

염 환경에서 질소공급에 따른 4종 콩과식물의 성장반응과 무기이온양상의 비교

배정진* · 추연식 · 송승달

경북대학교 생물학과

Comparison of Patterns of Mineral Ions and Growth Responses of 4 Legume Plants by Nitrogen Applications under Saline Conditions

Bae, Jeong-Jin*, Yeon-Sik Choo and Seung-Dai Song

Department of Biology, Kyungpook National University, Daegu, 702-701, Korea

Abstract

We analyzed the patterns of mineral ions and growth responses among symbiotic nitrogen fixing legumes by external nitrogen applications under salt gradients. *Glycine max*, *Phaseolus angularis* and *Albizia julibrissin* showed remarkable growth inhibition above 40 mM NaCl treatments, but *Cassia tora* did not exhibit any visible injury symptom up to 100 mM NaCl treatments. As to ionic pattern, the Na^+ and Cl^- contents in leaves of *G. max*, *P. angularis* and *A. julibrissin* progressively increased with higher contents of external salinity. Compared to other plants, *C. tora* excluded Na^+ more efficiently and maintained rather constant ionic contents in spite of high salt levels. With a few exception, these 4 legume plants exhibited better growth by the external nitrogen supply rather than the contribution of symbiotic nitrogen fixation only under saline condition.

Key words – salt, ionic pattern, four legumes, nitrogen content.

서 론

생태계의 염류화(salinization)현상은 반건조 및 건조 지역에서 특히 많이 발생하며, 지구온난화에 의한 증발량의 증가 및 관개 농업의 확산에 의해 증가하고 있고, 현재 해안 염습지를 포함하여 전 세계 지표면의 10%가 이미 염류화 되었다[14].

염분 환경하에서 대부분의 작물의 생육은 민감하게 저해되고, 염-민감성 종으로 알려진 콩과식물의 경우 고농도

Cl^- 는 잎의 황백화와 광합성 억제를 유발하는 것으로 보고 되었으며[12], 과도한 Na^+ 의 흡수는 K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} 등의 필수원소의 흡수를 억제하고[4], 효소의 구조와 기능을 저해하는 등의 직접적인 독성효과 및 Ca^{2+} 이온과 길항적으로 작용하여 막의 구조와 기능을 파괴하는 것으로 알려지고 있다[6]. 따라서 염분 환경하에서 작물·식물들은 염의 배제, 유입된 염의 배출, 다육화, 구획화 등 다양한 삼투조절 기작을 통해 고염에 대해 능동적으로 대처하게된다[8]. 이와 같은 염분 조절기작은 염분 환경하에서 식물·작물의 성장을 위한 적응의 결과로 간주된다.

본 연구의 목적은 염에 민감한 종으로 알려진 대두(*Glycine max*)에서 보여지는 염 환경하의 성장과 무기이온

*To whom all correspondence should be addressed
Tel : 82-53-950-5348, Fax : 82-53-953-3066
E-mail : jinibae@hanmail.net

의 특성이 대두와 같은 콩아과(Papilionatae)에 속하는 팥(*Phaseolus angularis*), 실거리나무아과(Caesalpinoideae)에 속하는 긴강남차(*Cassia tora*) 그리고 미모사아과(Mimosoideae)에 속하는 목본성인 자귀나무(*Albizia julibrissin*)에서도 동일하게 보여지는 가를 조사하고, 또한 외부적으로 질소를 공급해 준 경우와 질소를 공급하지 않고 근류균과의 공생에 의한 질소고정을 통해서만 질소를 얻을 수 있는 경우로 나누어서 엽분 환경하에서 이들 식물의 생장반응 및 이온양상을 분석함으로써 엽환경에 대한 콩과식물의 내성을 증가시키는 요인과 그 기초적 기구를 밝히는데 있다.

재료 및 방법

생육실험

1) 실험재료

본 실험의 재료는 대표적인 콩과식물인 대두(*Glycine max* Merr. cv. *Eunha*), 팥(*Phaseolus angularis* W.F. WIGHT cv. *chungju*) 그리고 척박한 토양에도 잘 견디고 차로 널리 이용되고 있는 긴강남차(*Cassia tora* L., 통상명: 결명자)와 콩과 중 대표적 목본 관목인 자귀나무(*Albizia julibrissin* DURAZZ.)의 유식물을 이용하였다.

2) 생육조건

크기가 균일한 대두, 팥, 긴강남차 및 자귀나무의 종자를 발아시켜 유효가 3 cm 정도 자랐을 때 균일한 생육 상태의 개체를 선별하여 각각 4개체씩 모래와 질석(3:1)이 혼합된 직경 25 cm의 plastic pot에 이식하였다. 근류균의 접종은 제1엽이 완전히 생성된 후 *Rhizobium* sp.을 포함하는 토양용액의 상층액을 pot 당 100 ml/day 씩 이틀간 공급하였으며, 배양액은 근류균 접종 후 무질소 Hoagland 용액을 200 ml/day 공급하여 자연광하의 온실에서 생육시켰다.

3) 질소, 엽 처리 및 수확

근류균 접종 1주일 후 각 식물 종을 질소구와 무질소구로 나누어, 질소구는 2.5 mM NH_4NO_3 을 공급하였으며, 질소고정에 전적으로 의존하는 무질소구는 질소가 없는 Hoagland 배양액을 공급하였다. 이들 두 그룹을 다시 4개의 엽처리구로 나누어서 0, 10, 40 & 100 mM NaCl 을 포함하는 Hoagland 용액을 매일 200 ml 공급하였고, 2주 간

격으로 3회에 걸쳐 수확하였다.

분석

1) 생장분석

수확한 식물체는 기관별(잎, 줄기, 뿌리)로 분리하여 생량(fresh weight; FW)을 측정하고, 70°C 건조기에서 3일 동안 건조하여 건량(dry weight; DW)을 측정하였으며, 생량과 건량의 차로 수분함량(plant water)을 산출하였다. 기관별 상대생장율(relative growth rate; RGR)은 다음의 식으로 계산하였다.

$$\text{RGR} = (1/W)(dw/dt) = (\ln W_2 - \ln W_1)/(t_2 - t_1)$$

2) 식물체 무기이온 분석

건조된 식물 잎을 분쇄기(UDY cyclone sample mill)로 갈아 균질한 분말로 만든 후 시료 약 0.5 g에 대해 15 ml의 증류수를 넣고 100°C 에서 1시간 증탕한 후, 최종 부피를 25 ml로 맞춰, GF/C filter (pore size 1.2 μm)로 여과하여 추출하였다. 엽 처리후 28일 된 추출액의 무기음이온(Cl^- , NO_3^- , SO_4^{2-})은 IC (Ion chromatograph; Column; Sykam LCA A14; Eluat: 7.5 mM Na_2CO_3 ; Flow rate: 1.5 ml/min)로 분석하였으며, 무기 양이온(K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Na^+)은 ICP (Inductively Coupled Plasma; Jobinyvon 38 plus)에 의해 정량 분석하였다.

3) 식물체 총질소함량 분석

식물체의 총질소함량은 Micro-Kjeldahl법으로 정량 분석하였다. 분말시료 약 50 mg을 Kjeldahl-flask에 넣고 분해촉매제($\text{K}_2\text{SO}_4:\text{CuSO}_4=1:9$)와 황산원액(H_2SO_4) 1 ml을 첨가하여 500~600°C 전기로에서 3시간 동안 분해하고, 증류과정을 거쳐 0.02N H_2SO_4 10 ml에 흡수시키고, 0.02N NaOH로 역적정하여 $\text{NH}_4\text{-N}$ 의 질소함량을 측정하였으며, 총질소함량은 IC에 의해 측정된 $\text{NO}_3\text{-N}$ 을 더한 값으로 하였다.

4) 통계처리

측정치에 대한 통계처리는 one-way ANOVA에 의해 분석하고, Scheffe에 의한 다중테스트($P < 0.05$)를 하였다.

결과 및 고찰

엽 환경하에서 4종 콩과식물의 질소공급(2.5 mM NH_4NO_3)

과 무질소구에서의 지상부·지하부의 건물 함량의 변화는 Table 1과 같다.

염 환경(0, 10, 40, 100 mM NaCl)하에서 이들 4종 콩과식물의 생장은 염 처리 농도가 높아질수록 무질소구의 경우 4종 모두 건물함량이 감소하는 경향을 보였으나 질소공급구는 종간의 뚜렷한 차이를 보였다. 질소공급구에 비해 전적으로 질소고정에 의존하는 식물(대두, 팥, 자귀나무)의 현저한 성장감소는 다량의 Cl⁻에 의한 NO₃⁻와 같은 1가 음이온의 결핍과 염에 의한 근류균의 성장 및 공생기구 발달의 저해로 인한 질소고정활성의 감소가 성장감소를 유발한 것으로 생각된다[1,3,14,17].

대두, 팥, 자귀나무의 경우, 40 mM NaCl 처리구부터는 건물함량이 급격히 감소하기 시작하였으나 긴강남치의 질소공급구의 경우 40 mM NaCl 처리까지는 염에 의한 성장감소를 보이지 않았으며, 100 mM NaCl 처리구에서도 지상부의 건물량이 대조구에 비해 단지 12.8%의 감소를 보여, 비교적 염에 대한 강한 내성을 보였다.

건조와 염 스트레스는 공통적으로 식물체에 수분결핍을 유발하는 것으로 알려져 있는데[7,10], 일반적으로 건조지를 포함하여 척박한 토양에서도 잘 견디는 긴강남치의 경우 다른 식물보다 수분스트레스를 효율적으로 극복하는 것으로 생각된다. 자귀나무의 질소공급구는 저농도 염 처리에 의해 건물생장이 증가하는 양상을 나타내었으나, 40 mM NaCl 이상의 고농도 염 처리에서는 지상부·지하부의 건물생장이 모두 감소하는 양상을 보였다.

염 농도 증가에 따라 대두와 팥의 상대성장률은 서서히 감소하기 시작하여 3차 수확시(처리 42일후)에서는 염에 의한 뚜렷한 스트레스 양상을 보였던 40 mM NaCl 처리부터 염의 상대성장률을 나타내었다. 다소 염 내성을 보였던 긴강남치의 경우 100 mM NaCl 처리구에서도 상대성장률이 증가하는 양상을 나타내었으며, 자귀나무의 질소공급구는 대조구에 비해 높은 상대성장률을 보여 대두 및 팥의 상대성장률 변화와는 대조적인 양상을 나타내었다(Fig. 1).

이들 식물에서 상대성장률의 증가는 아마도 세포막의 견고성으로 인한 독성이온의 선택적 투과성의 증가 및 NaCl 중의 Cl⁻가 생장에 있어 영양원으로 이용된 결과라 여겨진다[10]. Cl⁻는 필수원소로 액포 내의 삼투조절에 있어 중요한 역할을 할 뿐만 아니라 결핍시 위조증상을 나타내는 것으로 알려져 있다[8].

염-민감성 증으로 알려진 대두와 팥의 무질소구는 염의 농도가 증가함에 따라 내부 이온함량이 증가하는 양상을 보였으며, 건물생장의 감소를 보였던 40 mM NaCl 이상의 처리구에서 총이온함량의 급격한 증가(대두의 경우, 100mM NaCl 처리구에서 대조구의 5~7배)를 나타내었으나, 질소를 공급한 4종 콩과식물은 무질소처리구와는 달리 염에 의한 내부 이온함량의 급격한 증가 현상을 보이지 않았으며, 일정한 함량을 유지하였다(Fig. 2).

일반적으로, 식물체 내로 고농도의 Na⁺가 유입되면 K⁺, Ca²⁺와 같은 다른 필수 양이온의 흡수가 제한되고, 과잉 흡수된 이온에 의한 독성현상과 더불어 체내 이온의 불균형이 초래되는 것으로 알려져 있다[4]. 그러나 과도한 Na⁺ 흡수에 의한 K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺와 같은 양이온의 길항적 흡수저해는 관찰되지 않았으며, 이들 이온의 함량도 증가하는 양상을 나타내었다. 이것은 아마 고농도 Na⁺와 Cl⁻에 의한 뿌리세포막의 선택적 투과성의 파괴와 더불어 증산류에 따른 이온들의 수동수송으로 인해 식물체 내로 다량의 이온이 유입된 것으로 생각된다. 잎 내의 과도한 Na⁺는 효소의 구조를 변형시키고 기능을 억제하며, 기공을 폐쇄하여 광합성적 CO₂ 고정을 감소시키며, 또한 Cl⁻ 역시 잎의 황백화와 광합성 저해를 유발하여 식물의 성장을 억제한다는 보고가 있다[2]. 따라서 염 환경하에서 비염생식물인 콩과식물의 성공적 성장과 생존은 고농도의 Na⁺, Cl⁻와 같은 이온의 유입을 뿌리 수준에서 억제하고 지상부로의 이동을 얼마나 효과적으로 배제하는가에 달려있다고 여겨진다.

한편, 염에 의한 성장저해 및 이온불균형 양상을 보였던 무질소구의 대두와 팥은 염의 농도가 증가함에 따라 총질소함량(특히 단백질성질소)의 감소 및 아미노산의 점진적인 증가양상을 보여주었으나 염에 대해 비교적 강한 내성을 보였던 긴강남치는 대조구에 비해 무질소 100 mM NaCl 처리구에서 총질소함량이 증가(1.7배)하는 양상을 나타내었다(Fig. 3).

염분 환경하의 식물은 Proline과 같은 아미노산 함량을 증가시켜 염분스트레스를 대처하는 것으로 알려져 있으며, Arg, Lys, His, Gly 및 Ser과 같은 단백질성 아미노산, citrulline과 ornitine같은 비단백질성 아미노산 그리고 Gln과 Asn같은 아마이드 화합물을 많이 축적하는 것으로 알려져 있다[13,15].

염의 농도가 더욱 증가하게 되면 단백질이 파괴되고, 단

Table 1. Changes of dry weights (g DW/plant ; means±SD) of shoots (stems and leaves) and roots of four legume plants treated with 0, 10, 40 and 100 mM NaCl at the presence of N supply (0 and 2.5 mM NH₄NO₃) at the 3rd harvest (42 days after treatments)

Plant species	Nitrogen	NaCl (mM)	Leaf	Stem	Root
<i>G. max</i>	N-Free	0	1.49±0.04 ^a	1.76±0.03 ^a	0.74±0.02 ^a
		10	0.84±0.01 ^b	1.44±0.01 ^b	0.50±0.01 ^b
		40	0.23±0.01 ^c	0.92±0.08 ^c	0.19±0.01 ^c
		100	0.14±0.01 ^c	0.65±0.07 ^c	0.12±0.01 ^c
	N-Supply	0	2.07±0.03 ^a	2.13±0.03 ^b	1.62±0.04 ^a
		10	2.16±0.01 ^a	2.70±0.04 ^a	1.32±0.03 ^a
		40	0.77±0.03 ^b	1.74±0.08 ^c	0.49±0.02 ^b
		100	0.44±0.02 ^b	1.32±0.05 ^d	0.17±0.01 ^b
<i>P. angularis</i>	N-Free	0	1.46±0.07 ^a	1.15±0.05 ^a	0.65±0.03 ^a
		10	1.04±0.07 ^b	1.11±0.07 ^a	0.76±0.05 ^a
		40	0.36±0.04 ^c	0.39±0.11 ^b	0.22±0.02 ^b
		100	0.05±0.01 ^d	0.19±0.17 ^c	0.12±0.02 ^b
	N-Supply	0	1.07±0.05 ^a	1.41±0.03 ^a	1.66±0.05 ^a
		10	1.37±0.05 ^a	1.59±0.03 ^a	1.71±0.06 ^a
		40	0.25±0.01 ^b	0.51±0.06 ^b	0.30±0.02 ^b
		100	0.11±0.01 ^b	0.14±0.03 ^c	0.09±0.01 ^b
<i>C. tora</i>	N-Free	0	0.32±0.02 ^a	0.26±0.01 ^a	0.19±0.01 ^a
		10	0.25±0.01 ^a	0.16±0.01 ^b	0.17±0.01 ^a
		40	0.19±0.02 ^a	0.12±0.01 ^b	0.08±0.01 ^a
		100	0.19±0.04 ^a	0.14±0.03 ^b	0.08±0.02 ^a
	N-Supply	0	0.78±0.02 ^a	0.93±0.02 ^a	0.56±0.01 ^a
		10	0.82±0.05 ^a	0.85±0.06 ^{ab}	0.50±0.03 ^a
		40	0.65±0.05 ^a	0.63±0.04 ^{bc}	0.29±0.02 ^b
		100	0.78±0.08 ^a	0.71±0.07 ^c	0.26±0.03 ^b
<i>A. Julibrissin</i>	N-Free	0	0.16±0.01 ^a	0.08±0.00 ^a	0.15±0.01 ^a
		10	0.12±0.01 ^a	0.06±0.01 ^a	0.10±0.01 ^b
		40	0.05±0.02 ^b	0.03±0.01 ^b	0.04±0.01 ^c
		100	0.03±0.01 ^b	0.02±0.01 ^b	0.02±0.01 ^c
	N-Supply	0	0.10±0.01 ^c	0.10±0.01 ^c	0.04±0.01 ^d
		10	0.25±0.03 ^b	0.14±0.02 ^b	0.11±0.01 ^c
		40	0.44±0.05 ^a	0.23±0.03 ^a	0.21±0.02 ^a
		100	0.33±0.02 ^{ab}	0.14±0.01 ^b	0.16±0.01 ^b

For each plant parts, statistically significant differences between treatments are denoted with different superscript letters beside SD (tested with a one-way ANOVA, multiple range test after Scheffe; P<0.05).

염 환경에서 질소공급에 따른 4종 콩과식물의 성장반응과 무기이온양상의 비교

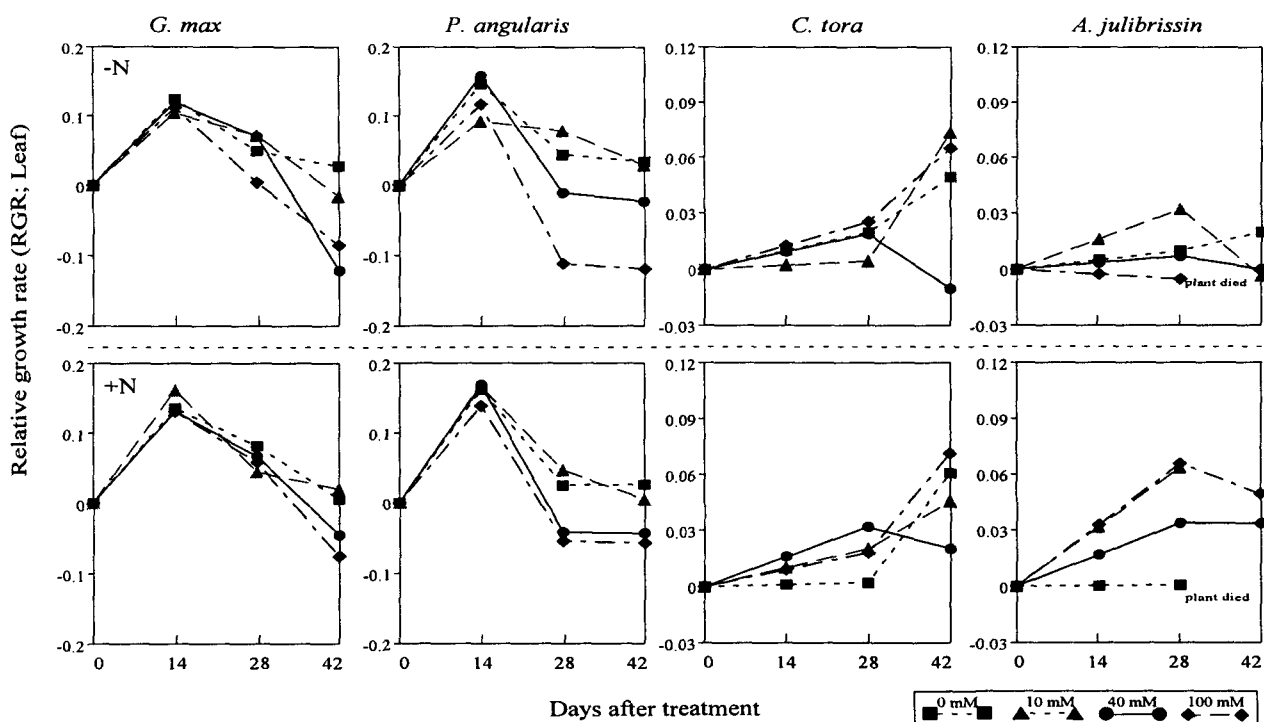


Fig. 1. Changes of leaf relative growth rate (RGR) of four legume plants treated with 0, 10, 40 and 100 mM NaCl at the presence of nitrogen supply (0 and 2.5 mM NH_4NO_3).

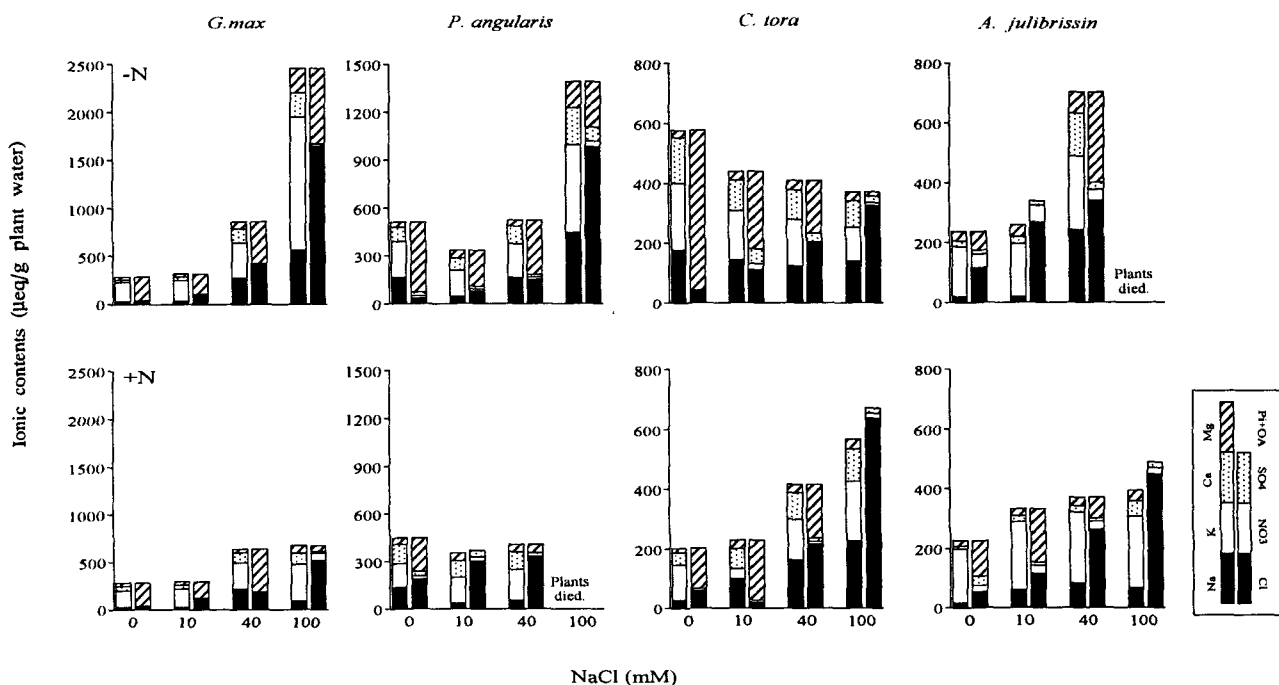


Fig. 2. Changes of ionic contents ($\mu\text{eq/g}$ plant water) in leaves of four legume plants treated with 0, 10, 40 and 100 mM NaCl at the presence of nitrogen supply (0 and 2.5 mM NH_4NO_3) at the 2nd harvest (28 days after treatments).

Appendix 1. Analysis of variance ionic contents ($\mu\text{eq/g}$ plant water) by nitrogen supply and salt concentration Letters denote significant differences between plant species according to nitrogen supply (0 and 2.5 mM NH_4NO_3) (tested with a one-way ANOVA, multiple range test after Scheffe; $P < 0.05$).

Plant species	Nitrogen	NaCl (mM)	Na	K	Ca	Mg	Cl	NO ₃	SO ₄
<i>G. max</i>	N-Free	0	c	b	c	c	c	a	b
		10	c	b	c	c	bc	a	b
		40	b	b	b	b	b	a	b
		100	a	a	a	a	a	a	a
	N-Supply	0	c	c	b	b	c	b	bc
		10	c	c	b	b	bc	b	b
		40	a	b	a	b	b	b	c
		100	b	a	a	a	a	a	a
<i>P. angularis</i>	N-Free	0	b	b	b	b	b	b	b
		10	c	b	b	b	b	b	b
		40	b	b	b	b	b	b	b
		100	a	a	a	a	a	a	a
	N-Supply	0	a	b	a	a	b	b	b
		10	b	ab	a	a	a	a	a
		40	c	a	a	a	a	b	b
		100	ND						
<i>C. tora</i>	N-Free	0	a	a	a	b	c	c	c
		10	b	b	b	ab	c	a	a
		40	c	bc	b	a	b	bc	b
		100	bc	c	b	ab	a	b	b
	N-Supply	0	d	b	c	b	c	bc	d
		10	c	c	b	a	c	c	c
		40	b	b	a	a	b	b	b
		100	a	a	a	a	a	a	a
<i>A. Julibrissin</i>	N-Free	0	b	b	b	b	b	a	b
		10	b	b	b	b	a	a	ab
		40	a	a	a	a	a	a	a
		100	ND						
	N-Supply	0	c	a	c	c	c	a	a
		10	b	a	b	bc	c	a	c
		40	a	a	b	ab	b	a	c
		100	b	a	a	a	a	a	b

*ND; Not determined.

염 환경에서 질소공급에 따른 4종 콩과식물의 성장반응과 무기이온양상의 비교

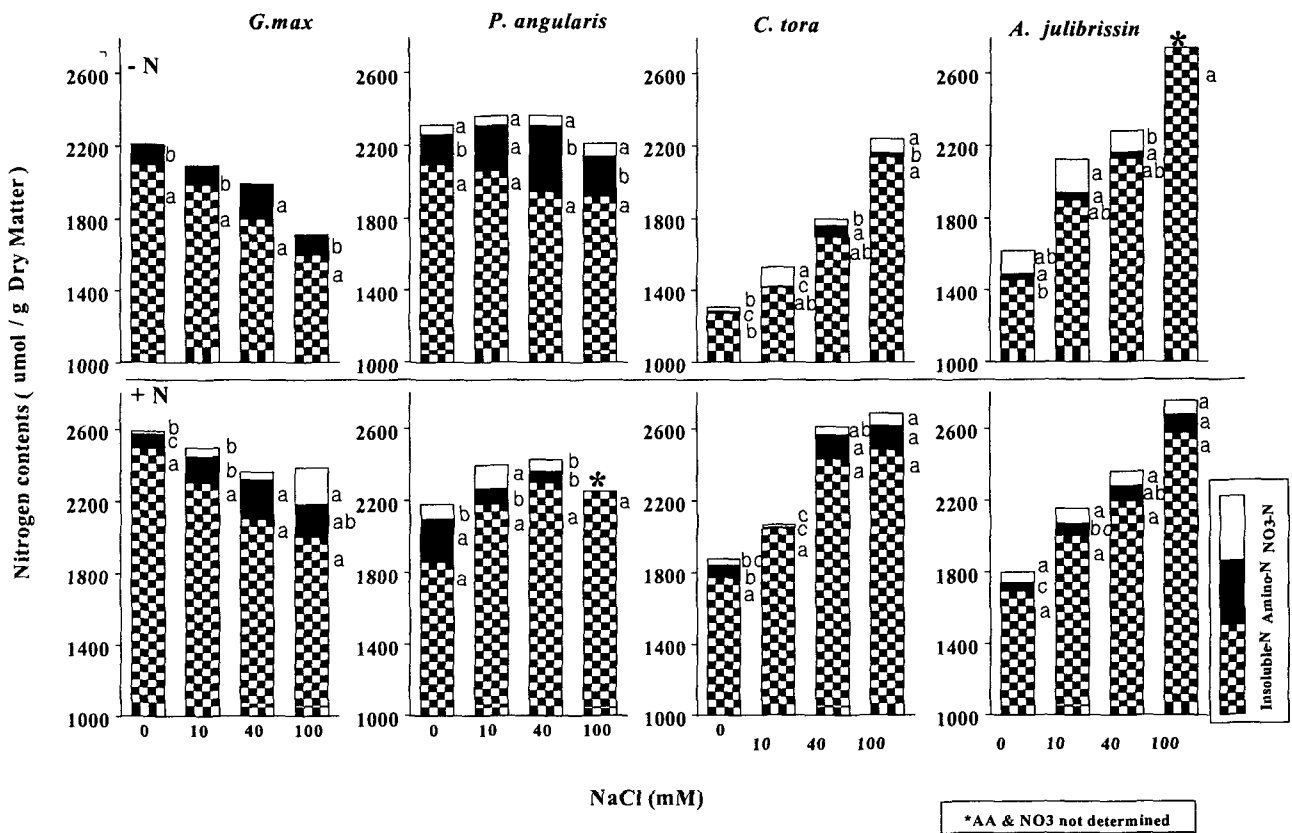


Fig. 3. Changes of total nitrogen contents ($\mu\text{M/g DW}$) in leaves of four legume plants treated with 0, 10, 40 and 100 mM NaCl at the presence of nitrogen supply (0 and 2.5 mM NH_4NO_3) at the 2nd harvest (28 days after treatments).

For each plant parts, statistically significant differences between treatments are denoted with different superscript letters beside SD (tested with a one-way ANOVA, multiple range test after Scheffe; $P < 0.05$).

백질 합성이 저해됨으로써 총질소함량의 감소가 수반된다 [11]. 건조와 고온 스트레스에 의해 만들어지는 heat-shock 단백질처럼 염 농도 증가에 따른 특정 유전자 발현과 3~6 시간 이내의 스트레스성 단백질 유도가 알려져 있는데 [5], 긴강남차와 자귀나무의 경우도 이러한 스트레스성 단백질의 합성 가능성을 배제할 수 없으며, 또한 polyamine이 방 어물질로 작용하는지에 관한 새로운 연구가 진행되어질 것으로 기대된다.

이상의 결과를 요약하면, 긴강남차는 40 mM NaCl 이상의 염처리구에서도 뚜렷한 성장저해를 보이지 않았으며, 대두, 팥, 자귀나무에 비해 염분 스트레스에 대해 다소 내성을 가지는 것으로 조사되었으며, 공생적 질소고정에 전적으로 의존하는 식물보다 외부에서 질소를 공급한 경우 4종 콩과식물은 체내 일정한 이온함량을 유지하였다.

결론적으로 4종 콩과식물에서 부가적인 질소공급은 특정이온 및 고농도 염에 의한 독성효과를 완화시킴으로써 염에 대한 내성을 증가시키는 것으로 생각된다.

요 약

공생적 질소고정에 의해서 생장에 필요한 질소를 공급 받는 콩과식물이 염분 스트레스하에서 보이는 성장반응 및 무기이온 양상을 규명하기 위해 대표적인 콩과식물 4종 (대두, 팥, 긴강남차, 자귀나무)을 질소고정균을 접종한 다음, 무질소구와 질소공급구(2.5 mM NH_4NO_3)로 나누어서 0, 10, 40 및 100 mM NaCl을 처리하였으며, 식물의 성장반응 그리고 무기이온 및 총질소함량을 정량적으로 분석하였다. 대두, 팥 및 자귀나무의 경우, 40 mM NaCl 이상의

염처리에 의해 현저한 생장저해를 보였으나, 긴강남차는 100 mM NaCl 까지 정상적인 생장을 보였다. 무기이온에 대해서도 대두, 팥 및 자귀나무는 현저한 생장저해현상을 보였던 40 mM NaCl 이상의 처리구에서는 과도한 Na⁺ 및 Cl⁻이온의 축적양상을 보였으나, 긴강남차의 경우 염 농도의 증가에도 불구하고 체내 일정한 무기이온함량을 유지하였다. 4종 콩과식물은 공생적 질소고정에 전적으로 의존하는 식물보다 외부에서 질소를 공급한 경우 체내 일정한 이온함량을 유지하였다. 질소양상에 있어, 대두와 팥은 염 농도가 증가함에 따라 총질소함량이 점차 감소한 반면 긴강남차와 자귀나무는 염 구배에 따라 총질소함량(특히 불용성질소)이 점차 증가하는 양상을 보였다. 대두와 팥에서 총질소함량은 감소하였지만 아미노산 함량은 증가하여 높은 가용성/불용성 질소비를 나타내었다. 다소 예외는 있지만 조사된 4종 콩과식물에서 부가적인 질소공급은 생장의 증가는 물론 특정이온 및 고농도 염에 의한 독성효과를 완화시킴으로써 염에 대한 내성을 증가시키는 것으로 생각된다.

감사의 글

본 연구는 한국과학재단 목적기초연구 (R01-2000-000-00066-0) 지원에 의해 부분적으로 수행되었음.

참 고 문 헌

- Alston, A. M. and R. D. Graham. 1982. The influence of soil nitrogen status and previous crop on nitrogen fixation (acetylen reduction) in barrel medic, *Medicago trunculata* Gaern. *Aust. J. Soil Sci.* **27**, 462-469.
- Bernstein, L. 1975. Effects of salinity and sodicity on plant-growth. *Amer. Rev. Phytopathol.* **13**, 295-312.
- Bekki, A., J. C. Trinchant and J. Rigaud. 1987. Nitrogen fixation (C₂H₄ reduction) by *Medicago* nodules and bacteroids under sodium chloride stress. *Plant Physiol.* **74**, 72-76.
- Boursiner, P. and A. Lauchli. 1990. Growth responses and mineral nutrient relations of salt-stressed sorghum. *Crop Sci.* **30**, 1226-1233.
- Clase, B., R. Dekeyser, M. Van den Bulcke, M. Van Montagu and A. Caplan. 1990. Characterization of rice gene showing organ-specific expression in response to salt stress and drought. *Plant Cell* **2**, 19-27.
- Epstein, E., D. W. Rains and O. E. Elzam. 1963. Resolution of dual mechanism of potassium absorption by barley roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **49**, 684-692.
- Greenway, H. and R. Munns. 1980. Mechanism of salt tolerance in nonhalophytes. *Annu. Rev. Plant physiol.* **31**, 149-190.
- Kreeb, K. 1974. Pflanzen an der Salzstandorten. *Naturwissenschaften* **61**, 337-343.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. pp. 396-404, 2nd eds., Academic Press Inc., London.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. pp. 657-680. 2nd eds., Academic Press Inc., London.
- Pessaraki, M., J.T. Huber and T.C. Tucker. 1989. Protein synthesis in green beans under salt stress conditions. *J. of Plant Nutrition* **12**, 115-21.
- Poljakoff-Mayber, A. and J. Gale. 1975. Morphological and anatomical changes in plants as a response to salinity stress. In: *Plants in saline environments*, pp. 97-117, In Poljakoff-Mayber, A. and J. Gale (eds.), Springer-Verlag, Berlin.
- Rabe, E. 1994. Altered nitrogen metabolism under environmental stress conditions. In: *Plant and crop stress*, pp. 261-276, In Pessaraki, M. (eds.), Marcel Dekker, New York.
- Singleton, P. W. and B. Bohool. 1984. Effect of salinity on nodule formation by soybean. *Can. J. Plant Sci.* **61**, 231-239.
- Smirnoff, N. 1995. Environment and plant metabolism, pp. 270, Bios, Oxford.
- Szabolcs, I. 1989. Salt-Affected Soils, pp. 120-143, CRC Press, Boca Raton, FL.
- Torres, B. C. and F. E. Bingham. 1973. Salt tolerance of Mexican wheat. Effect of NO₃⁻ and NaCl on mineral nutrition, growth and grain production of four wheats. *Soil Science Society of American Proceedings* **37**, 711-715.

(Received May 9, 2003; Accepted August 6, 2003)