

高盐生境中乌拉尔甘草盐离子分泌 与积存格局的研究

罗江川^{1,2}, 马 淼^{1,2*}, 吴 琼^{1,2}

(1 石河子大学 生命科学学院, 新疆石河子 832003; 2 石河子大学甘草研究所, 新疆石河子 832003)

摘 要: 采用植物水培方法, 以乌拉尔甘草为研究材料, 用不同浓度 (0、80、160、320 mmol · L⁻¹) NaCl 溶液胁迫处理乌拉尔甘草幼苗 3 周后, 分析其叶片表面盐离子 (K⁺、Ca²⁺、Na⁺) 分泌速率的差异, 并采集盐化低地草甸重盐土生境中 2 年生乌拉尔甘草植株, 应用 ICP-AES 测定其不同部位 (根、根状茎、茎、老叶和幼叶) 中的盐离子 (K⁺、Na⁺、Ga²⁺、Mg²⁺) 含量, 探究盐离子在乌拉尔甘草叶片上的分泌格局以及盐离子在植株体内的积存格局, 为完善甘草耐盐机理的研究提供依据。结果显示: (1) 随着盐胁迫浓度的升高, 乌拉尔甘草叶片上 K⁺、Ca²⁺、Na⁺ 的分泌速率均呈增加趋势, 且 Na⁺ 的分泌速率远远大于 Ca²⁺ 和 K⁺ 的分泌速率。 (2) 在乌拉尔甘草各部位中, K⁺ 的积存量从大到小依次为: 幼叶 > 根 > 根状茎 > 茎 > 老叶; Na⁺ 在各个部位的积存量都十分有限, 且无论地下部分还是地上部分, 差异均不大; Ca²⁺ 积存量由大到小依次为: 老叶 > 幼叶 > 茎 > 根状茎 > 根, 且老叶中 Ca²⁺ 的积存量显著高于其它部位。研究认为, 在重盐碱地生境中, K⁺ 主要积存在幼叶中, Ga²⁺ 主要积存在老叶中, 植株体内各个部位 Na⁺ 的积存量很低, 乌拉尔甘草表现出明显的拒 Na 现象; 叶片分泌的主要盐离子为 Na⁺; 乌拉尔甘草通过泌盐的方式将 Na⁺ 排出体外, 从而有效降低 Na⁺ 在体内的积存, 这是其能够在重盐碱地生存生长的重要原因。

关键词: 乌拉尔甘草; 耐盐性; 盐胁迫; 盐离子分泌和积存

中图分类号: Q945.7; Q948.113

文献标志码: A

Study on Salt Secreting and Accumulating Patterns of *Glycyrrhiza uralensis* in High Salt Habitats

LUO Jiangchuan^{1,2}, MA Miao^{1,2,*}, WU Qiong^{1,2}

(1 College of Life Science, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China; 2 Institute of Licorice in Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China)

Abstract: In order to explore the salt distribution patterns in different organs and the characteristic of salt secreted from leaves of *Glycyrrhiza uralensis*, we cultured *G. uralensis* seedlings with a complete Hoagland nutrient solution containing 0, 80, 160 and 320 mmol · L⁻¹ NaCl for 21 days. The contents of K⁺, Ca²⁺ and Na⁺ secreted from the leaves were measured by ICP-AES; In addition, two-year-old *G. uralensis* grew in heavy saline-alkali soil were collected, the contents of K⁺, Na⁺, Ga²⁺ and Mg²⁺ in different organs (roots, rhizomes, stems, old leaves and young leaves) of *G. uralensis* were measured by ICP-AES. The aim for this study is to provide reference for salt tolerance theory of *G. uralensis* by comparing the salt

收稿日期: 2016-11-20; 修改稿收到日期: 2017-01-11

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31360047)

作者简介: 罗江川 (1990—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: 1554996345@qq.com

* 通信作者: 马 淼, 博士, 教授, 主要从事植物生态学研究。E-mail: mamiaogg@126.com

accumulation characteristics with salt secretion characteristics. The results were shown that: (1) more salt ions secreted from leaves of *G. uralensis* with the increased concentration of NaCl, and the secretive content of Na^+ was much greater than that of Ca^{2+} and K^+ . (2) The order of accumulation of K^+ among the different organs was young leaves > roots > rhizomes > stems > old leaves; Na^+ accumulation in every organ is very limited and have no significant difference among them; The order of Ca^{2+} accumulation among the different organs was old leaves > young leaves > stems > rhizomes > roots; All in all, in high salt habitats, the young leaves is the main organ to accumulate K^+ , the old leaves is the main organ to accumulate Ca^{2+} . It is a obvious characteristic that *G. uralensis* reject accumulating Na^+ , the content of Na^+ in every organ of *G. uralensis* is very low; Na^+ is the main salt ion secreted from leaves; *G. uralensis* can avoid accumulating excessive Na^+ in the plant by excluding Na^+ , which is the main reason that *G. uralensis* can grow in high salt habitats.

Key words: *Glycyrrhiza uralensis*; salt tolerance; salt stress; salt secretion and accumulation

土壤盐渍化是一个世界性的环境问题。目前,世界上有 100 多个国家存在着不同类型的盐碱地 10 亿 hm^2 , 约占全球可耕地面积的 10%, 中国盐渍化土壤主要分布在中纬度地带的干旱区、半干旱区或滨海地区, 以中国干旱区、半干旱区新疆为例, 盐碱土总面积达 $8.476 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 现有耕地中, 31.1% 的面积受到盐碱危害^[1]。因此, 土壤盐渍化是干旱区农业发展和绿洲生态安全的重要威胁。

乌拉尔甘草 (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch) 为豆科 (Leguminosae) 甘草属 (*Glycyrrhiza*) 多年生草本植物^[2], 也是《中国药典》中药用甘草的主要品种之一^[3], 主要以根和根状茎入药, 具有抑菌^[4]、消炎^[5]、清热解毒^[6]、止咳^[7]、解痉^[8]、清除自由基^[9]、抗辐射^[10]、抗癌^[11]和免疫调节^[12-14]等多种功效, 在中国素有“药之国老”之称。乌拉尔甘草生境土壤常轻度、中度或重度盐渍化, 具有良好的抗盐碱性, 是盐生草甸的建群种或伴生种^[15]。利用甘草的耐盐性发展盐碱地人工甘草种植不仅具有可行性而且具有良好的经济效益^[16]。目前有关其耐盐性的研究主要集中在盐胁迫对种子萌发、幼苗生长的影响方面^[17], 有关甘草耐盐机理的研究尚缺乏一致的观点。赵可夫和范海^[18]将植物的盐适应机制分为拒盐和耐盐 2 种类型, 这 2 种盐适应机制都与植株对盐离子的选择性吸收及离子区隔化的调控能力密切相关^[19-22], 研究植物的耐盐性就必须了解该植物对盐离子的吸收和运输特性, 了解盐分在植物体内的积存与分布格局。此外, 郝金标等认为乌拉尔甘草是一种拒盐植物^[15], 而吴琼等却发现甘草叶片上具有发达的泌盐结构, 是一种泌盐植物^[23]。因此, 本研究以乌拉尔甘草为研究对象, 进一步探究盐分在其体内的积存特征, 并结合盐分在其叶片上的泌盐特征, 旨在为乌拉尔甘草耐盐机理的研究提供科学

依据。

1 材料和方法

1.1 材 料

2015 年 10 月, 在新疆温宿县采集两年生乌拉尔甘草 6 株, 其生境条件为盐化低地草甸, 表层 10 cm 深土壤总含盐量达到了 10.1 g/kg, pH 达到了 9.31, 且含量最多的盐离子为 Na^+ 和 Cl^- , 含量分别达到了 2.700 3 g/kg 和 2.534 g/kg, 属于重盐碱土。分别收集乌拉尔甘草的根、根状茎、茎、老叶、幼叶等不同部位, 用去离子水对表面充分清洗、烘干及杀青。用于进行水培处理的乌拉尔甘草种子于 2013 年 9 月采集自新疆焉耆。

1.2 方 法

1.2.1 乌拉尔甘草各个部位 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的测定 将乌拉尔甘草的根、根状茎、茎、老叶和幼叶等部位充分研磨粉碎, 过 200 目筛。称取不同部位的甘草粉末 2 g ($\pm 0.0001 \text{ g}$) 进行灰化分解处理, 用原子吸收光谱仪 (Thermo Scientific ICAP 6000 Series, Boston, USA) 测定并计算出乌拉尔甘草各个部位中 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量。

1.2.2 乌拉尔甘草水培苗 NaCl 胁迫处理 选取乌拉尔甘草种子若干粒, 置于铺有湿润滤纸的培养皿中进行种子萌发处理, 萌发后将种子播种于装有营养土: 石英砂: 珍珠岩 = 1: 1: 1 的塑料盆中, 选取长势一致的幼苗定植到塑料盆中水培, 每盆 10 株。1 周后进行 NaCl 单盐胁迫处理, NaCl 的浓度依次设置为 0 (对照)、80、160 和 320 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 每个处理设 3 次重复, 采取每天增加 80 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的方式递增施盐, 直至达到终浓度。

1.2.3 乌拉尔甘草水培苗叶片表面分泌物中 Na^+ 、 K^+ 和 Ca^{2+} 的含量测定 参照 Takao Oi^[24] 的

方法并加以改进,乌拉尔甘草水培苗盐胁迫处理 20 d 后,每个处理选取 15 片盐胁迫后生长的叶片,用去离子水将叶片表面淋洗干净,做好标记,继续处理 7 d 后,用毛笔蘸取去离子水将标记好的叶片表面分泌物轻轻淋洗下来,定容至 10 mL,用原子吸收光谱仪(Thermo Scientific ICAP 6000 Series, Boston, USA)测定叶片淋溶液中的 Na^+ 、 K^+ 和 Ca^{2+} 离子的含量,并用叶面积仪测量洗脱叶的叶面积。

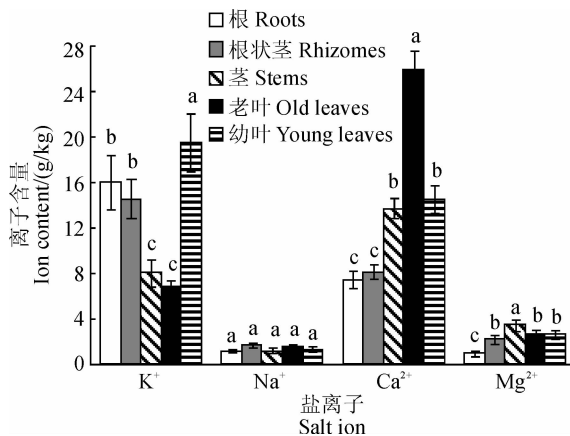
1.3 数据分析

实验数据采用 SPSS 13.0 统计分析软件进行单因素方差分析($P < 0.05$),采用 Duncan 法进行多重比较检验。

2 结果与分析

2.1 乌拉尔甘草各个部位 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 积存分布情况

如图 1 所示,在该盐碱地生境条件下,乌拉尔甘草各个部位均有 K^+ 积存, K^+ 的积存量从大到小依次为:幼叶>根>根状茎>茎>老叶;在地上部分, K^+ 在幼叶的积累量显著高于其他部位,而幼叶中 K^+ 的积存量是老叶中 K^+ 积存量的 2.85 倍,是茎中 K^+ 积存量的 2.43 倍;在地下部分,根和根状茎的 K^+ 积存量无显著差异,但是二者 K^+ 的积存量显著高于地上部分的茎和老叶。实验结果说明在重盐碱地生境中,乌拉尔甘草地上部分中幼叶是 K^+ 的主要积存部位,而地下部分也积存了一定量的 K^+ 。



不同字母表示不同部位同一离子含量在 0.05 水平存在显著性差异
图 1 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 在乌拉尔甘草不同部位的积存量

The different normal letters within the same ion mean significant difference among the different parts at 0.05 level

Fig. 1 The contents of K^+ , Na^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} in the different parts of *G. uralensis* Fisch

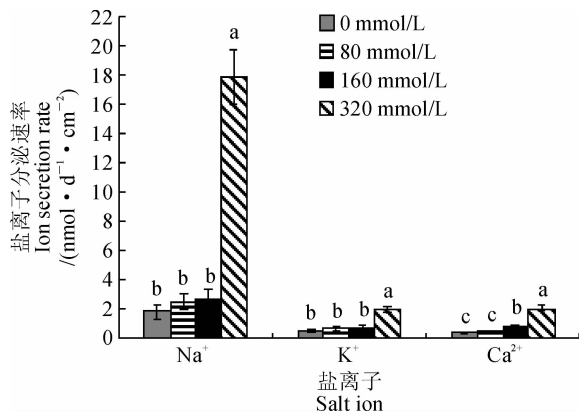
从 Na^+ 积存特征可以看出,乌拉尔甘草各个部位均有 Na^+ 积存,但是无论地下部分还是地上部分, Na^+ 的积存量都十分有限,且差异不大,各个部位 Na^+ 积存含量均低于其他盐离子含量。 Na^+ 最高积累量仅为 1.706 mg/g,根、根状茎、茎、老叶、幼叶中的 K^+ 的含量分别是 Na^+ 的 13.8 倍、8.5 倍、6.4 倍、4.5 倍和 14.8 倍, Ca^{2+} 的含量分别是 Na^+ 的 6.4 倍、4.8 倍、11 倍、17.2 倍和 11 倍。各个部位 Na^+ 积存量远远低于同一部位 K^+ 、 Ca^{2+} 的含量,表明重盐碱地生境条件下,乌拉尔甘草能有效降低对 Na^+ 的积存。

从 Ca^{2+} 的积存特征可以看出,在高盐生境中,乌拉尔甘草各个部位均有 Ca^{2+} 积存,积存量由大到小依次为:老叶>幼叶>茎>根>根状茎,且老叶中 Ca^{2+} 的积存量显著高于其他部位。 Ca^{2+} 作为非移动性元素主要分布于代谢活性较低的成熟组织(老叶)中,表明在高盐生境中,老叶是乌拉尔甘草 Ca^{2+} 积存的主要部位;从 Mg^{2+} 的积存特征可以看出,在高盐生境中,乌拉尔甘草各个部位均有 Mg^{2+} 积存,茎中的 Mg^{2+} 积存量最高,而根中的积存量最低。

综合比较各个部位的 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 积存量可以发现,各个部位盐离子呈现出一致的积存趋势,各部位中主要积存离子为 K^+ 、 Ca^{2+} ,相比较而言, Na^+ 的积存量就很低,表现出明显的拒钠现象。

2.2 叶片表面 Na^+ 、 K^+ 和 Ca^{2+} 的分泌特征

对叶片表面分泌物淋溶液中 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 离子含量的测定结果(图 2)显示,NaCl 胁迫处理后的乌拉尔甘草叶片表面 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 离子的分泌速率均呈现随盐浓度的升高而增加的趋势;在 0~160 mmol/L 的 NaCl 胁迫下,叶片 Na^+ 和 K^+ 分泌速率无显著增加,但当 NaCl 浓度达到 320 mmol/L 后, Na^+ 和 K^+ 分泌速率迅速显著增加; Ca^{2+} 分泌速率在 0~80 mmol/L 的 NaCl 胁迫下无显著变化,而高于 80 mmol/L 的 NaCl 胁迫则显著促进了叶片对 Ca^{2+} 的分泌;另外,综合叶片 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 的分泌速率发现,虽然高浓度 NaCl 促进了叶片对于 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 分泌,但在同一浓度 NaCl 胁迫下, Na^+ 的分泌速率显著高于 K^+ 和 Ca^{2+} ,如 320 mmol/L NaCl 处理下,叶片 Na^+ 的分泌速率分别是 K^+ 和 Ca^{2+} 分泌速率的 9.3 倍和 8.9 倍,且随着 NaCl 浓度的增加,这种倾向就愈加明显。以上结果表明高浓度 NaCl 胁迫下,叶片主要分泌的盐离子为 Na^+ 。



同一离子内不同小写字母表示浓度处理间在 0.05 水平存在显著性差异

图 2 不同 NaCl 浓度下乌拉尔甘草叶片 Na⁺、K⁺ 和 Ca²⁺ 分泌速率的比较

The different normal letters within the same salt ion mean significant difference among the different NaCl treatments at 0.05 level

Fig. 2 Comparison in secretion of Na⁺, K⁺ and Ca²⁺ from leaf among the different NaCl treatments

3 讨 论

盐分在土壤中是普遍存在的,也是植物生长所需营养元素的重要来源,但是过量的盐分会对植物的生长造成伤害^[25],对盐离子的选择、吸收、运输和调控是植物耐盐机理的主要研究内容。

土壤中的 Na⁺ 主要通过根的吸收途径进入植物体内,是造成植物盐害的主要离子之一^[26],过量的 Na⁺ 在植物体内的积累会破坏细胞内的离子和水分平衡^[27-31];同时,由于 Na⁺ 和 K⁺ 的离子半径和水合能相似,Na⁺ 竞争 K⁺ 的吸收位点及活性位点,导致植株 K⁺ 吸收减少,细胞的 K⁺/Na⁺ 降低,植株发生营养亏缺^[32-33]。K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺ 和 Mg²⁺/Na⁺ 比值常用来表征盐胁迫对离子平衡的破坏程度,比值越低,表明 Na⁺ 对 K⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 吸收的抑制效应越强,受盐害越严重。有研究指出,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^[34],本研究结果显示生长在高盐环境中的乌拉尔甘草能够通过限制对 Na⁺ 的积存,使得其地上部分表现出较高的 K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺ 和 Mg²⁺/Na⁺,从而乌拉尔甘草具有较强的抗盐害能力。

乌拉尔甘草的抗盐害性表现为避免将过多的 Na⁺ 积存于体内这一策略,而对于乌拉尔甘草体内较低的 Na⁺ 积存特征而言,这是其拒绝吸收 Na⁺ 的

结果还是将 Na⁺ 分泌排出结果就有待探究。盐腺是泌盐盐生植物为适应盐渍环境而特化的结构,植物通过盐腺能排出对植物体有毒害作用的盐离子,有效降低体内盐分浓度,从而适应盐渍环境。对盐草属植物盐草(*Distichlis spicata*)^[35] 和盖氏虎尾草(*Chloris gayana*)^[36] 盐腺泌盐特征的研究中发现,适度的盐胁迫极大地促进了叶片盐腺的泌盐量,且随着盐浓度的升高,泌盐量越高。本研究中采集的乌拉尔甘草生境土壤中,含量最高的金属离子是 Na⁺,但乌拉尔甘草植株体内的 Na⁺ 积存量却很低,而对乌拉尔甘草盐腺泌盐特征的研究结果发现 Na⁺ 是高浓度 NaCl 胁迫下乌拉尔甘草叶片主要分泌的盐离子,大量的 Na⁺ 都被叶片上的分泌结构排出体外。研究结果说明乌拉尔甘草的根系并没有拒绝吸收 Na⁺ 的能力,而是采取了吸收之后再排出的适应对策。

植物耐盐性的主要表现之一就是通过盐离子的运输调控,避免地上部分幼叶积累过多的 Na⁺,保证幼嫩组织具有较高的 K⁺ 含量^[37],盐胁迫下保持 K⁺ 的平衡对植株的正常生长至关重要,K⁺ 具有调控离子平衡、渗透调节、蛋白质合成、细胞膨压、光合作用等生理功能,K⁺ 做为移动元素主要分布于代谢较为旺盛的乌拉尔甘草幼叶中可以避免盐害并有助于幼叶生长,同时也体现了乌拉尔甘草良好的耐盐性。乌拉尔甘草老叶是 Ca²⁺ 积存的主要部位,胞内 Ca²⁺ 作为植物信号传导中的重要第二信使,与 ABA(脱落酸)、ROS(活性氧物质)等一起参与植物抗逆性的信号传递和表达,与植物的耐盐性能力有重要关联^[38-39]。

通常盐分中 Na⁺ 对植物的危害较重,极易造成单盐毒害,同时对其他离子(如 K⁺、Ca²⁺)的吸收产生拮抗作用,使植株发生营养亏缺,并破坏渗透调节^[40]。在盐胁迫下,渗透调节是植物从环境中获得有效水分的主要手段,是植物适应盐逆境的一种生理机制^[18],许多植物如碱蓬(*Suaeda salsa*)^[41]、罗布麻(*Apocynum venetum*)^[42]、高羊茅(*Festuca arundinacea*)^[43]、枸树(*Broussonetia papyrifera*)^[44]、籽粒苋(*Amaranthus hypochondriacus*)^[45] 等能够在体内积累大量的无机盐离子,以降低细胞渗透势,减轻土壤盐害。本研究结果显示乌拉尔甘草能够选择性地吸收积累一定量的 K⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 而限制对 Na⁺ 积存,并通过在根部积累 K⁺、Ca²⁺,Mg²⁺ 来降低根部水势进行渗透调节,在避免生理干旱的同时又避免积存过多的 Na⁺ 而造成的

伤害。

综上所述,在高盐生境中,乌拉尔甘草表现出明显的拒钠特性。其盐分积存特征具体表现为地下部分根和根状茎中积存了一定量的 Ca^{2+} 、 K^{+} 和 Mg^{2+} ,地上部分的幼叶是 K^{+} 的主要积存部位,而

老叶是 Ca^{2+} 的主要积存部位;叶片主要分泌 Na^{+} 是其在盐胁迫下的泌盐特征。乌拉尔甘草通过叶片将体内过多的 Na^{+} 分泌出去,使得 Na^{+} 在植株体内各个部位中的积存量很低,通过这一方式使其能够在重盐碱地中抵抗盐胁迫而生存生长。

参考文献:

[1] 新疆维吾尔自治区农业厅. 新疆土壤[M]. 北京: 科学出版社, 1996: 304-336.

[2] 傅坤俊. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1998, **42**(2): 167-175.

[3] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典[M]. 北京: 化学工业出版社, 2005: 59-63.

[4] GAFNER S, BERGERON C, VILLINSKI J R, *et al.* Isoflavonoids and coumarins from *Glycyrrhiza uralensis*; antibacterial activity against oral pathogens and conversion of isoflavans into isoflavan-quinones during purification[J]. *Journal of Natural Products*, 2011, **74**(12): 2 514-2 519.

[5] KOLBE L, EGGERS K, IMMEYER J, *et al.* Anti-oxidative and anti-inflammatory properties of licochalcone a from *Glycyrrhiza inflata* on human skin *in vitro* and *in vivo*[J]. *Journal of Investigative Dermatology*, 2007, **127**: S71-S71.

[6] KWON H J, KIM H H, RYU Y B, *et al.* *In vitro* anti-rotavirus activity of polyphenol compounds isolated from the roots of *Glycyrrhiza uralensis*[J]. *Bioorganic & Medicinal Chemistry*, 2010, **18**(21): 7 668-7 674.

[7] SAHA S, NOSÁL'Á G, GHOSH D, *et al.* Structural features and *in vivo* antitussive activity of the water extracted polymer from *Glycyrrhiza glabra*[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2011, **48**(4): 634-638.

[8] YAZDI A, SARDARI S, SAYYAH M, *et al.* Evaluation of the anticonvulsant activity of the leaves of *Glycyrrhiza glabra* var. *glandulifera* grown in Iran, as a possible renewable source for anticonvulsant compounds[J]. *Iranian Journal of Pharmaceutical Research*, 2011, **10**(1): 75-82.

[9] KHATTAK K F, SIMPSON T J. Effect of gamma irradiation on the antimicrobial and free radical scavenging activities of *Glycyrrhiza glabra* root[J]. *Radiation Physics & Chemistry*, 2010, **79**(4): 507-512.

[10] SHETTY T K, SATAV J G, NAIR C K K. Protection of DNA and microsomal membranes *in vitro* by *Glycyrrhiza glabra* L. against gamma irradiation[J]. *Phytotherapy Research*, 2002, **16**(6): 576-578.

[11] HWANG J H, SUH H J, YU K W. Immunostimulating and anticancer activities of hot-water extracts from *acanthopanax senticosus* and *Glycyrrhiza uralensis*[J]. *Food Science and Biotechnology*, 2008, **17**(6): 1 185-1 190.

[12] WANG J, CHEN X, WANG W, *et al.* Glycyrrhizic acid as the antiviral component of *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. against coxsackievirus A16 and enterovirus 71 of hand foot and

mouth disease[J]. *Journal of Ethnopharmacology*, 2013, **147**(1): 114-121.

[13] CAKMAK Y S, AKTUMSEK A, DURAN A. Studies on antioxidant activity, volatile compound and fatty acid composition of different parts of *Glycyrrhiza echinata* L. [J]. *Excli Journal*, 2012, **11**: 178-187.

[14] KUANG P, ZHAO W, SU W, *et al.* 18 β -glycyrrhetic acid inhibits hepatocellular carcinoma development by reversing hepatic stellate cell-mediated immunosuppression in mice[J]. *International Journal of Cancer*, 2013, **132**(8): 1 831-1 841.

[15] 郗金标, 张福锁, 田长彦. 新疆盐生植物[M]. 北京: 科学出版社, 2006: 129.

[16] 刘永信, 王玉珍. 盐碱区域化种植耐盐植物可行性研究[J]. 宁夏农林科技, 2011, **52**(5): 49-50.

LIU Y X, WANG Y Z. Feasibility study of planting halophytes in salt-affected soils[J]. *Ningxia Journal of Agri. and Fores. Sci. & Tech.*, 2011, **52**(5): 49-50.

[17] 陆嘉惠. 三种药用甘草耐盐性及耐盐机制研究[D]. 新疆石河子: 石河子大学, 2014.

[18] 赵可夫, 范海. 盐生植物及其对盐渍环境的适应生理[M]. 北京: 科学出版社, 2005: 30-31.

[19] 王宝山, 邹琦, 赵可夫. NaCl 胁迫对高粱不同器官离子含量的影响[J]. 作物学报, 2000, **26**(6): 845-850.

WANG B S, ZOU Q, ZHAO K F. Effect of NaCl stress on ionic contents in different organs of sorghum plants[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, **26**(6): 845-850.

[20] 杨晓英, 章文华, 王庆亚, 等. 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[J]. 应用生态学报, 2003, **14**(12): 2 237-2 240.

YANG X Y, ZHANG W H, WANG Q Y, *et al.* Salt tolerance of wild soybeans in Jiangsu and its relation with ionic distribution and selective transportation[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, **14**(12): 2 237-2 240.

[21] TEAKLE N, SNELL A, REAL D, *et al.* Variation in salinity tolerance, early shoot mass and shoot ion concentrations within *Lotus tenuis*: towards a perennial pasture legume for saline land[J]. *Crop and Pasture Science*, 2010, **61**(5): 379-388.

[22] BAVEI V, SHIRAN B, ARZANI A. Evaluation of salinity tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) using ion accumulation, proline and peroxidase criteria[J]. *Plant Growth Regulation*, 2011, **64**(3): 275-285.

[23] 吴琼, 韩亚楠, 高睿, 等. 乌拉尔甘草实生苗对土壤盐胁迫的形态与结构响应[J]. 种子, 2015, **34**(1): 25-31, 34.

- WU Q, HAN Y N, GAO R, *et al.* The response of morphology and structure of *Glycyrrhiza uralensis* seedling under salt stress [J]. *Seed*, 2015, **34**(1): 25-31,34.
- [24] OI T, MIYAKE H. Morphology and ultrastructure of the salt glands on the leaf surface of rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2012, **60**(5): 454-463.
- [25] ALI A, TUCKER T C, THOMPSON T L, *et al.* Effects of salinity and mixed ammonium and nitrate nutrition on the growth and nitrogen utilization of barley[J]. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 2001, **186**(4): 223-228.
- [26] TESTER M, DAVENPORT R J. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants[J]. *Annals of Botany*, 2003, **91**(5): 503-527.
- [27] ZHU J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, **6**(5): 441-445.
- [28] PARIDA A K, DAS A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. *Ecotoxicology & Environmental Safety*, 2005, **60**(3): 324-349.
- [29] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59**(1): 651-681.
- [30] RUILI L I, SHI F, KENJI F, *et al.* Effects of salt and alkali stresses on germination, growth, photosynthesis and ion accumulation in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. *Soil Science & Plant Nutrition*, 2010, **56**(5): 725-733.
- [31] TAVAKKOLI E, FATEHI F, COVENTRY S, *et al.* Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, **62**(6): 2 189-2 203.
- [32] KOPITTKE P M. Interactions between Ca, Mg, Na and K: Alleviation of toxicity in saline solutions[J]. *Plant & Soil*, 2012, **352**(1): 353-362.
- [33] SHAHID M A, BALAL R M, PERVEZ M A, *et al.* Differential response of pea (*Pisum sativum* L.) genotypes to salt stress in relation to the growth, physiological attributes antioxidant activity and organic solutes[J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2012, **6**(5): 828-838.
- [34] 陈惠哲, LADATKO NATALIA, 朱德峰, 等. 盐胁迫下水稻苗期 Na⁺和 K⁺吸收与分配规律的初步研究[J]. 植物生态学报, 2007, **31**(5): 937-945.
- CHEN H Z, LADATKO N, ZHU D F, *et al.* Absorption and distribution of Na⁺ and K⁺ in rice seedling under salt stress [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2007, **31**(5): 937-945.
- [35] SEMENOVA G, FOMINA I, BIEL K. Structural features of the salt glands of the leaf of *Distichlis spicata* 'Yensen 4a' (Poaceae)[J]. *Protoplasma*, 2010, **240**(1):75-82.
- [36] OI T, HIRUNAGI K, TANIGUCHI M, *et al.* Salt excretion from the salt glands in Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) as evidenced by low-vacuum scanning electron microscopy[J]. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2013, **208**(1):52-57.
- [37] 寇伟锋, 刘兆普, 郑宏伟. 海水胁迫对向日葵苗期生长及矿质营养吸收特性的影响[J]. 生态学杂志, 2006, **25**(5): 521-525.
- KOU W F, LIU Z P, ZHEN H W. Effects of seawater stress on *Helianthus annuus* L. seedling growth and mineral nutrition[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, **25**(5): 521-525.
- [38] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, **7**(9): 405-410.
- [39] KNIGHT H, KNIGHT M R. Abiotic stress signalling pathways: specificity and cross-talk[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, **6**(6): 262-267.
- [40] 樊瑞苹, 周 琴, 周 波, 等. 盐胁迫对高羊茅生长及抗氧化系统的影响[J]. 草业学报, 2012, **21**(1): 112-117.
- FAN R P, ZHOU Q, ZHOU B, *et al.* Effects of salt stress on growth and antioxidant system of *Festuca arundinacea* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, **21**(1): 112-117.
- [41] 高 奔, 宋 杰, 刘金萍, 等. 盐胁迫对不同生境盐地碱蓬光合及离子积累的影响[J]. 植物生态学报, 2010, **34**(6): 671-677.
- GAO B, SONG J, LIU J P, *et al.* Effects of salt stress on photosynthesis and ion accumulation patterns of *Suaeda salsa* under different habitats [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(6):671-677.
- [42] 宁建凤, 郑青松, 杨少海, 等. 高盐胁迫对罗布麻生长及离子平衡的影响[J]. 应用生态学报, 2010, **21**(2): 325-330.
- NING J F, ZHENG Q S, YANG S H, *et al.* Impact of high salt stress on *Apocynum venetum* growth and ionic homeostasis[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, **21**(2): 325-330.
- [43] 朱 义, 谭贵娥, 何池全, 等. 盐胁迫对高羊茅 (*Festuca arundinacea*) 幼苗生长和离子分布的影响[J]. 生态学报, 2007, **27**(12): 5 447-5 454.
- ZHU Y, TAN G E, HE C Q, *et al.* Effect of salinization on growth and ion homeostasis in seedlings of *Festuca arundinacea* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(12): 5 447-5 454.
- [44] 杨 帆, 丁 菲, 杜天真. 盐胁迫下构树幼苗各器官中 K⁺、Ca²⁺、Na⁺和 Cl⁻含量分布及吸收特征[J]. 应用生态学报, 2009, **20**(4): 767-772.
- YANG F, DING F, DU T Z. Absorption and allocation characteristics of K⁺, Ca²⁺, Na⁺ and Cl⁻ in different organs of *Broussonetia papyrifera* seedlings under NaCl stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, **20**(4): 767-772.
- [45] 李洪燕, 郑青松, 姜超强, 等. 籽粒苋幼苗对不同盐离子胁迫响应的比较研究[J]. 草业学报, 2010, **19**(5): 63-70.
- LI H Y, ZHENG Q S, JIANG C Q, *et al.* Comparison on the response of *Amaranthus* spp. to the different salt ion stress[J]. *Acat Prataculturae Sinica*, 2010, **19**(5): 63-70.