碱胁迫诱导小冰麦有机酸积累和分泌的研究

杨国会

(吉林农业科技学院 生物工程学院,吉林 吉林 132101)

[摘 要] 【目的】探讨碱胁迫对小冰麦有机酸积累和分泌的影响。【方法】将 2 种中性盐(NaCl 和 Na_2SO_4)和 2 种碱性盐($NaHCO_3$ 和 Na_2CO_3)均按物质的量比 1∶1 混合,模拟出相同强度的盐、碱胁迫条件,并以其对小冰麦 33 的幼苗进行胁迫处理,计算日相对生长率,测定盐、碱胁迫下小冰麦幼苗茎叶中有机酸和无机离子的含量,分析根外 pH 及根分泌物中有机酸含量的变化。【结果】碱胁迫对小冰麦生长的抑制作用明显大于盐胁迫。碱胁迫引起小冰麦幼苗茎叶中 Na^+ 含量急剧增加,NO_3^-、SO_4^{2-}、$H_2PO_4^-$ 含量明显降低,引起负电荷匮缺和离子不平衡。对照和盐胁迫处理小冰麦幼苗茎叶和根中有机酸均不积累,而碱胁迫可诱导有机酸急剧增加。小冰麦根系能够迅速降低碱胁迫下根外的 pH。对照和盐胁迫下小冰麦分泌有机酸很少,而碱胁迫能明显刺激小冰麦根分泌有机酸。【结论】小冰麦可能通过积累有机酸来弥补负电荷不足,以保持细胞内 pH 稳定。分泌有机酸可能是小冰麦根外 pH 调节的重要途径。

[关键词] 小冰麦;盐胁迫;碱胁迫;有机酸;分泌;pH 调节

[中图分类号] S512.1+90.34 [文献标识码] A [文章编号] 1671-9387(2010)07-0077-08

Study on organic acids accumulation and secretion of alkali stress induced in wheat-wheatgrass

YANG Guo-hui

(*College of Bioengineering, Jilin Agricultural Science and Technology College, Jilin, Jilin* 132101, *China*)

Abstract: 【Objective】The study was to probe into the inducing action of alkali stress on the accumulation and secretion of organic acids(OAs) in wheat-wheatgrass. 【Method】Seedlings of wheat-wheatgrass 33, an alkali-salt wheat cultivar, were stressed with a range of salt stress (n(NaCl) : n(Na_2SO_4) = 1 : 1) or alkali stress (n($NaHCO_3$) : m(Na_2CO_3) = 1 : 1). Relative growth rate was calculated, the contents of organic acids and inorganic ions in shoots were measured, and the pH outside roots and the OAs in secretions were analyzed. 【Result】The inhibiting effect of alkali stress on growth was greater than that of salt-stress at the same salinity. Under alkali stress, Na^+ greatly increased, and NO_3^-, SO_4^{2-} and $H_2PO_4^-$ decreased, causing a severe deficit of negative charge. In addition, OAs did not accumulate under control and salt stress, but their contents increased sharply under alkali stress. Under alkali stress, wheat-wheatgrass roots could easily lower pH of outside roots. Under control and salt stress wheat-wheatgrass roots released low concentrations of organic OAs. However, the OAs secretions of wheat-wheatgrass roots were significantly stimulated by alkali stress. 【Conclusion】We propose that wheat-wheatgrass enhanced the synthesis of OAs, to compensate for the shortage of inorganic anions. OAs secretion was a specific adaptive mechanism of pH adjustment of outside roots under alkali stress.

Key words: wheat-wheatgrass(*Triticum aestivum-Agropyron intermedium*); salt stress; alkali stress; organic acid; secretion; pH adjustment

---

* [收稿日期] 2009-12-28
[基金项目] 国家自然科学基金项目(30671491)
[作者简介] 杨国会(1966-),女,吉林榆树人,硕士,主要从事植物生理生化研究。E-mail:ygh5449@126.com

越来越多的研究报道证实了碱胁迫的客观存在,以及碱胁迫对植物的伤害作用大于盐胁迫的事实[1-6]。通常将中性盐对植物的胁迫作用称为盐胁迫,而将碱性盐的胁迫作用称为碱胁迫[7-9],由此可知,含有碱性盐的盐渍土同时具有盐和碱2种胁迫。除了土壤盐化以外,土壤碱化问题在许多地区也日趋严重,如在我国东北地区,碱化草地面积比例已经超过70%,而且在不断扩大,许多碱化草地土壤的pH高达10以上,其上只有极少数抗碱盐生植物才能生存,更为严重的是形成了寸草不生的碱斑[10]。然而,土壤碱胁迫这一严重的环境问题并未到人们的充分重视,相关的研究报道也很少。

许多研究结果已经充分证实,盐胁迫和碱胁迫是2种不同性质的胁迫[1-14]。盐胁迫主要包括渗透胁迫和离子胁迫;碱胁迫比盐胁迫更复杂,除了包含与盐胁迫相同的胁迫因素外,还涉及高pH胁迫。高pH不但可直接导致植物根系周围大量金属及磷元素沉淀、大大降低矿质离子的可利用性,而且可直接破坏根的结构和功能,干扰Na^+/K^+的选择性吸收,抑制Cl^-、NO_3^-和$H_2PO_4^-$等阴离子的吸收,打破植物在细胞水平或整个植物体中形成的各种离子稳态、电荷平衡及pH的稳定性[1,4],进而干扰或改变植物的各种代谢活动。植物若要在碱化土地上生存,除了渗透调节和避除离子毒害外,还必须维持细胞内pH的稳定并调节根外pH,因此植物体内外的pH调节作用是植物抗碱的关键所在。

有机酸是一类低分子质量、带有羧基的具有缓冲作用的化合物,是植物体内物质和能量代谢重要的中间产物,并且参与多种非生物胁迫应答[15]。近年来的研究发现,碱敏感植物[16]和低抗碱盐生植物[17]不积累有机酸,而抗碱盐生植物则大量积累有机酸[1,3]。这些报道证明,有机酸在植物抗碱过程中,特别是在体内外pH调节过程中起重要作用。

小麦是抗盐性较强的作物之一,关于小麦耐盐性及耐盐生理机制已有很多报道,但关于小麦抗碱生理机制却未见报道。小冰麦33是将天蓝冰草的部分染色体转移给普通小麦建立小冰麦异附加系,进而选育而成的,是抗盐碱性较强的北方面包小麦品种之一。目前,小冰麦33在吉林省盐碱化比较严重的地区已有较大面积推广,研究其抗盐碱机制对盐碱化土地资源的开发和利用具有重要意义。本试验以小冰麦33为材料,分别将2种中性盐($NaCl$、Na_2SO_4)和2种碱性盐($NaHCO_3$、Na_2CO_3)均按物质的量比1∶1混合,模拟出与自然条件相同强度(30~60 mmol/L)的盐胁迫和碱胁迫条件,并以此对小冰麦苗进行胁迫处理,通过测定小冰麦苗无机离子和有机酸的含量、分析其根分泌物的有机酸组分,探讨有机酸在小冰麦抗碱中的生理作用,以期为耐盐碱小麦品种的筛选提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料及其培养

小冰麦33种子由东北师范大学遗传与细胞研究所赠送。将挑选后的供试种子播种于直径17 cm、盛洁净细沙的塑料花盆内,出苗后每天用Hoagland营养液透灌1次,每盆定苗15株。整个试验于室外进行,下雨时用聚乙烯大棚膜在高处人工遮雨,以防雨水浇灌到植物或培养基质上而改变根系周围的营养条件。

1.2 盐、碱胁迫处理

将2种中性盐($NaCl$、Na_2SO_4)及2种碱性盐(Na_2CO_3、$NaHCO_{30}$)均按物质的量比1∶1混合,分别作为盐胁迫(Salt stress)组和碱胁迫(Alkali stress)组。盐胁迫组设S1和S2 2个处理,分别用30和60 mmol/L中性盐胁迫处理(pH 6.20~6.45);碱胁迫组设A1和A2 2个处理,分别用30和60 mmol/L碱性盐胁迫处理(pH 9.88~10.06)。当苗龄2周时,选取长势均匀的小冰麦苗18盆随机分成6组,其中一组为对照,只灌Hoagland营养液;一组用于测定处理前的干鲜质量;其余4组分别为S1、S2和A1、A2处理,每处理3盆。胁迫处理参考文献[1-4],采用国内外通用的砂培盐胁迫处理方法进行,以含有相应混合盐的营养液为处理液,每盆500 mL,分3次彻底透灌花盆,以保证新的处理液基本替代旧的处理液。每天处理1次,于17:00—18:00进行,连续处理15 d。

1.3 样品采集及生理指标的测定

最后1次盐、碱胁迫处理后的次日凌晨取样。小心取出每盆中所有植株,将根与地上部分开,分别称取地上、地下部的鲜质量。用蒸馏水洗净全株,并用吸水纸吸去附着的水分,置105 ℃烘箱内杀青15 min,再置真空干燥箱内40 ℃下真空干燥至恒质量,称其干质量。根据干质量数据,计算日相对生长率(RGR)[18]:$RGR=(\ln m_2-\ln m_1)/t$。式中:m_2为收获时整株干质量,m_1为处理前整株干质量,t为处理时间。将每盆小麦茎叶和根的干样全部用研钵研成粉末,混匀后取样测定各种溶质含量。

离子和有机酸含量的测定参考Chen等[1]的方

法进行。称取干样 0.100 0 g,加去离子水 20 mL,于 100 ℃下提取 30 min,提取液用于各种游离无机离子和有机酸含量的测定。用离子色谱法测定 NO_3^-、Cl^-、SO_4^{2-}、$H_2PO_4^-$、草酸、苹果酸、柠檬酸、琥珀酸、酒石酸、乙酸、甲酸和乳酸含量(美国戴安公司生产的 DX-300 离子色谱系统,CDM-Ⅱ电导检测器;前 5 项指标测定色谱柱为 AS4A-SC 色谱柱,流动相为 $Na_2CO_3/NaHCO_3$=1.7/1.8 mmol/L;后 6 项指标测定色谱柱为 AS6 离子排斥柱,流动相为 0.4 mmol/L 全氟丁酸)。用原子吸收分光光度计(TAS-990,北京)测定 Na^+、K^+ 含量。

1.4　根分泌试验

根分泌试验在室内进行。将若干沙培 2 周的小冰麦苗转移到含 200 mL Hoagland 营养液的烧杯中进行水培,每天更换 Hoagland 营养液,用空气泵连续充气,以保证根系有足够的氧气呼吸。烧杯放置在温室内,人工控制光周期为光照 16 h/黑暗 8 h,温度白天控制在(23.0±2) ℃,晚上控制在(18.0±2) ℃。试验共设对照、盐胁迫、碱胁迫 3 个处理组,每组 3 个重复,每个烧杯放置 5 株苗。缓苗 2 周后进行胁迫处理,对照用 Hoagland 营养液,盐胁迫($NaCl$ 和 Na_2SO_4 按物质的量比 1∶1 混合,pH 为 6.29)和碱胁迫($NaHCO_3$ 和 Na_2CO_3 按物质的量比 1∶1 混合,pH 为 10.02)均用 10 mmol/L 胁迫强度,用 pH 计测定各时间点不同处理液和未放置小冰麦苗处理液的 pH。胁迫 2 d 后,收集根分泌物,3 000 r/min 离心 10 min,取上清液冻干,用 1.3 中的方法测定根分泌物中的有机酸和离子含量。

1.5　数据统计分析

数据处理及方差分析采用 SPSS 软件完成。数据均以 3 次重复的平均值及其标准误差(SE)表示,检验水平为 5%。

2　结果与分析

2.1　盐、碱胁迫对小冰麦幼苗生长的影响

RGR 是营养生长期植物全部生命活动的最终体现,也是全面反映各种胁迫效应的最理想指标。从图 1 可以看出,随着胁迫强度的增强,盐胁迫、碱胁迫均导致小冰麦幼苗 RGR 显著下降,但碱胁迫处理的下降幅度明显大于盐胁迫处理。

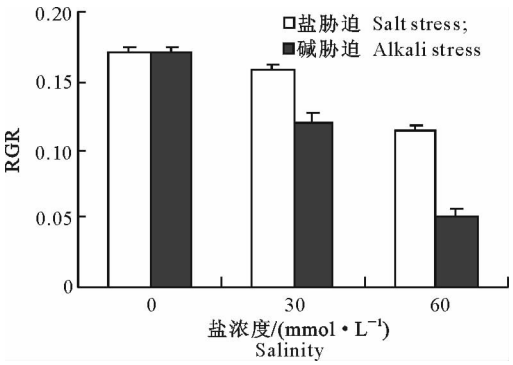

图 1　盐、碱胁迫对小冰麦幼苗 RGR 的影响

Fig. 1　Effects of salt and alkali stress on the relative growth rate (RGR) of wheat-wheatgrass

2.2　盐、碱胁迫对小冰麦幼苗茎叶中离子积累的影响

图 2 和图 3 显示,随着胁迫强度的增强,盐、碱胁迫均使小冰麦茎叶中 Na^+ 浓度显著上升($P<0.05$),K^+ 浓度显著下降($P<0.05$),且碱胁迫处理 Na^+ 浓度的上升幅度和 K^+ 浓度的下降幅度均大于盐胁迫处理。随着胁迫强度的增强,茎叶中 Cl^- 浓度在碱胁迫下的变化很小,而在盐胁迫下则显著增加($P<0.05$);茎叶中 SO_4^{2-} 和 $H_2PO_4^-$ 含量均在盐胁迫下上升,而在碱胁迫下下降;NO_3^- 含量在 2 种胁迫下均下降,其中碱胁迫下的下降幅度显著大于盐胁迫($P<0.05$)。

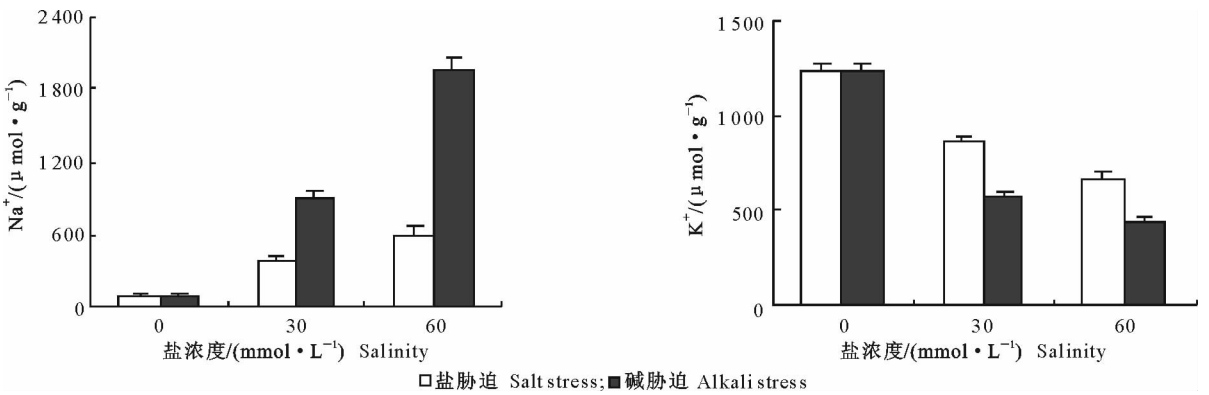

图 2　盐、碱胁迫对小冰麦幼苗茎叶中 Na^+、K^+ 含量的影响

Fig. 2　Effects of salt and alkali stresses on Na^+, K^+ contents in fresh shoots of wheat-wheatgrass

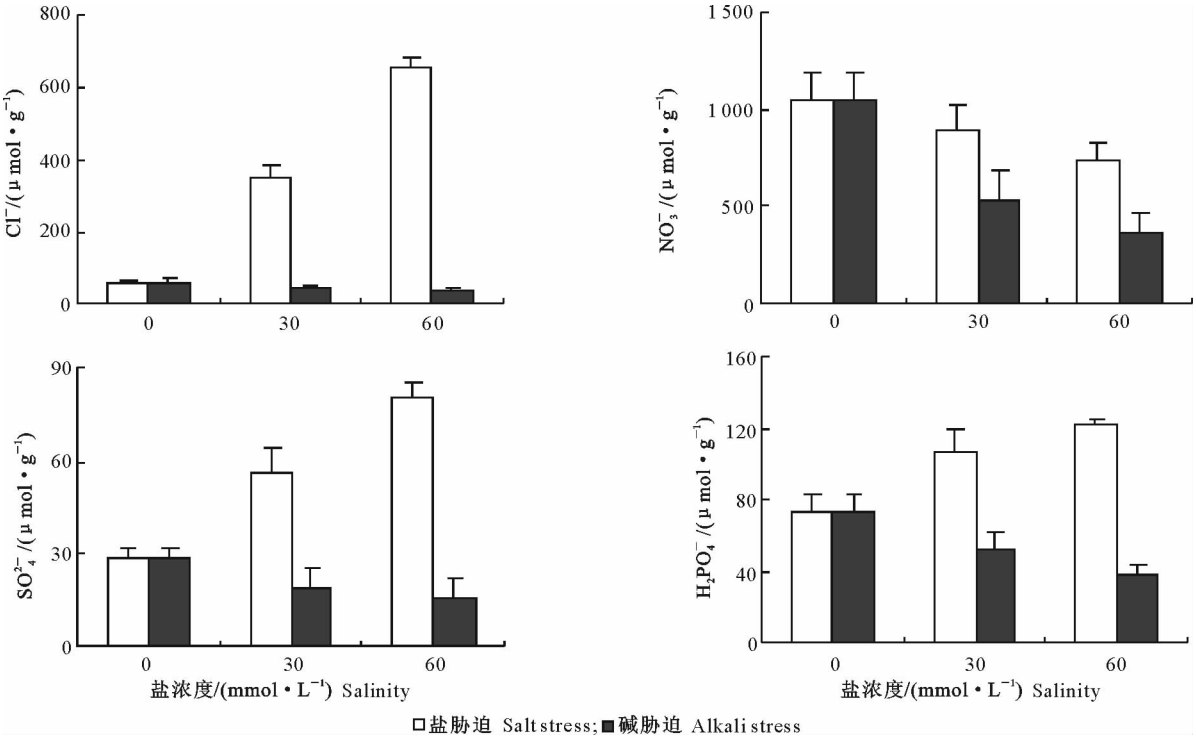

图 3 盐、碱胁迫对小冰麦幼苗茎叶中 Cl^-、NO_3^-、SO_4^{2-}、$H_2PO_4^-$ 含量的影响

Fig. 3 Effects of salt and alkali stress on Cl^-, NO_3^-, SO_4^{2-}, $H_2PO_4^-$ contents in fresh shoots of wheat-wheatgrass

2.3 盐、碱胁迫对小冰麦幼苗茎叶和根中有机酸积累的影响

图 4 和图 5 表明,在小冰麦茎叶中检测到柠檬酸、苹果酸、乙酸、乳酸、甲酸、琥珀酸、草酸等 7 种有机酸,其中苹果酸和柠檬酸含量较高;盐胁迫下所有有机酸含量均变化较小;而在碱胁迫下,随着胁迫强度的增强,除了甲酸和乳酸含量基本不变外,其他有机酸和总酸含量均显著增加($P<0.05$)。

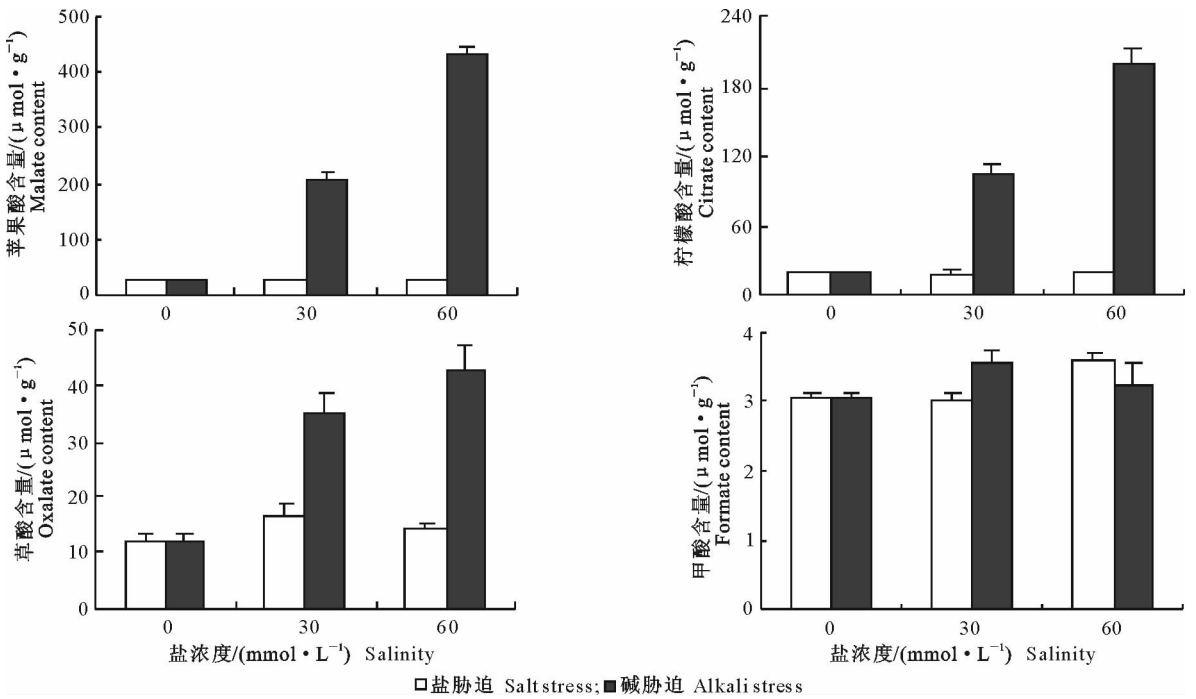

图 4 盐、碱胁迫对小冰麦幼苗茎叶中苹果酸、柠檬酸、草酸、甲酸含量的影响

Fig. 4 Effects of salt and alkali stress on contents of malate, citrate, oxalate and formate in wheat-wheatgrass shoots

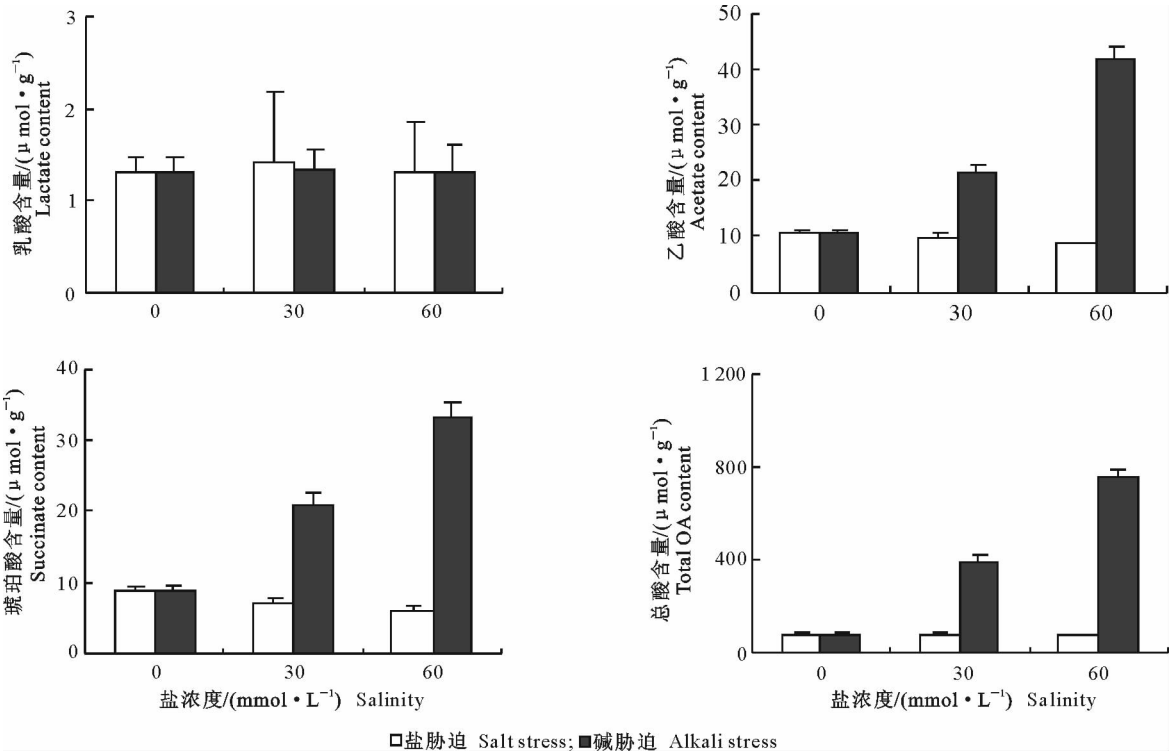

图 5　盐、碱胁迫对小冰麦幼苗茎叶中乳酸、乙酸、琥珀酸、总酸含量的影响

Fig. 5　Effects of salt and alkali stress on contents of lactate, acetate, succinate and total OA in wheat-wheatgrass shoots

图 6 和图 7 表明,在小冰麦根中可检测到柠檬酸、苹果酸、乙酸、乳酸、甲酸、草酸等 6 种有机酸,其中柠檬酸、苹果酸和草酸含量较高;盐胁迫下所有有机酸含量的变化均较小;碱胁迫下,所有有机酸和总酸含量均随胁迫强度的增强而显著增大($P<0.05$)。

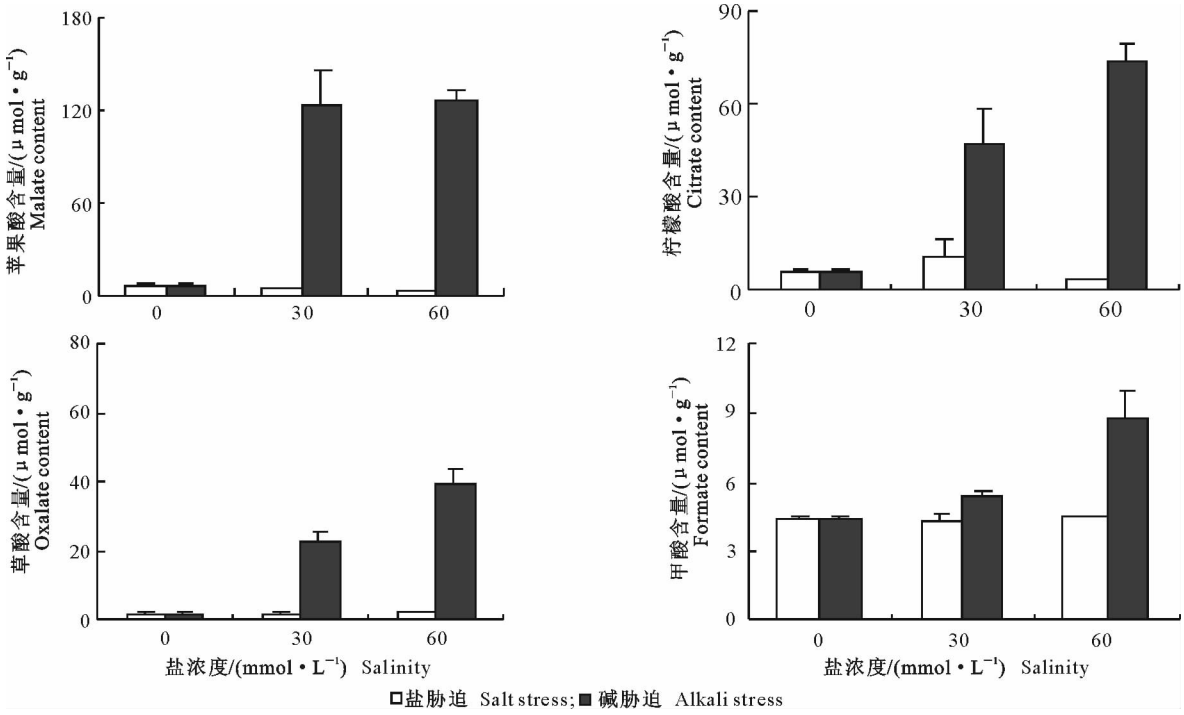

图 6　盐、碱胁迫对小冰麦幼苗根中苹果酸、柠檬酸、草酸、甲酸含量的影响

Fig. 6　Effects of salt and alkali stresses on contents of malate, citrate, oxalate and formate in wheat-wheatgrass roots

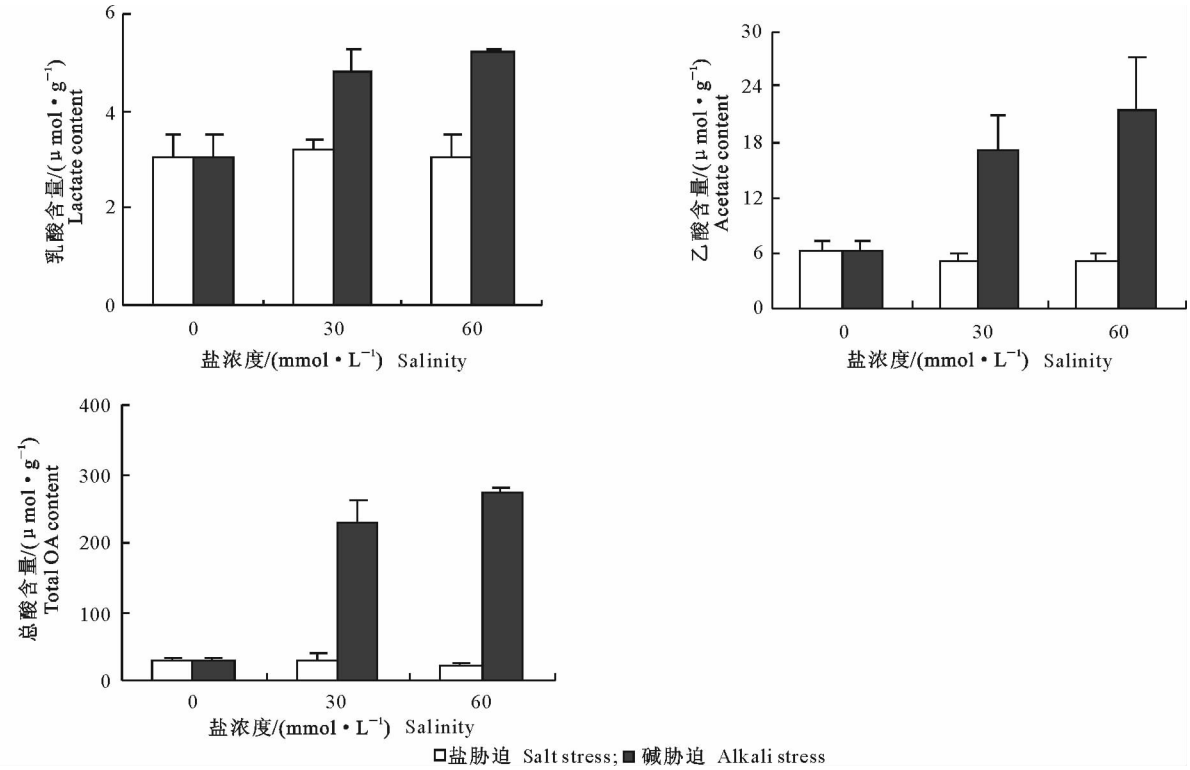

图7 盐、碱胁迫对小冰麦幼苗根中乳酸、乙酸、总酸含量的影响

Fig. 7 Effects of salt and alkali stress on contents of lactate, acetate and total OA in wheat-wheatgrass roots

2.4 盐、碱胁迫下小冰麦幼苗根外 pH 的变化

由图8可知,随着胁迫时间的延长,对照及盐胁迫处理的小冰麦根外 pH 几乎不变,而碱胁迫处理在0~20 h 根外 pH 迅速降低,之后趋于稳定,这说明小冰麦根系可能具有较强的 pH 调节能力。

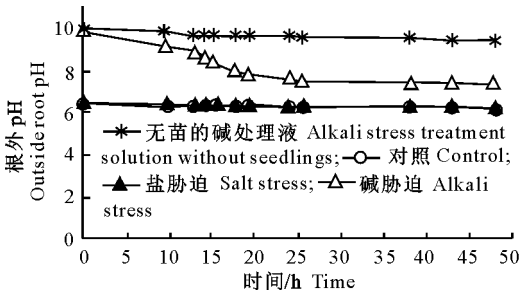

图8 盐碱胁迫下小冰麦幼苗根外 pH 的变化

Fig. 8 Changes in pH of outside roots under salt stress and alkali stress

2.5 盐、碱胁迫对小冰麦幼苗根有机酸分泌的影响

图9显示,在小冰麦根分泌物中可检测到甲酸、乙酸和乳酸3种有机酸;与对照和盐胁迫处理相比,碱胁迫明显促进了小冰麦根系有机酸的分泌,但其分泌量较少,总酸含量不足30 μmol/L。

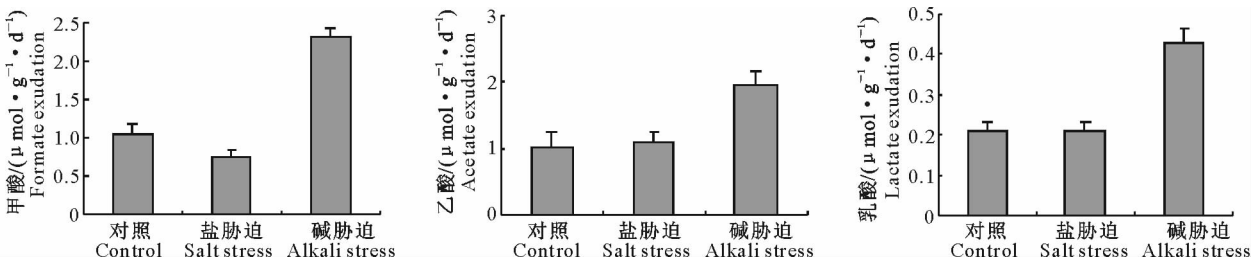

图9 盐、碱胁迫下小冰麦根有机酸的分泌

Fig. 9 Organic acid exudation of wheat-wheatgrass roots under salt and alkali stresses

3 讨 论

3.1 盐、碱胁迫对小冰麦幼苗生长的影响

本研究中,随着胁迫强度的增强,碱胁迫下RGR下降幅度大于盐胁迫,这表明碱胁迫对小冰麦生长的抑制作用大于盐胁迫。盐、碱2种胁迫的危害程度之所以不同,其根本原因就在于二者对植物的作用机制不同。通常认为,盐胁迫主要涉及渗透

胁迫和离子毒害两方面[11-12]，而碱胁迫除了涉及到与盐胁迫相同的致害因素之外，还涉及到高 pH 胁迫。根外高 pH 环境不仅直接作用于根部，危及根系生长、根尖细胞分裂、细胞伸长与分化及细胞结构或膜的稳定性，破坏跨膜电位，干扰根细胞功能及代谢活动，而且还通过造成磷及钙、镁等重要矿质元素的大量沉淀而间接地对植物构成营养胁迫。不仅如此，高 pH 还会导致质子匮缺，破坏或阻碍根细胞跨膜电位的建立，抑制大多数离子的吸收。碱胁迫下小冰麦无机阴离子含量的下降，可能就与根外质子匮缺有关。可见，植物适应碱胁迫的关键可能就在于其如何应对环境的高 pH。因而，为揭示小冰麦的抗碱机理，首先要弄清它在碱胁迫下体内外的 pH 调节机制。

3.2　盐、碱胁迫对小冰麦幼苗茎叶中离子积累的影响

在盐、碱胁迫下，植物通常积累大量的 Na^+[11-12]，而且植物会将大量 Na^+ 区隔到液泡中，使细胞免受毒害，为了防止细胞质脱水，往往在细胞质中积累甜菜碱、脯氨酸、糖、多元醇等低分子质量细胞相容性物质[12]以进行渗透调节。Na^+、K^+ 代谢对植物适应盐渍环境具有重要意义，在盐、碱胁迫下，植物通常在吸收 Na^+ 的同时抑制 K^+ 的吸收[9-12]，高 K^+/Na^+ 选择性是衡量植物耐盐性的重要指标[12]。许多盐生植物 Na^+/K^+ 随胁迫强度的增大而增高[12,16-17]。本研究中，小冰麦茎叶中 Na^+ 含量上升而 K^+ 含量下降，Na^+/K^+ 也随之升高。但 2 种胁迫相比，碱胁迫下 Na^+ 含量及 Na^+/K^+ 值上升幅度和 K^+ 含量下降幅度均大于盐胁迫。小冰麦 Na^+、K^+ 含量的变化特点表明，碱胁迫造成的高 pH 可能干扰了根系选择性吸收 Na^+、K^+ 的能力，导致植物体内 Na^+、K^+ 不平衡；碱胁迫对小冰麦离子积累的干扰明显大于盐胁迫，作者认为，碱胁迫 Na^+、K^+ 含量的变化可能不是作物对渗透胁迫和离子毒害的响应，而是对高 pH 胁迫的特殊响应，这一点值得深入研究。

3.3　有机酸在细胞内外 pH 调节中的作用

机体内环境的 pH 与体内所有可解离或具有可解离基团的溶质有关，是各种无机或有机带电离子平衡的结果。通过对体内各种游离离子的组成、含量及离子或电荷的平衡特点进行分析，就可能揭示出机体稳定自身 pH 的调节机制。

在盐渍条件下，植物体内离子的不平衡主要是由于大量 Na^+ 流入引起的[9-12,15]。在碱胁迫下，植物主要通过吸收无机阴离子（包括 Cl^-、SO_4^{2-}、NO_3^-、$H_2PO_4^-$）或合成有机酸来平衡茎叶中积累的大量阳离子[1]，进而维持 pH 稳定。本试验结果表明，积累有机酸和无机阴离子，可能是小冰麦细胞内 pH 调节的重要途径，盐胁迫小冰麦茎叶中有机酸含量不但不增高反而有所下降，而碱胁迫下有机酸急剧增加，这一结果表明，小冰麦有机酸的积累可能也是对无机阴离子匮缺的响应。在碱胁迫下，由于 Na^+ 大量进入体内而使总正电荷激增；同时，由于根环境中缺少 Cl^-，使茎叶中的负电荷不能如盐胁迫下那样通过增加 Cl^- 而得以补充，加之碱胁迫下另外 3 种无机阴离子含量也明显下降，结果造成体内负电荷严重不足，进而诱导有机酸大量积累来弥补无机负电荷的不足，保持了细胞内 pH 的稳定。这表明，体内积累有机酸可能是小冰麦细胞内 pH 调节的关键所在。

本研究结果表明，柠檬酸和苹果酸是小冰麦茎叶和根中相对含量较高的有机酸，根中草酸含量也较高，而其他有机酸含量则较低，这与藜科盐生植物 *Kochia sieversiana*[1] 和 *Suaeda glauca*[3] 明显不同，它们在碱胁迫下均积累大量草酸，其他有机酸含量极少，几乎不能被检测到。这似乎表明，不同的有机酸在不同科属植物中作用可能不同。根分泌试验结果表明，小冰麦能迅速调节根外 pH。对根分泌有机酸组分进行分析，结果表明，盐胁迫和对照处理小冰麦分泌有机酸很少；而碱胁迫则明显地刺激小冰麦根系分泌甲酸、乙酸和乳酸，但分泌的有机酸浓度不足 30 μmol/L，远远低于调节处理液 pH 的浓度。笔者推测，小冰麦可能还有其他调节根外 pH 的途径。根呼吸释放出的 CO_2、H^+ 及分泌的氨基酸，也可能起到调节根外 pH 的作用。此外，有机酸分泌是否仅仅局限在根表面或皮层内，还有待于进一步研究。

[参考文献]

[1] Chen W, Cui P, Sun H, et al. Comparative effects of salt and alkali stresses on organic acid accumulation and ionic balance of seabuckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) [J]. Industrial Crops and Products, 2009, 30: 351-358.

[2] Yang C, Jianaer A, Li C, et al. Comparison of the effects of salt-stress and alkali-stress on the photosynthetic production and energy storage of an alkali-resistant halophyte [J]. Chloris Virgata, Photosynthetica, 2008, 46: 273-278.

[3] Yang C, Shi D, Wang D. Comparative effects of salt stress and alkali stress on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.) V [J].

Plant Growth Regul,2008b,56:179-190.

[4] Yang C,Wang P,Li C,et al. Comparison of effects of salt and alkali stresses on the growth and photosynthesis of wheat [J]. Photosynthetica,2008,46:107-114.

[5] Yang C,Zhang M,Liu J,et al. Effects of buffer capacity on growth, photosynthesis,and solute accumulation of a glycophyte (wheat) and a halophyte (*Chloris virgata*) [J]. Photosynthetica,2009,47:55-60.

[6] Yang C,Xu H,Wang L,et al. Comparative effects of salt-stress and alkali-stress on the growth,photosynthesis,solute accumulation,and ion balance of barley plants [J]. Photosynthetica,2009,47:79-86.

[7] Shi D C,Yin S J,Yang G H,et al. Citric acid accumulation in an alkali-tolerant plant *Puccinellia tenuiflora* under alkaline stress [J]. Acta Bot Sin,2002,44:537-540.

[8] Shi D C,Wang D. Effects of various salt-alkali mixed stresses on *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag [J]. Plant Soil,2005,271:15-26.

[9] 石德成,盛艳敏,赵可夫.复杂盐碱条件对向日葵胁迫作用主导因素的实验确定[J].作物学报,2002,28(4):461-467.
Shi D C,Sheng Y M,Zhao K F. Dominant acting factors determination for salt and alkali mixed stresses in the seedlings of sunflower [J]. Acta Agronomica Sinica,2002,28(4):461-467. (in Chinese)

[10] 郑慧莹,李建东.松嫩平原盐生植物和盐碱化草地恢复[M].北京:科学出版社,1999:137-138.
Zheng H Y,Li J D. Songnen plain halophytes and saline grassland restoration [M]. Beijing: Science Press,1999:137-138. (in Chinese)

[11] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress [J]. Plant Cell Environ,2002,25:239-250.

[12] Munns R,Tester M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Annu Rev Plant Biol,2008,59:651-681.

[13] 贾娜尔阿汗,杨春武,石德成,等.盐生植物碱地肤对盐碱胁迫的生理响应特点[J].西北植物学报,2007,27(1):79-84.
Jianaer·Ahan,Yang C W,Shi D C,et al. Physiological response of an alkali resistant halophyte *Kochia sieversiana* to salt and alkali stresses [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin,2007,27(1):79-84. (in Chinese)

[14] 杨国会,石德成.甘草对NaCl和Na_2CO_3胁迫的生理响应特点[J].湖北农业科学,2009(5):1187-1191.
Yang G H,Shi D C. Physiological responses of *Glycyrrhiza uralensis* Fisch to NaCl and Na_2CO_3 stresses [J]. Hubei Agricultural Sciences,2009(5):1187-1191. (in Chinese)

[15] Ma J F,Ryan P R,Delhaize E. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids [J]. Trends Plant Sci,2001,6:273-278.

[16] Qu Y G,Zhao K F. Comparative studies on growth and physiological reaction of *Zea mays* under NaCl and Na_2CO_3 stress [J]. Acta Agron Sin,2004,30:334-341.

[17] Qu Y G,Zhao K F. Comparison of the stress effects of NaCl and Na_2CO_3 on *Suaeda salsa*. J [J]. Plant Physiol Mol Biol,2003,29:387-394.

[18] Kingsbury R W,Epstein E,Peary R W. Physiological responses to salinity in selected lines of wheat [J]. Plant Physiol,1984,74:417-423.