 盐胁迫下胀果甘草幼苗总生物量(A)、株高(B)和根直径变化(C) (平均值±标准误差,  $n = 4$ )。不同字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 1 Changes of total biomass (A), shoot length (B) and root diameter (C) of *Glycyrrhiza inflata* seedling under NaCl stress (mean ± SE,  $n = 4$ ). Different letters indicate significant difference ( $p < 0.05$ ).

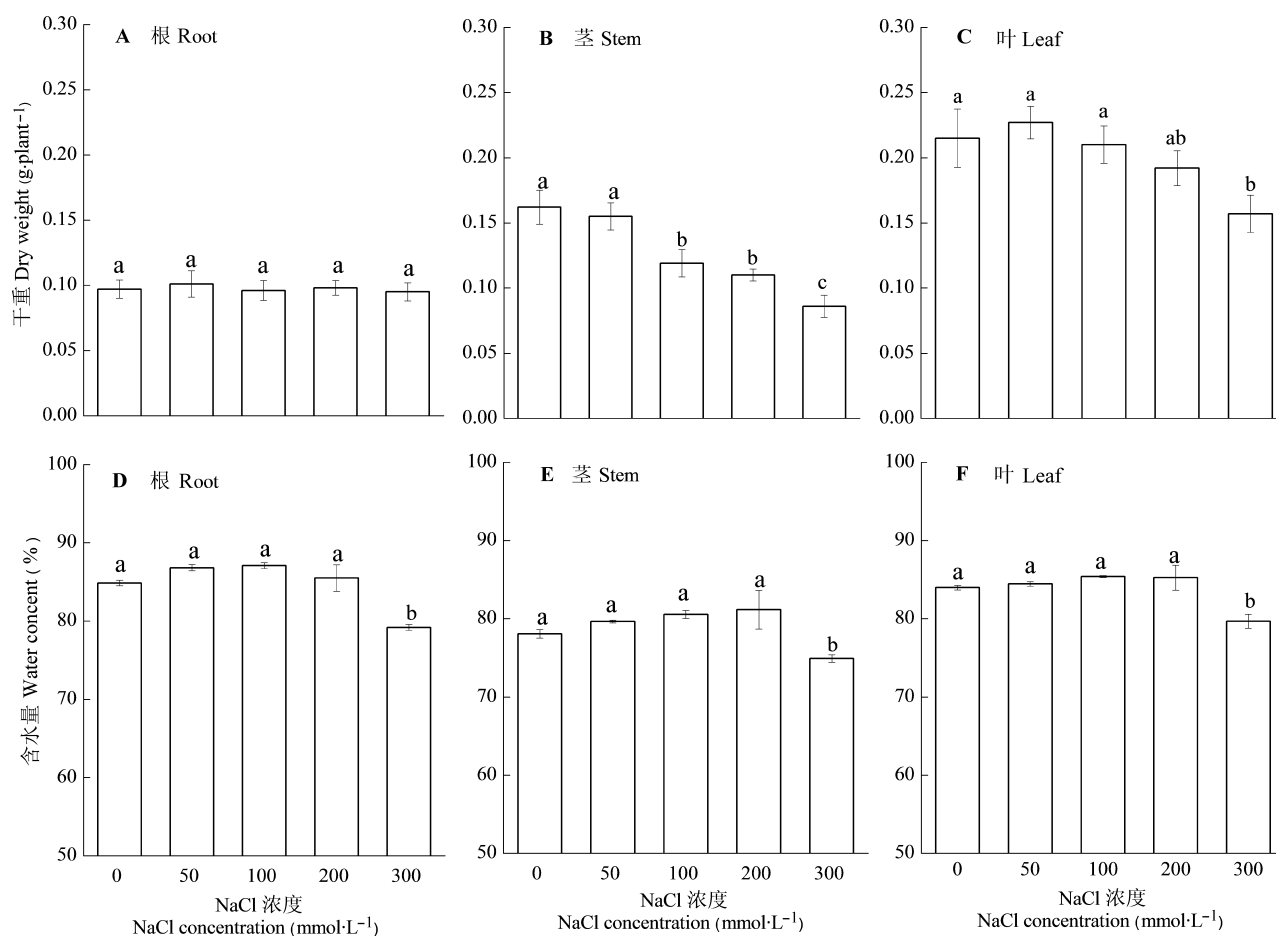


图2 盐胁迫下胀果甘草幼苗不同器官生物量(A, B, C)和含水量(D, E, F)的变化(平均值±标准误差, n = 4)。不同字母表示差异显著(p < 0.05)。

Fig. 2 Changes of biomass (A, B, C) and water content (D, E, F) in different organs of *Glycyrrhiza inflata* seedling under NaCl stress (mean ± SE, n = 4). Different letters indicate significant difference (p < 0.05).

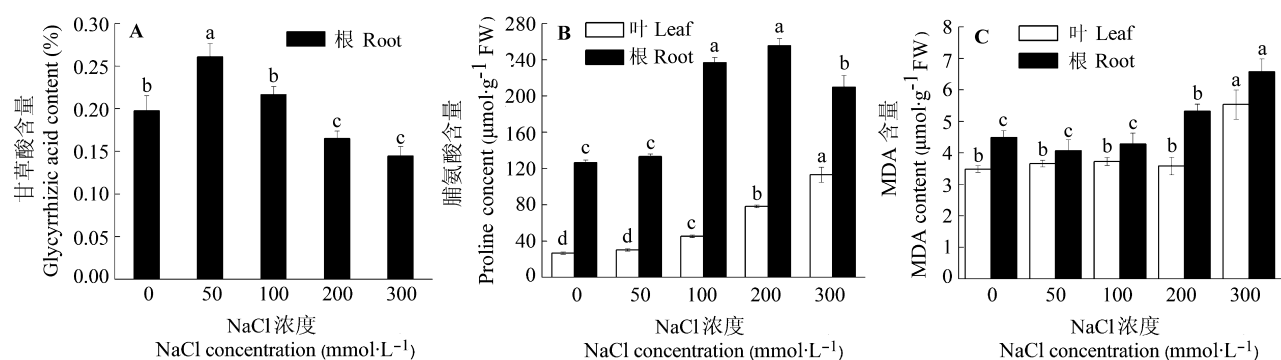


图3 盐胁迫下胀果甘草幼苗不同器官的甘草酸(A)、脯氨酸(B)、丙二醛(MDA) (C)含量(平均值±标准误差, n = 4)。同一器官不同字母表示差异显著(p < 0.05)。

Fig. 3 Contents of glycyrrhizic acid (A), proline (B) and malonaldehyde (MDA) content (C) in different organs of *Glycyrrhiza inflata* seedling under NaCl stress (mean ± SE, n = 4). Different letters for each organ indicate significant difference (p < 0.05).

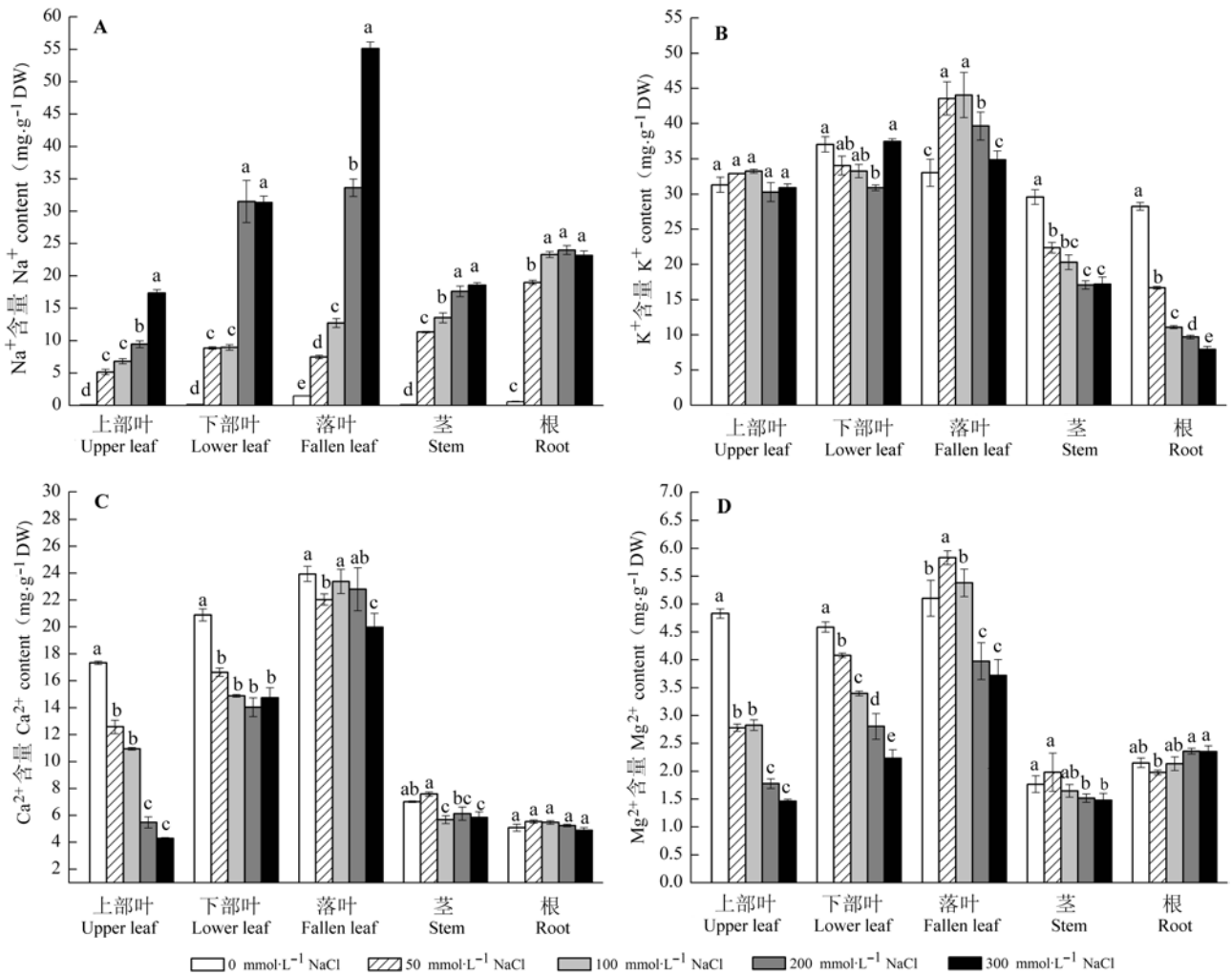


图4 盐胁迫下胀果甘草幼苗不同营养器官Na<sup>+</sup> (A)、K<sup>+</sup> (B)、Ca<sup>2+</sup> (C)、Mg<sup>2+</sup> (D)含量变化(平均值±标准误差, n = 4)。同一器官不同字母表示差异显著(p < 0.05)。

Fig. 4 Contents of Na<sup>+</sup> (A), K<sup>+</sup> (B), Ca<sup>2+</sup> (C) and Mg<sup>2+</sup> (D) content in different organs of *Glycyrrhiza inflata* seedling under NaCl stress (mean ± SE, n = 4). Different letters for each organ indicate significant difference (p < 0.05).

于缓解盐害, 维持幼苗的生长。

与对照相比, 上部叶的K<sup>+</sup>含量随盐浓度的升高无显著变化(p > 0.05), 根和茎的K<sup>+</sup>含量均显著下降(p < 0.05); 上部叶的K<sup>+</sup>含量均显著高于根和茎(图4B)。这说明盐胁迫下胀果甘草幼苗能将K<sup>+</sup>优先分配给上部叶, 以维持生长点(上部叶) K<sup>+</sup>含量的稳定。

随着盐浓度的升高, 叶和茎的Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>含量均显著下降, 而根Ca<sup>2+</sup>含量无显著变化(p > 0.05), Mg<sup>2+</sup>含量略有上升(图3C、3D), 这说明盐胁迫使胀果甘草地上器官的Ca<sup>+</sup>、Mg<sup>2+</sup>含量降低, 但根的Ca<sup>+</sup>、Mg<sup>2+</sup>含量能保持稳定水平。

#### 2.4 盐胁迫下植株不同器官对矿质离子的选择吸收、运输及K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>

从图5A可看出, 胀果甘草幼苗的选择吸收系数SA<sub>K,Na</sub>、SA<sub>Mg,Na</sub>、SA<sub>Ca,Na</sub>随盐浓度上升呈显著增大, 在300 mmol·L<sup>-1</sup>时, 分别是对照的5.01、3.96、4.08倍, 说明盐胁迫下, 幼苗根抑制Na<sup>+</sup>吸收, 促进K<sup>+</sup>、Ca<sup>+</sup>、Mg<sup>2+</sup>的矿质营养元素吸收能力显著增强, 尤其是对K<sup>+</sup>的选择吸收能力上升最快。

随着盐浓度升高, 由根到茎的选择运输系数ST<sub>Mg,Na</sub>、ST<sub>Ca,Na</sub>值均显著下降(图5B), 但ST<sub>K,Na</sub>在0–100范围内无显著下降, 说明Ca<sup>+</sup>、Mg<sup>2+</sup>向地上器官的运输能力减弱, 而对K<sup>+</sup>的运输能力在低盐浓度

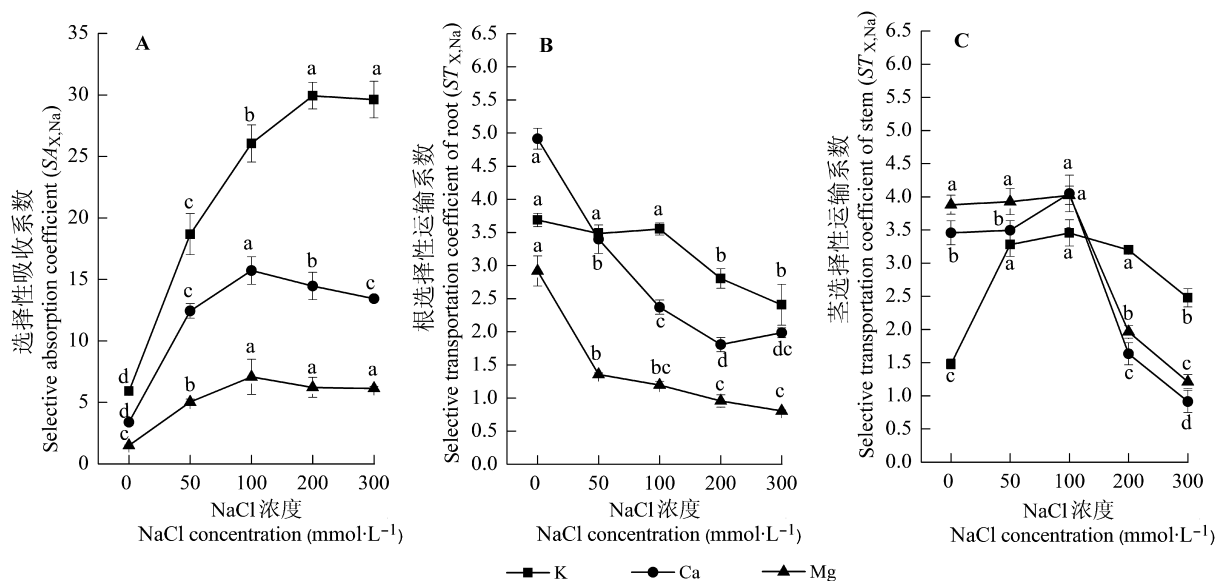


图5 盐胁迫下胀果甘草幼苗对矿质离子的选择吸收(A)和根(B)、茎(C)运输系数(平均值±标准误差, n = 4)。同一离子不同字母表示差异显著(p < 0.05)。

Fig. 5 Selective uptake (A) and transportation of ion of root (B) and stem (C) of *Glycyrrhiza inflata* seedling under NaCl stress (mean ± SE, n = 4). Different letters for each ion indicate significant difference (p < 0.05).

表1 盐胁迫下胀果甘草幼苗不同器官的K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> (平均值±标准误差, n = 4)。

Table 1 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> ratio in different organs of *Glycyrrhiza inflata* seedling under NaCl stress (mean ± SE, n = 4)

NaCl (mmol·L <sup>-1</sup> )	根 Root	茎 Stem	下部叶 Lower leaf	上部叶 Upper leaf
0	58.01 ± 5.98 <sup>a</sup>	214.96 ± 11.27 <sup>a</sup>	215.98 ± 21.90 <sup>a</sup>	317.13 ± 19.02 <sup>a</sup>
50	0.84 ± 0.01 <sup>b</sup>	1.97 ± 0.10 <sup>b</sup>	3.66 ± 0.12 <sup>b</sup>	6.46 ± 0.85 <sup>b</sup>
100	0.48 ± 0.02 <sup>b</sup>	1.54 ± 0.01 <sup>b</sup>	3.90 ± 0.60 <sup>b</sup>	5.18 ± 0.51 <sup>b</sup>
200	0.40 ± 0.03 <sup>b</sup>	0.96 ± 0.26 <sup>b</sup>	0.88 ± 0.02 <sup>b</sup>	3.10 ± 0.11 <sup>b</sup>
300	0.34 ± 0.03 <sup>b</sup>	0.95 ± 0.17 <sup>b</sup>	1.18 ± 0.16 <sup>b</sup>	2.05 ± 0.58 <sup>b</sup>

同列数据不同小写字母表示差异显著(p < 0.05)。

Different small letters in the same column mean significant difference (p < 0.05).

下仍能维持正常水平。茎到叶的 $ST_{Ca, Na}$ 值在0–100 mmol·L<sup>-1</sup>范围, 随着盐浓度升高有所增大,  $ST_{Mg, Na}$ 值无显著变化(图5C), 但当盐浓度≥200 mmol·L<sup>-1</sup>时,  $ST_{Mg, Na}$ 、 $ST_{Ca, Na}$ 值均显著下降且均低于对照, 说明Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>由茎向叶运输的能力在低盐浓度下没有受到抑制, 但在高盐浓度下受到抑制。图5C还表明, 茎到叶的 $S_{K, Na}$ 无论在低盐还是高盐浓度下, 均显著大于对照, 这说明在盐胁迫下, 幼苗加强了K<sup>+</sup>由茎向叶的运输, 这对保证叶片K<sup>+</sup>含量的稳定, 减少由于盐胁迫导致的离子伤害, 维持正常生长有重要作用。

比较不同部位的K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>值(表1), 无论是对照还是盐处理的胀果甘草幼苗, K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>值由地下到地上

器官都有逐渐增大的趋势; 盐胁迫下, 上部叶的K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>值最高, 均大于1, 结合图5对离子的运输和调控分析, 说明胀果甘草幼苗能通过Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>离子的运输调控, 使上部叶吸收K<sup>+</sup>而拒Na<sup>+</sup>, 保证生长点端的叶具有较高的K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>值, 减少盐胁迫对幼嫩组织的伤害。

### 3 讨论

#### 3.1 胀果甘草幼苗的耐盐性及其生长的适宜盐浓度范围

生物量是植物对盐胁迫响应的综合反映, 也是植物耐盐性的直接指标(Levitt, 1980)。本研究结果表明, 低盐浓度对胀果甘草幼苗生长无显著影响,

只有较高盐浓度( $\geq 200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ )使胀果甘草幼苗的总生物量、株高、甘草酸含量降低。根据豆科植物耐盐能力的划分(赵可夫和范海, 2005), 中度抗盐的狭叶羽扇豆(*Lupinus angustifolius*)、埃及车轴草(*Trifolium alexandrinum*)在 $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 溶液中培养3–7周后, 其生长量是清水对照的85%。与之相比, 本研究结果显示胀果甘草幼苗在 $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 溶液中培养4周后, 生长量是清水对照的101.6%, 其抗盐性远大于中度抗盐的狭叶羽扇豆和埃及车轴草, 而作为豆科植物更是远远高于已报道的耐盐野生大豆(*Glycine max*)、细叶百脉根(*Lotus tenuis*)和豌豆(*Pisum sativum*)等同科的经济作物和牧草(杨晓英, 2003; Teakle *et al.*, 2010; Shahid *et al.*, 2012)。

多数研究以植物生物量下降50%时的盐浓度作为其存活阈值(Alshammery *et al.*, 2004; 莫海波等, 2011; 王殿等, 2012), 这个指标对衡量植物耐盐性有参考价值, 但是在生产上意义不大(赵可夫和范海, 2005), 因为生物量下降50%已经严重影响了经济产量, 所以找到耐盐适宜范围在生产上更具有实践意义。另外, 甘草酸含量是药用甘草质量的评价指标, 结合生物量和甘草酸含量来评价药用甘草的耐盐性比较客观, 因此本研究以生物量下降到75% (耐盐系数为0.75)时的盐浓度作为适宜胀果甘草幼苗生长的最高阈值。根据耐盐系数与生物量的拟合方程, 适宜胀果甘草幼苗生长的最高盐浓度为 $278.17 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  (图6A), 当 $\text{NaCl}$ 浓度为 $278.17 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 甘草酸含量为对照的80.2% (图6B), 符合生产实践的需要。

### 3.2 盐胁迫下胀果甘草幼苗的离子区域化与运输调控

$\text{K}^+$ 是植物生长发育的重要营养元素, 由于 $\text{Na}^+$ 与 $\text{K}^+$ 存在离子拮抗作用, 盐胁迫往往使植物体内积累过多的 $\text{Na}^+$ , 导致吸 $\text{K}^+$ 困难, 抑制生长(Zhu *et al.*, 1998; Shabala *et al.*, 2006; Kopittke, 2012)。耐盐植物能通过盐离子的区域化维持体内离子平衡(Parida & Das, 2005; Munns & Tester, 2008), 提高耐盐性。但不同植物的离子区域化方式不同, 例如, 水稻和高粱的耐盐品种将 $\text{Na}^+$ 优先积累在老叶中(陈惠哲, 2007; Bavei *et al.*, 2011); 而野生大豆的耐盐品种将 $\text{Na}^+$ 优先积累在茎中(杨晓英, 2003), 狼尾草(*Pennisetum alopecuroides*)、耐盐树种槐(*Sophora*

*japonica*)等将 $\text{Na}^+$ 优先积累在根中(莫海波等, 2011; 王殿等, 2012), 但无论哪种方式, 基本策略均是通过离子区域化阻止 $\text{Na}^+$ 在上部叶片过量积累, 保证幼嫩组织高 $\text{K}^+$ 含量, 避免或减少对幼嫩组织的盐害。在本研究中, 胀果甘草幼苗将 $\text{K}^+$ 优先分配给上部叶, 而对 $\text{Na}^+$ 的分配方式随盐浓度不同存在不同方式, 在低盐范围内( $0\text{--}100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ), 将 $\text{Na}^+$ 优先聚集在根中; 在高盐浓度下( $\geq 200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ),  $\text{Na}^+$ 含量在根中不再升高, 主要在下部老叶中积累, 而上部叶的 $\text{Na}^+$ 含量无论低盐还是高盐浓度下都是最少的。这与以上文献提到的耐盐植物将 $\text{Na}^+$ 只聚集在某一种器官部位的单一离子化区域方式不同, 其机制值得探讨。

Tester和Davenport (2003)认为, 根对 $\text{Na}^+$ 的截留量增加到一定程度后, 会达到平衡点, 当超过平衡点时, 根的 $\text{Na}^+$ 外排率上升, 地上部分的 $\text{Na}^+$ 积累量会迅速增加, 从而保持根的离子平衡。本研究结果与这一观点吻合, 胀果甘草幼苗根的 $\text{Na}^+$ 截留量在盐浓度上升到 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后不再升高(图4A), 达到平衡点; 但大于 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后, 由于根的 $\text{Na}^+$ 外排率上升, 地上部分 $\text{Na}^+$ 积累量显著升高, 尤其是下部老叶最为显著, 落叶中 $\text{Na}^+$ 含量也剧增, 这表明下部老叶可以通过脱落带走体内积累的过多 $\text{Na}^+$ , 以减少 $\text{Na}^+$ 向上部叶的运输, 降低盐害。胀果甘草在低盐浓度下, 幼苗通过根对 $\text{Na}^+$ 的截留, 避免对上部叶的盐害, 其盐适应机制以耐盐为主要方式。但随盐浓度的增大, 幼苗将把大量吸收的盐离子聚集到下部老叶然后通过叶片脱落的途径排出体外, 其盐适应机制以避盐方式为主。另外, 本研究对植株的选择吸收系数 $SA_{\text{K,Na}}$ 、 $SA_{\text{Mg,Na}}$ 、 $SA_{\text{Ca,Na}}$ 随盐浓度上升而显著升高的结果表明, 胀果甘草植株在整体水平上对盐环境具有显著的拒 $\text{Na}^+$ 作用, 这也是避盐的表现。胀果甘草幼苗通过耐盐和避盐2种方式适应盐胁迫, 是其能在盐碱荒漠环境下建立群丛和繁衍的原因, 是对盐碱荒漠的生态适应。

植株整体水平的离子区域化是通过各器官对不同离子吸收和运输的调控实现的(Tester & Davenport, 2003; Munns & Tester, 2008)。本研究对各器官选择吸收和运输系数的分析发现, 盐处理使根、叶提高了对 $\text{K}^+$ 的选择吸收能力, 形成了 $\text{K}^+$ 自下而上的选择性运输, 而上部叶对 $\text{Na}^+$ 的吸收随盐浓度升高受到抑制, 幼苗能维持上部叶低 $\text{Na}^+$ 高 $\text{K}^+$ , 具



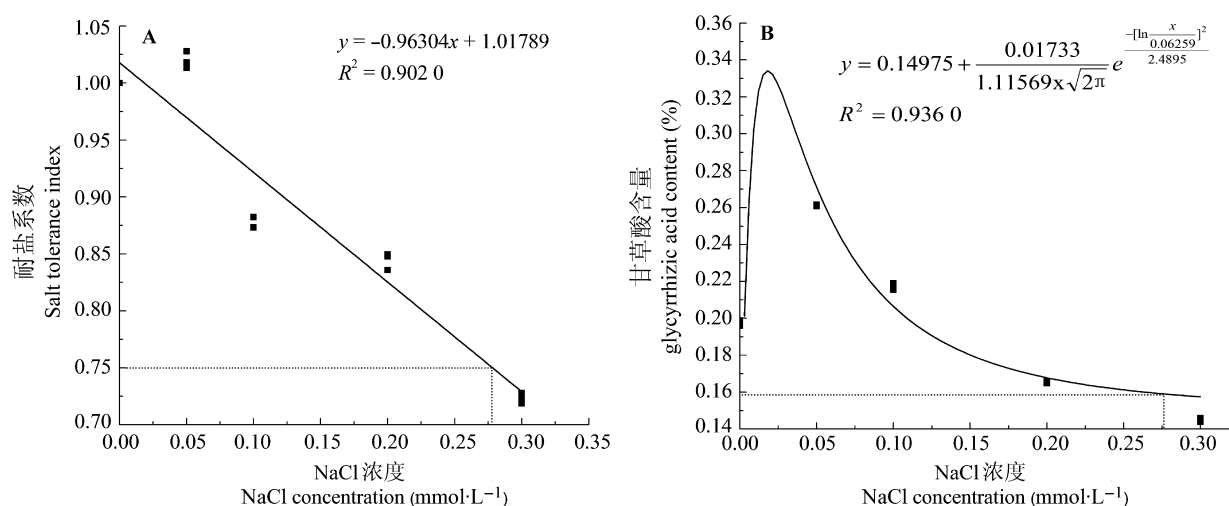


图6 耐盐系数(A)、甘草酸含量(B)与盐浓度的关系。

Fig. 6 Relationships between salt tolerance index (A), licorice acid content (B) and salt concentration.

有较高的 $K^+/Na^+$ 比值(表1)。相关研究表明, 绿叶或上部叶具有较高的 $K^+/Na^+$ 比值, 对幼苗生长和维持光合功能具有重要意义, 是耐盐性的重要指标(Zhu, 2003; 陈惠哲, 2007),  $K^+/Na^+$ 比值越高, 植株对 $Na^+$ 、 $K^+$ 的运输调控能力越强, 耐盐性越强。胀果甘草幼苗在50、100、200  $mmol \cdot L^{-1}$  NaCl处理下, 上部叶的 $K^+/Na^+$ 分别为6.46、5.18、3.10, 高于同等盐浓度下的豌豆(Shahid *et al.*, 2012)、大豆(杨晓英, 2003)、高粱(Bavei *et al.*, 2011)耐盐品种的 $K^+/Na^+$ , 说明胀果甘草幼苗对 $Na^+$ 、 $K^+$ 的运输调控能力比以上耐盐经济作物强, 耐盐性较强, 在盐碱弃耕地种植更具有优势。

### 3.3 盐胁迫下胀果甘草幼苗根的离子积累和渗透调节作用

当外界环境条件改变时, 植物为了最大限度地获取资源, 达到营养平衡, 需要调整生物量的分配格局(Hutching & de Kroon, 1994)。在本研究中, 胀果甘草幼苗单株总生物量随盐浓度升高而减少的情况下, 幼苗对根生物量的投入保持着相对的稳定性, 使根对水和矿物质摄取不受影响。这与药用植物红花(*Carthamus tinctorius*) (Harrathi *et al.*, 2012)、鼠尾草属(*Salvia*)植物(Taârit *et al.*, 2011)在盐胁迫下的生长模式相似, 有利于保证幼苗在营养条件相对较差的盐环境中吸收维持生长的必要养分。显然, 根在高盐环境下能进行快速的渗透调节是实现这种生长模式的关键, 因为地下根系是与外界盐环境

直接接触的营养器官, 外环境中大量盐离子会直接抑制根系吸水, 导致渗透胁迫, 植物根的快速的渗透调节能力有助于平衡细胞内外渗透势, 提高根吸收能力(Debez *et al.*, 2004)。胀果甘草幼苗各器官的含水量(图2D)受盐浓度影响很小, 表明根具有较强的渗透调节和缓解 $Na^+$ 毒害的能力。

Tester 和 Davenport (2003)、Munns 和 Tester (2008)均指出, 在盐胁迫下, 植物通过体内大量合成有机渗透物质来缓解渗透胁迫, 是消耗能量的过程; 而通过直接吸收外环境中的 $Na^+$ 、 $Cl^-$ 等盐离子进行渗透调节是最便宜、耗能少的方法, 但又面临着盐离子毒害的问题。显然, 对植物而言, 最经济的方式是发挥有机和无机渗透物质的协同作用。本研究发现, 盐处理使胀果甘草幼苗根的脯氨酸含量显著增加(图3B), 无机离子 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$ 含量能保持稳定水平或有所上升(图3C)。脯氨酸是植物细胞重要的有机渗透调节物质, 亲水性极强, 能稳定原生质胶体及组织内的代谢过程, 有防止细胞脱水的作用(Bavei *et al.*, 2011), 因此可能是胀果甘草根重要的有机渗透调节物质。本研究中胀果甘草根的 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$ 含量在盐胁迫下能保持稳定水平或有所上升, 与紫花苜蓿(*Medicago sativa*) (Li *et al.*, 2010)、芦荟(*Aloe vera* var. *chinensis*) (郑青松等, 2004)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*) (Chen *et al.*, 2009)根的 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$ 含量均显著下降的结果不同, 但与野生大豆(Kao *et al.*, 2006)、草莓(*Fragaria* × *ananassa*)

(Keutgen & Pawelzik, 2009)的研究结果相似。Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>是促进植物生长的矿质离子,对植物生长不会形成盐害,大量Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>的积累有助于维持较低的细胞渗透势,促进根系吸水,而且根系Ca<sup>2+</sup>的积累对保持细胞膜的完整性和稳定性也具有重要作用(郑青松等, 2004; Shabala *et al.*, 2006; Kopittke, 2012), Grattan和Grieve (1999)指出植物根维持足够的Ca<sup>2+</sup>含量对减少Na<sup>+</sup>、Cl<sup>-</sup>盐离子毒害有重要作用。所以根中Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>可能也是胀果甘草重要的无机渗透调节物。更值得关注的是,甘草根中含有甘草酸,甘草酸是天然非离子型表面活性剂,可以维持膜表面的液化状态,在盐与膜之间形成盐桥,缓解盐在膜上的结晶,减少盐害(廖建雄和王根轩, 2003),而甘草酸在根中主要以甘草酸的钾、钙盐形式才能稳定存在,根中Ca<sup>2+</sup>含量的稳定保证了甘草酸合成的稳定,使甘草酸发挥缓解盐害的作用。因此,根维持稳定的Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>水平和脯氨酸含量的增加,对根在高盐环境下进行渗透调节、缓解Na<sup>+</sup>毒害以及维持正常的生理功能有重要作用。

综上所述,胀果甘草幼苗具有较强的耐盐性,其适宜生长的盐浓度范围为0–278.17 mmol·L<sup>-1</sup>;盐适应机制为避盐和耐盐。盐胁迫下,幼苗上部叶拒Na喜K,维持了较高的K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>,有利于幼苗生长;同时,地下根系能通过积累Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>和合成脯氨酸、甘草酸,以提高渗透调节能力,缓解Na<sup>+</sup>毒害,使根在高盐环境下的生长不受影响,有利于保证幼苗在盐环境中吸收维持生长的必要养分,这是胀果甘草幼苗具有较强耐盐性的原因。

**基金项目** 国家自然科学基金项目(30760028)。

**致谢** 感谢贺云舒、秦忠立同学在室内分析工作中给予的帮助。

## 参考文献

- Alshammary SF, Qian YL, Wallner SJ (2004). Growth response of four turfgrass species to salinity. *Agricultural Water Management*, 66, 97–111.
- Barto EK, Cipollini D (2005). Testing the optimal defense theory and the growth differentiation balance hypothesis in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, 146, 169–178.
- Bavei V, Shiran B, Arzani A (2011). Evaluation of salinity tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) using ion accumulation, proline and peroxidase criteria. *Plant Growth Regulation*, 64, 275–285.
- Chen HZ, Ladatko N, Zhu DF, Lin XQ, Zhang YP, Sun ZX (2007). Absorption and distribution of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> in rice seedling under salt stress. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 937–945. (in Chinese with English abstract) [陈惠哲, Ladatko N, 朱德峰, 林贤青, 张玉屏, 孙宗修 (2007). 盐胁迫下水稻苗期Na<sup>+</sup>和K<sup>+</sup>吸收与分配规律的初步研究. *植物生态学报*, 31, 937–945.]
- Chen WC, Cui PJ, Sun HY, Guo WQ, Yang CW, Jin H, Fang B, Shi DC (2009). Comparative effects of salt and alkali stresses on organic acid accumulation and ionic balance of seabuckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.). *Industrial Crops and Products*, 30, 351–358.
- Debez A, Hamed KB, Grignon C, Abdelly C (2004). Salinity effects on germination, growth, and seed production of the halophyte *Cakile maritima*. *Plant and Soil*, 262, 179–189.
- Fawzia A, Zobayed SMA, Toyoki K (2005). Spectral quality and UV-B stress stimulate glycyrrhizin concentration of *Glycyrrhiza uralensis* in hydroponic and pot system. *Plant Physiology and Biochemistry*, 43, 1074–1081.
- Flowers TJ, Yeo AR (1988). Ion relations of salt tolerance. In: Baker DA, Hall JL eds. *Solute Transport in Plant Cells and Tissues*. June Wiley & Sons, New York. 399–412.
- Grattan SR, Grieve CM (1999). Mineral nutrient acquisition and response by plants grown in saline environments. In: Pessaraki M ed. *Handbook of Plant and Crop Stress*. Marcel Dekker, New York. 203–229.
- Harrathi J, Hosni K, Karray-Bouraoui N, Attia H, Marzouk B, Magne C, Lachal M (2012). Effect of salt stress on growth, fatty acids and essential oils in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 34, 129–137.
- Huang LQ, Guo LP (2007). Secondary metabolites accumulating and geoherb formation under environmental stress. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 32, 277–280. (in Chinese with English abstract) [黄璐琦, 郭兰萍 (2007). 环境胁迫下次生代谢产物的积累及道地药材的形成. *中国中药杂志*, 32, 277–280.]
- Hutchings MJ, de Kroon H (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 25, 159–238.
- Kao WY, Tsai TT, Tsai HC, Shih CN (2006). Response of three *Glycine* species to salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 56, 120–125.
- Keutgen AJ, Pawelzik E (2009). Impacts of NaCl stress on plant growth and mineral nutrient assimilation in two cultivars of strawberry. *Environmental and Experimental Botany*, 65, 170–176.
- Kopittke (2012). Interactions between Ca, Mg, Na and K: alleviation of toxicity in saline solutions. *Plant and Soil*, 352, 353–362.
- Kuşvuran S (2012). Ion regulation in different organs of melon (*Cucumis melo*) genotypes under salt stress. *International Journal of Agriculture and Biology*, 14, 141–144.

- Levitt J (1980). *Responses of Plants to Environmental Stress* 2nd ed. Academic Press, New York.
- Li CZ, Wang GX (2004). Interactions between reactive oxygen species, ethylene and polyamines in leaves of *Glycyrrhiza inflata* seedlings under root osmotic stress. *Plant Growth Regulation*, 42, 55–60.
- Li RL, Shi FC, Fukuda KJ, Yang YL (2010). Effects of salt and alkali stresses on germination, growth, photosynthesis and ion accumulation in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Soil Science and Plant Nutrition*, 56, 725–733.
- Li XY, Lu YF, Yan P (1991). Ecological characteristics and community taxonomy of drug licorice in northern China. *Journal of Shihezi Agricultural College (Natural Science Edition)*, 18(3), 1–4. (in Chinese with English abstract) [李学禹, 陆源芬, 阎平 (1991). 中国西部地区药用甘草的生态学特征及群落分类. 石河子农学院学报(自然科学版), 18(3), 1–4.]
- Liao JX, Wang GX (2003). The possible role of glycyrrhizic acid in licorice adapt to the desert habitat. *Plant Physiology Communications*, 39, 367–370. (in Chinese with English abstract) [廖建雄, 王根轩 (2003). 甘草酸在甘草适应荒漠生境中的可能作用. 植物生理学通讯, 39, 367–370.]
- Mo HB, Yin YL, Lu ZG, Wei XJ, Xu JH (2011). Effects of NaCl stress on the seedling growth and K<sup>+</sup> and Na<sup>+</sup> allocation of four leguminous tree species. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 1155–1161. (in Chinese with English abstract) [莫海波, 殷云龙, 芦治国, 魏秀君, 徐建华 (2011). NaCl 胁迫对4种豆科树种幼苗生长和K<sup>+</sup>、Na<sup>+</sup>含量的影响. 应用生态学报, 22, 1155–1161.]
- Munns R, Tester M (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651–681.
- Parida AK, Das AB (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60, 324–349.
- Shabala S, Demidchik V, Shabala L, Cuin TA, Smith SJ, Miller AJ, Davies JM, Newman IA (2006). Extracellular Ca<sup>2+</sup> ameliorates NaCl-induced K<sup>+</sup> loss from *Arabidopsis* root and leaf cells by controlling plasma membrane K<sup>+</sup> permeable channels. *Plant Physiology*, 141, 1653–1665.
- Shahid MA, Balal RM, Pervez MA, Abbas T, Ashfaq M, Ghazanfar U, Afzal M, Rashid A, Garcia-Sanchez F, Mattson NS (2012). Differential response of pea (*Pisum sativum* L.) genotypes to salt stress in relation to the growth, physiological attributes antioxidant activity and organic solutes. *Australia Journal of Crop Science*, 6, 828–838.
- Shi W, Xu HL, Zhao XF, Ling HB, Li Y (2010). Physiological and biochemical responses to drought stress during seed germination of *Glycyrrhiza inflata*. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 2112–2117. (in Chinese with English abstract) [史薇, 徐海量, 赵新风, 凌红波, 李媛 (2010). 胀果甘草种子萌发对干旱胁迫的生理响应. 生态学报, 30, 2112–2117.]
- Taârit MB, Msaada K, Hosni K, Marzouk B (2011). Physiological changes and essential oil composition of clary sage (*Salvia sclarea* L.) rosette leaves as affected by salinity. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33, 153–162.
- Tavakkoli E, Fatehi F, Coventry S, Rengasamy P, McDonald GK (2011). Additive effects of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> ions on barley growth under salinity stress. *Journal of Experimental Botany*, 62, 2189–2203.
- Teakle N, Snell A, Real D, Barrett-Lennard E, Colmer TD (2010). Variation in salinity tolerance, early shoot mass and shoot ion concentrations within *Lotus tenuis*: towards a perennial pasture legume for saline land. *Crop and Pasture Science*, 61, 379–388.
- Tester M, Davenport RJ (2003). Na<sup>+</sup> tolerance and Na<sup>+</sup> transport in higher plants. *Annals of Botany*, 91, 503–527.
- Tian CY, Zhou HF, Liu GQ (2000). The proposal on control of soil salinization and agricultural sustaining development in 21's century in Xinjiang. *Arid Land Geography*, 23, 177–181. (in Chinese with English abstract) [田长彦, 周宏飞, 刘国庆 (2000). 21世纪新疆土壤盐渍化调控与农业持续发展研究建议. 干旱区地理, 23, 177–180.]
- Wang BS, Zou Q, Zhao KF (2000). Effect of NaCl stress on ionic contents in different organs of sorghum plants. *Acta Agronomica Sinica*, 26, 845–849. (in Chinese with English abstract) [王宝山, 邹琦, 赵可夫 (2000). NaCl胁迫对高粱不同器官离子含量的影响. 作物学报, 26, 845–849.]
- Wang D, Yuan F, Wang BS, Chen M (2012). Response of plant biofuel hybrid *Pennisetum* to NaCl stress and its salinity threshold. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 572–577. (in Chinese with English abstract) [王殿, 袁芳, 王宝山, 陈敏 (2012). 能源植物杂交狼尾草对NaCl胁迫的响应及其耐盐阈值. 植物生态学报, 36, 572–577.]
- Wang GX, Zhang J, Liao JX, Wang JL (2001). Hydropassive evidence and effective factors in stomatal oscillations of *Glycyrrhiza inflata* under desert conditions. *Plant Science*, 160, 1007–1013.
- Wang ZQ, Zhu SQ, Yu RP, Li LQ, Shan GZ, You WR, Zeng XX, Zhang CW, Zhang LJ, Song RH (1993). *Chinese Salt-Affected Soils*. Science Press, Beijing. 1–4. (in Chinese) [王遵亲, 祝寿泉, 俞仁培, 黎立群, 单光宗, 尤文瑞, 曾宪修, 张粹雯, 张丽君, 宋荣华 (1993). 中国盐渍土. 科学出版社, 北京. 1–4.]
- Yang XY, Zhang WH, Wang QY, Liu YL (2003). Salt tolerance of wild soybeans in Jiangsu and its relation with ionic distribution and selective transportation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 2237–2240. (in Chinese with English abstract) [杨晓英, 章文华, 王庆亚, 刘友

- 良 (2003). 江苏野生大豆的耐盐性和离子在体内的分布及选择性运输. *应用生态学报*, 14, 2237–2240.]
- Zhang JZ, Lu JH, Tian ZP, Liao YH, Li XY (2011). Analysis on characteristics of soil salts in original habitat soil of *Glycyrrhiza inflata* Bat. *Science of Soil and Water Conservation*, 9, 82–86. (in Chinese with English abstract) [张际昭, 陆嘉惠, 田中平, 廖云海, 李学禹 (2011). 胀果甘草原生境土壤盐分特征分析. *中国水土保持科学*, 9, 82–86.]
- Zhao KF, Fan H (2005). *Halophyte and Its Salt Adaptation Physiology*. Science Press, Beijing. 30–31, 150. (in Chinese) [赵可夫, 范海 (2005). 盐生植物及其对盐渍环境的适应生理. 科学出版社, 北京. 30–31, 150.]
- Zhao ZH, Cao JG, Fu YJ, Tang ZH, Zu YG (2006). Distribution characteristics of glycyrrhizic acid in wild and cultivated liquorices and their applications. *Chinese Bulletin of Botany*, 23, 164–168. (in Chinese with English abstract) [赵则海, 曹建国, 付玉杰, 唐中华, 祖元刚 (2006). 野生与栽培甘草不同部位甘草酸分布特点及其意义. *植物学通报*, 23, 164–168.]
- Zheng QS, Liu ZP, Liu YL, Liu L (2004). Effects of iso-osmotic salt and water stresses on growth and ionic distribution in *Aloe* seedlings. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 823–827. (in Chinese with English abstract) [郑青松, 刘兆普, 刘友良, 刘玲 (2004). 等渗的盐分和水分胁迫对芦荟幼苗生长和离子分布的效应. *植物生态学报*, 28, 823–827.]
- Zhu JK (2003). Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 6, 441–445.
- Zhu JK, Liu JP, Xiong LM (1998). Genetic analysis of salt tolerance in *Arabidopsis*: evidence for a critical role potassium nutrition. *The Plant Cell*, 10, 1181–1191.
- Zou Q (2005). *Experimental Guidance for Plant Physiology*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [邹琦 (2005). 植物生理学实验指导. 中国农业出版社, 北京.]

责任编辑: 石培礼 责任编辑: 李 敏