

不同阴离子对二色补血草盐腺Na⁺分泌速率的影响

杨剑超¹, 丁烽^{1,2}, 吴蕊蕊¹, 袁芳¹, 王宝山^{1,*}

¹山东师范大学生命科学学院逆境植物重点实验室, 济南250014; ²山东轻工业学院食品与生物工程学院, 济南250355

摘要: 本文以二色补血草(*Limonium bicolor*)为实验材料, 用Hoagland营养液和200 mmol·L⁻¹ NaCl、NaBr、NaNO₃溶液分别处理12 h, 测定二色补血草盐腺的Na⁺分泌速率、叶片Na⁺含量和MDA (丙二醛)含量以及质膜透性, 并利用非损伤微测技术探索可能与盐腺相关的转运蛋白, 以探讨不同阴离子对二色补血草盐腺分泌Na⁺的作用及其可能原因。结果表明: 在NaCl处理12 h时二色补血草叶片Na⁺分泌速率达到最大, 然后逐渐下降; 不同钠盐处理下叶片Na⁺分泌速率为NaCl>NaBr=NaNO₃>Hoagland, 而叶片Na⁺含量为NaBr>NaCl>NaNO₃>Hoagland; 不同盐处理下叶片质膜透性和MDA含量无显著性差异; 利用Na-K-Cl共转运体专一性抑制剂bumetanide处理发现Na⁺分泌速率显著降低。这些结果表明Na-K-Cl共转运体可能参与盐腺分泌Na⁺。

关键词: 阴离子; 二色补血草; 盐腺; Na⁺分泌; 非损伤微测技术

Effects of Different Anions on Na⁺ Secretion Rate of Salt Glands in the Leaves of *Limonium bicolor*

YANG Jian-Chao¹, DING Feng^{1,2}, WU Rui-Rui¹, YUAN Fang¹, WANG Bao-Shan^{1,*}

¹Key Lab of Plant Stress Research, College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan 250014, China; ²School of Food and Bioengineering, Shandong Polytechnic University, Jinan 250355, China

Abstract: Exo-recretohalophyte *Limonium bicolor* was treated with Hoagland's solution (control), 200 mmol·L⁻¹ NaCl, NaBr and NaNO₃ for 12 h, respectively. In order to examine the effects of different anions on Na⁺ secretion ability and to elucidate possible reasons, the salt secretion rate of salt glands, Na⁺ content, MDA content, and the plasma membrane permeability were determined. Plasmalemma transporters such as Na-K-Cl co-transporter was investigated using the Scanning Ion-selective Electrode Technique (SIET). The results showed that Na⁺ secretion rates of salt glands in *Limonium bicolor* leaves significantly increased with time and reached the highest values at 12 h and then gradually declined. Na⁺ secretion rates of salt glands in *Limonium bicolor* leaves under different salt treatments were NaCl>NaBr=NaNO₃>Hoagland, but Na⁺ contents in leaves were NaBr>NaCl>NaNO₃>Hoagland. Moreover, there were no significant differences in leaf plasma membrane damage and MDA contents among different treatments. The Na⁺ secretion rate significantly reduced by treating salt glands with Na-K-Cl co-transporter inhibitor bumetanide. These results suggested that the Na-K-Cl co-transporter is possibly involved in the process of Na⁺ secretion of salt glands.

Key words: anions; *Limonium bicolor*; salt glands; Na⁺ secretion; Scanning Ion-selective Electrode Technique (SIET)

高盐渍环境会对大部分植物造成损害, 也是植物生长的主要限制因素, 引起生长损害及产量减少(Munns等1999)。在长期进化中, 自然界中许多植物进化出不同的机制来适应盐渍环境(Kobayashi等2007)。盐腺就是泌盐盐生植物中进化出应对盐胁迫的唯一可见的特殊排盐结构, 可以将植物体多余的盐分从地上部分排出体外, 减少盐离子特别是Na⁺对植物的损害, 如二色补血草等(赵可夫和范海2005)。所以研究盐生植物的泌盐机制, 将其应用于作物改良, 对于提高作物对盐渍环

境适应性具有重要意义。

许多研究表明, 盐腺对离子的分泌速率可以有效地反映出耐盐植物的盐离子外排机制(Marcum 2006)。不同植物的盐腺除了结构上的不同外, 在功能上也各不相同, 其中之一就表现在对离子的选择性不同(Kobayashi等2007)。在无叶怪柳

收稿 2012-02-06 修定 2012-03-08

资助 国家自然科学基金(30870138, 31070158)和国家支撑计划项目(2009BADA7B05)。

* 通讯作者 (E-mail: bswang@sdu.edu.cn; Tel: 0535-86180197)。

(*Tamarix aphylla*)中,对离子的选择性表现在二价阳离子>单价阳离子(Berry 1970);在海乳草(*Glauco-maritime*)中, $\text{Na}^+ > \text{K}^+ > \text{Ca}^{2+}$;在海石竹(*Armeria maritima*)中, $\text{K}^+ > \text{Ca}^{2+} > \text{Na}^+$ (Rozema等1981)。禾本科植物的两细胞盐腺,则多偏向分泌 Na^+ (Pollak和Waisel 1970; Wieneke等1987)。研究结果表明在二色补血草中,盐腺对离子的选择性为 $\text{Ca}^{2+} > \text{Na}^+ > \text{Mg}^{2+} > \text{K}^+$ (韩军丽2001),也有研究表明二色补血草对 Na^+ 的分泌速率远大于 K^+ (Ding等2009)。

盐腺不仅对各离子的分泌选择性不同,而且在盐腺分泌过程中,不同盐分阳离子之间也相互影响。对獐毛属(*Aeluropus*)植物的研究发现, K^+ 部分抑制 Na^+ 分泌,而 Na^+ 对 K^+ 分泌的抑制更强; Ca^{2+} 则促进 K^+ 分泌, Ca^{2+} 与 Na^+ 相互抑制,但 Ca^{2+} 对 Na^+ 的抑制作用更强(Pollak和Waisel 1970);对盖氏虎尾草(*Rhodes grass*)的研究发现 Na^+ 显著减少 K^+ 的分泌,而 K^+ 对 Na^+ 的分泌则无明显现象(Kobayashi等2007);对二色补血草的研究也发现, Ca^{2+} 的加入可以提高 Na^+ 的分泌速率(Ding等2010)。

Berry (1970)认为阴离子的组分也影响阳离子分泌的含量。韩军丽(2001)对二色补血草进行研究发现, Br^- 、 SO_4^{2-} 和 HCO_3^- 均抑制 Na^+ 分泌, Cl^- 相对促进 Na^+ 的分泌。但是不同阴离子影响盐腺分泌 Na^+ 的途径和原因尚不清楚。

利用代谢抑制剂如氰化钾、叠氮化钠、氟化钠、亚硫酸盐等,低浓度时可以轻度地促进盐腺分泌,高浓度则对盐腺产生明显的抑制作用,所以认为盐腺的分泌是一个消耗能量的主动过程。目前盐腺的分泌理论主要有两个假说,分别是盐腺分泌是囊泡介导胞饮的相反过程(Ziegler和Luttge 1967)以及盐腺的分泌作用类似动物液流运输系统(Levering和Thomson 1971)。这两个假说都认为,盐腺离子选择性与细胞质膜、液泡膜以及内膜系统上的离子转运体和通道蛋白相关。

近年来研究发现:参与 Na^+ 外排的跨膜转运蛋白主要包括植物质膜的 Na^+/H^+ 逆转运体与 Na-K-Cl 离子共转运体($\text{Na-K-Cl co-transporter}$, NKCC)。 Na^+/H^+ 逆转运体的活性依赖于质膜内外的pH梯度,中性阴离子只是作为平衡离子,对 Na^+/H^+ 逆转运体活性并无影响(Shi等2002)。NKCC的阴离子选择性为 $\text{Cl}^- > \text{NO}_3^- > \text{Br}^-$,并且 Cl^- 可以增强NKCC转运活

性,促进阳离子转运(Miyamoto等1986)。根据上述盐腺的阴离子分泌具有较强的 Cl^- 选择性,推测NKCC可能参与了双子叶植物盐腺的泌盐过程。为此本实验以二色补血草为材料,进一步研究了 Cl^- 、 Br^- 和 NO_3^- 三种阴离子对盐腺 Na^+ 分泌速率的影响,同时利用NKCC的抑制剂bumetanide处理二色补血草,并利用非损伤微测技术(Scanning Ion-selective Electrode Technique, SIET)测定盐腺的 Na^+ 外排速率,以期证明NKCC是否参与盐腺泌盐过程。

材料与方 法

1 材料的培养和处理

二色补血草(*Limonium bicolor* L.)种子采自黄河三角洲盐碱地。挑选籽粒饱满的种子播种于盛有细砂的塑料盆中。用去离子水浇灌,萌发后改用1/2Hoagland (pH=5.7)营养液浇灌,温室的昼夜温度为 $(25 \pm 3)^\circ\text{C}/(15 \pm 3)^\circ\text{C}$,每天光照15 h,光强为 $(800 \pm 100) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,相对湿度为60%~70%。

待幼苗长出第5片真叶时,将大小一致的第5片真叶剪下,测量叶面积,然后洗净吸干后将叶柄插入充满处理液的培养皿中,培养皿用封口膜封口,黑暗处理一定时间用于测定泌盐速率等指标。

2 二色补血草叶面积测定

叶面积的测量参照方法(王家保等2003)。将完整的叶片取下,在坐标纸上绘出并剪下与叶片完全一致的图形纸面积为 $S (\text{cm}^2)$,称出其重量 $G (\text{g})$;由于单位面积标纸面积 $S' (\text{cm}^2)$ 可以精确称量 $G' (\text{g})$,所以,叶面积 $S (\text{cm}^2) = G \times (S'/G')$ 。

3 叶片盐腺 Na^+ 分泌速率及叶片中 Na^+ 含量的测定

分泌物中 Na^+ 含量的测定参照韩军丽(2001)的方法。用新毛笔蘸着双蒸水充分冲洗叶片上表面并收集冲洗液,定容至5 mL,用火焰光度计(Flame Photometer 410, Sherwood)测定 Na^+ 浓度。每次测定后用双蒸水冲洗叶表面并用吸水纸吸干将叶片再次插入培养皿准备下次测定。

测定 NaCl 处理下 Na^+ 分泌速率变化情况时,处理液分别采用Hoagland和200 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 溶液,于3、6、9、12、24和36 h后进行测定。

测定不同阴离子对 Na^+ 分泌的影响时,培养皿

中的处理液分别采用Hoagland, 200 mmol·L⁻¹ NaCl, 200 mmol·L⁻¹ NaBr, 200 mmol·L⁻¹ NaNO₃溶液, 达到最大分泌速率后进行测定。

叶片中Na⁺含量的测定, 将叶片烘干后磨至粉末状, 加入10 mL双蒸水, 沸水浴5 h后取溶液用火焰光度计测定Na⁺浓度并根据叶片的干重计算出叶片中的Na⁺含量[mmol·g⁻¹ (DW)] (Matsushita和Matoh 1991)。

4 非损伤微测检测盐腺Na⁺分泌净流

用镊子小心地夹住二色补血草叶片边缘, 将叶片背面的表皮缓慢撕下, 接触空气面朝上放在盛有缓冲液的培养皿中, 分离好的叶片下表皮先放入测试液中稳定5 min, 用NKCC专一性抑制剂1 mmol·L⁻¹ bumetanide处理45 min。叶片下表皮非损伤微电极对Na⁺进出盐腺细胞的速率进行测定。

非损伤微测(SIET)技术测定Na⁺浓度和流速系统由旭月(北京)科技有限公司提供。Na⁺选择性微电极前端灌充有15~25 μm选择性的钠离子的液态交换剂(LIX) (Sodium Ionophore II-cocktail A, No. 71178; Fluka, Buchs SG, Switzerland), 其后灌充有10 mm左右的电解液柱(250 mmol·L⁻¹ NaCl)。将电极固定器(EHB-1; World Precision Instruments)上的Ag/AgCl丝从电极后面插入, 使其与电解液接触。接地参比电极(DRIFREF-2; World Precision Instruments)为固体电极。Na⁺选择性微电极校正能斯特斜率53~65 mV/decade, 校正液是Na⁺浓度为0.05、0.1和1 mmol·L⁻¹的缓冲液。

5 叶片质膜透性的测定

采用Evans blue染色法, 将第5片叶完整的剪下, 完全浸没在0.1% Evans blue染液(W/V)中, 抽真空2次, 每次5 min, 再静置30 min (真空环境)。随后用双蒸水冲洗叶片3次, 每次15 min。对结果进行拍照(Wright等2000), 并利用Nikon显微镜分析软件NIS Elements分析蓝色细胞像素面积和视野叶片像素面积:

相对死细胞率(%)=蓝色细胞像素面积/视野叶片像素面积×100。

6 叶片MDA含量的测定

分别取不同处理植株叶片0.4 g (第5片叶), 加少许石英砂和2 mL 0.1% TCA, 研磨成匀浆, 再用3 mL 0.1% TCA进一步研磨。在提取液中加入5 mL

0.5% 硫代巴比妥酸溶液, 沸水浴10 min, 4 500×g离心15 min, 取上清液测定532 nm和600 nm波长下的吸光度。按以下公式计算MDA含量:

$$\text{MDA含量}[\text{mmol}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})]=\Delta A\times N/155\times W$$

式中 ΔA 为 A_{532} 和 A_{600} 的差; N为上清液总体积; 155为1 mmol·L⁻¹三甲川(反应产物)在532 nm的吸收系数; W为称取植物材料的鲜重(林植芳等1984)。

7 数据分析

数据分析采用SPSS软件对实验数据进行统计分析并进行t检验, 其中, 以 $P<0.05$ 时为差异显著。

实验结果

1 叶片盐腺Na⁺分泌速率随着处理时间的延长先升高后降低

为了确定盐腺泌盐的最佳时间, 分析了200 mmol·L⁻¹ NaCl处理下盐腺泌盐速率随时间的变化。从图1可以看出, 随着处理时间的延长, 叶片盐腺Na⁺分泌速率逐渐升高, 12 h分泌速率达到最大, 12 h到36 h叶片盐腺Na⁺分泌速率逐渐降低。处理12 h时叶片盐腺Na⁺的分泌速率分别为处理3 h和6 h时的1.8倍和1.6倍, 差异显著; 为处理24 h和36 h时的1.9倍和3.7倍, 差异也显著。所以, 以下实验均以12 h为最适处理时间。

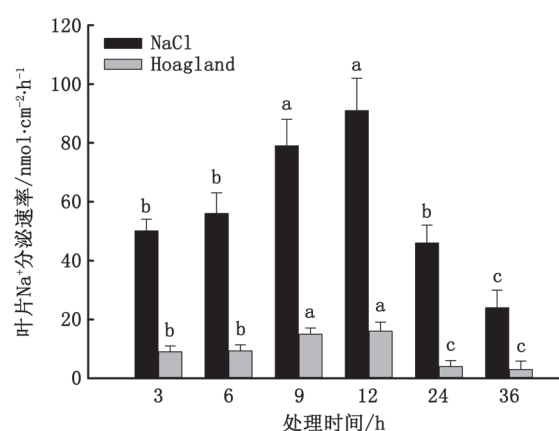


图1 200 mmol·L⁻¹ NaCl处理不同时间对二色补血草叶片盐腺Na⁺分泌速率的影响

Fig.1 Effects of treatment time on Na⁺ secretion rates of *Limonium bicolor* leaves under 200 mmol·L⁻¹ NaCl treatment

图中数据为5个重复的平均值±SE, 不同字母代表同一处理不同处理时间的差异显著水平($P<0.05$)。

2 NaCl、NaBr和NaNO₃处理对叶片盐腺Na⁺分泌速率和叶片Na⁺含量的影响

为了探讨不同阴离子对叶片盐腺Na⁺分泌速率的影响,分析了在200 mmol·L⁻¹ NaCl、NaBr和NaNO₃溶液中叶片盐腺Na⁺分泌速率(图2)。相同大小的叶片在不同盐处理下,Na⁺分泌速率均显著增加,NaCl、NaBr和NaNO₃分别为对照的6.9倍、6.3倍和6.2倍;NaCl处理后Na⁺分泌速率显著高于NaBr和NaNO₃处理,而NaBr和NaNO₃处理之间Na⁺分泌速率没有显著差异。

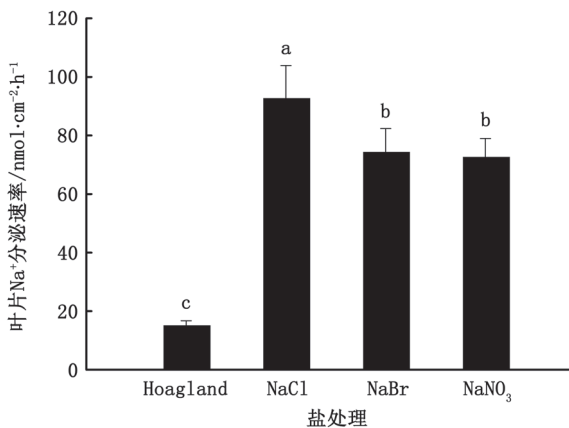


图2 NaCl、NaBr和NaNO₃(200 mmol·L⁻¹)盐处理对二色补血草叶片盐腺Na⁺分泌速率的影响

Fig.2 Effects of NaCl, NaBr and NaNO₃(200 mmol·L⁻¹) treatments on Na⁺ secretion rates of salt glands in *Limonium bicolor* leaves

图中数据为5个重复的平均值±SE,不同字母代表不同处理间的差异显著水平($P < 0.05$),以下各图同。

那么,不同盐处理下叶片Na⁺分泌速率增加是否叶片Na⁺含量有关?图3表明,相同大小的叶片在不同盐处理下Na⁺含量都比对照显著增加,但NaBr处理叶片Na⁺含量最高,分别为NaCl、NaNO₃、Hoagland营养液处理的1.6倍、2.2倍和2.7倍,NaCl处理时叶片Na⁺含量分别为Hoagland和NaNO₃处理时的1.7倍和1.4倍,说明相同浓度钠盐处理下叶片Na⁺分泌速率增加与阴离子种类有关,而与叶片Na⁺含量无关。

3 Bumetanide处理对二色补血草盐腺Na⁺分泌速率的影响

前人结果证明NKCC的阴离子选择性为Cl⁻>NO₃⁻>Br⁻(Miyamoto等1986),而相同浓度(200 mmol·L⁻¹)NaCl、NaBr和NaNO₃处理下叶片Na⁺分泌速率为

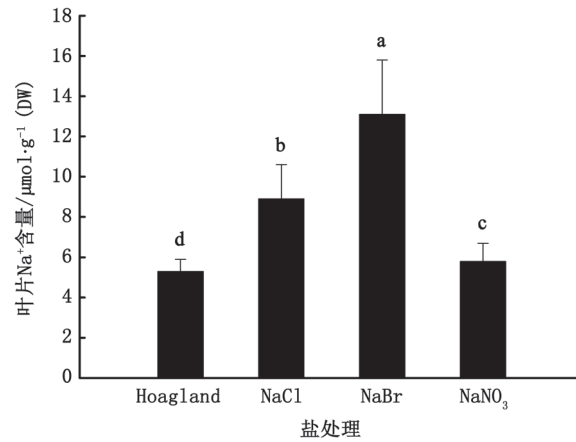


图3 NaCl、NaBr和NaNO₃(200 mmol·L⁻¹)盐处理对二色补血草叶片Na⁺含量的影响

Fig.3 Effects of NaCl, NaBr and NaNO₃(200 mmol·L⁻¹) treatments on Na⁺ contents of *Limonium bicolor* leaves

NaCl>NaBr=NaNO₃>Hoagland,而叶片Na⁺含量为NaBr>NaCl>NaNO₃>Hoagland,表明NKCC可能参与盐腺泌盐过程。为此,我们利用非损伤微测技术结合抑制剂实验,发现施加NKCC专一性抑制剂bumetanide后,Na⁺分泌净流降低为未处理前的27.5%,差异极显著(图4)。说明bumetanide严重抑制了二色补血草盐腺Na⁺外排,NKCC参与盐腺离子分泌过程。

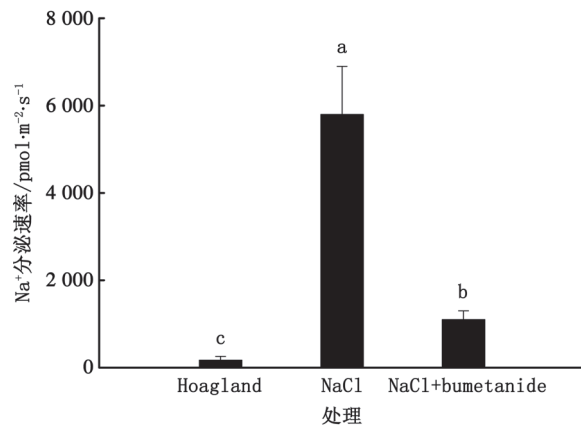


图4 Bumetanide处理对二色补血草盐腺Na⁺速率的影响

Fig.4 Effects of bumetanide treatments on Na⁺ secretion from salt gland of *Limonium bicolor*

4 NaCl、NaBr和NaNO₃处理对叶片MDA含量和质膜透性的影响

为了验证不同盐处理下叶片Na⁺分泌速率增加是否由于叶片死亡及细胞质膜透性所致,分析

了叶片MDA含量并对叶片进行Evans blue染色。从图5可以看出, Hoagland营养液、200 mmol·L⁻¹ NaCl、NaBr和NaNO₃处理之间叶片MDA含量无显著性差异, 虽然盐处理下质膜透性比对照有所增加, 但是处理之间没有明显差异(图6中箭头为死细胞, 显示蓝色), 并且统计细胞死亡率发现各处理组之间没有显著性差异, 都维持在1%左右(图7), 说明相同浓度Na⁺盐处理下下叶片Na⁺分泌速率增加与活性氧引发的膜脂过氧化(通过MDA指标反映)无关, 也与叶片细胞死亡无关, 而主要是取决于盐腺的分泌能力。

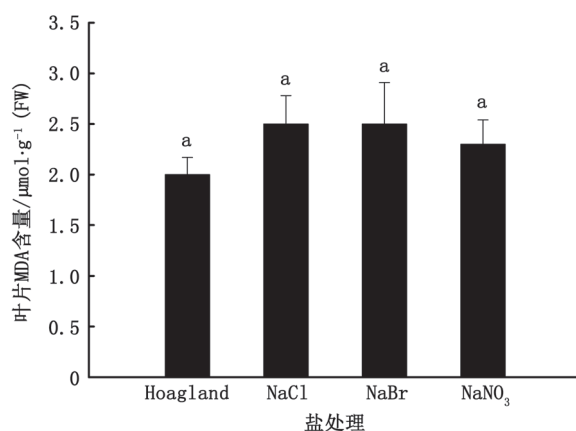


图5 NaCl、NaBr和NaNO₃(200 mmol·L⁻¹)处理对二色补血草叶片MDA含量的影响

Fig.5 Effects of NaCl, NaBr and NaNO₃(200 mmol·L⁻¹) treatments on MDA contents of *Limonium bicolor* leaves

讨 论

根据图1, 可以观察到二色补血草盐腺泌盐过程存在一定的滞后期, 而该时期以后分泌速率呈S型上升。滞后期的机理不明, Hill (1967a)推测其可能与离子泵合成的诱导相关。我们采用对二色补血草第5片真叶进行溶液处理的方法研究了NaCl处理下盐腺泌盐速率的时间过程, 发现Na⁺分泌速率前6 h内无显著变化, 6~12 h之间Na⁺分泌速率逐渐升高, 12 h达到最大, 这与前人报导的分泌速率的过程曲线基本一致(Hill 1967b)。Na⁺分泌速率的延迟升高可能是膜运输蛋白的合成发生在滞后期所致, 也可能叶片在黑暗条件下通过叶柄对离子的吸收、运输并最后通过盐腺分泌出去也需要一定时间。在6~12 h期间盐腺分泌速率随着盐处理时

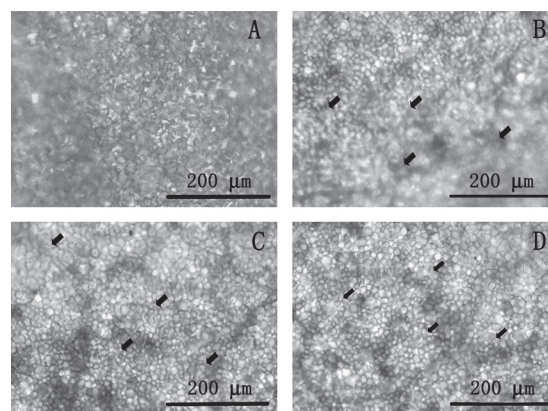


图6 NaCl、NaBr 和NaNO₃(200 mmol·L⁻¹)处理对二色补血草叶片质膜透性(Evans blue染色)的影响

Fig.6 Effects of NaCl, NaBr and NaNO₃(200 mmol·L⁻¹) treatments on plasmalemma permeability (Evans blue staining) of *Limonium bicolor* leaves

各图片的处理条件如下, A: Hoagland; B: NaCl; C: NaBr; D: NaNO₃。箭头指示死细胞区域。

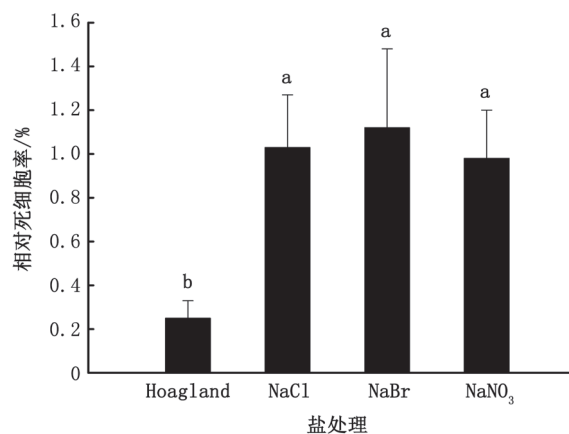


图7 NaCl、NaBr 和NaNO₃(200 mmol·L⁻¹)处理对二色补血草叶片相对死细胞率(Evans blue染色)的影响

Fig.7 Effects of NaCl, NaBr and NaNO₃(200 mmol·L⁻¹) treatments on relative cell death rates (Evans blue staining) of *Limonium bicolor* leaves

间的增长而增强, 然后在24 h和36 h时Na⁺分泌速率显著降低, 推测可能是由于参与离子转运的蛋白活性降低所致, 具体原因有待进一步研究。

在本实验中, 相同浓度NaCl处理时叶片盐腺Na⁺分泌速率显著高于NaBr处理, 而NaBr处理时叶片中Na⁺含量明显高于NaCl处理。这表明Br⁻处理相比于Cl⁻处理来说, 不仅促进叶片对Na⁺的吸收, 还抑制Na⁺的分泌, 所以Cl⁻促进了Na⁺的分泌, 这与

韩军丽(2001)关于同一卤族阴离子对 Na^+ 分泌速率影响很大的结果相一致。而相同浓度下 NaCl 处理时叶片 Na^+ 含量与 Na^+ 分泌速率均显著高于 NaNO_3 处理。说明 NO_3^- 处理抑制了叶片对 Na^+ 的吸收,可能正是由于植株吸收的 Na^+ 少,导致 Na^+ 分泌速率也相对较低。相比之下, Br^- 处理比 NO_3^- 处理促进叶片对 Na^+ 的吸收,而两种处理下 Na^+ 的分泌速率却无显著性差异,表明 NO_3^- 处理比 Br^- 处理时盐腺具有更高的 Na^+ 分泌效率。 NaCl 、 NaBr 和 NaNO_3 处理对叶片MDA含量和质膜透性的影响均无显著影响,说明 Cl^- 、 Br^- 和 NO_3^- 三种阴离子对叶片质膜的伤害程度相当,对 Na^+ 分泌速率的影响不是由于胁迫,而是由于离子本身所引起的。

鉴于本次实验结果在 Cl^- 处理下二色补血草泌 Na^+ 能力最强,结果与NKCC的离子选择性较一致(Gagnon等2007)。目前植物中已经克隆拟南芥的NKCC,但只研究了其阳离子选择性 $\text{Na}^+=\text{K}^+>\text{Rb}^+$ (Colmenero-Flores等2007)。而在动物细胞中有研究表明不同阴离子可能与 Cl^- 结合位点相结合,从而影响NKCC的转运功能:Geck等(1980)用 Br^- 取代外界环境中的 Cl^- ,转运体只能发挥很少作用;Miyamoto等(1986)发现在外界绝对缺乏 Cl^- 情况下 NO_3^- 支持NKCC发挥少量作用,但在外界存在一定的 Cl^- 时, NO_3^- 反而抑制NKCC的作用。植物中NKCC的功能可能也会受到 Br^- 和 NO_3^- 等阴离子的影响。在本实验中相同浓度下 NaCl 处理时叶片盐腺 Na^+ 分泌速率显著高于 NaBr 和 NaNO_3 处理,说明用 Br^- 和 NO_3^- 取代了溶液中的 Cl^- 后,相对于 Cl^- , Br^- 和 NO_3^- 对二色补血草盐腺 Na^+ 的分泌都有不同程度的抑制作用,这与 Br^- 、 NO_3^- 离子对于NKCC的影响相符合。同时本实验也利用NKCC专一性抑制剂bumetanide处理二色补血草叶片,发现处理后盐腺分泌能力降低,所以NKCC很有可能是参与双子叶植物盐腺离子分泌的重要转运体,但对于具体作用机理还需进一步的深入研究。

参考文献

- 韩军丽(2001). 二色补血草叶片盐腺的功能及其泌盐机理的探讨 [硕士论文]. 济南: 山东师范大学
- 林植芳, 李双顺, 林桂珠, 孙谷畴, 郭俊彦(1984). 水稻叶片的衰老与超氧化物歧化酶活性及脂质过氧化作用的关系. 植物学报, 26(6): 605~615
- 王家保, 林秋金, 叶水德, 卢业凌(2003). 5种测量热带果树单叶面积的方法研究. 热带农业科学, 20(1): 121~130
- 赵可夫, 范海(2005). 盐生植物及其对盐渍生境的适应生理. 北京: 科学出版社, 39~40
- Berry WL (1970). Characteristics of salts secreted by *Tamarix aphylla*. Am J Bot, 57(10): 1226~1230
- Colmenero-Flores JM, Martinez GGG, Vazquez N, Iglesias DJ, Brumos J, Talon M (2007). Identification and functional characterization of cation-chloride cotransporters in plants. Plant J, 50(2): 278~292
- Ding F, Chen M, Sui N, Wang BS (2010). Ca^{2+} significantly enhanced development and salt-secretion rate of salt glands of *Limonium bicolor* under NaCl treatment. S Afr J Bot, 76(1): 95~101
- Ding F, Song J, Ruan Y, Wang B (2009). Comparison of the effects of NaCl and KCl at the roots on seedling growth, cell death and the size, frequency and secretion rate of salt glands in leaves of *Limonium sinense*. Acta Physiol Plant, 31(2): 343~350
- Gagnon KBE, Adragna NC, Fyffe REW, Lauf PK (2007). Characterization of glial cell K-Cl cotransport. Cell Physiol Biochem, 20(1-4): 121~130
- Geck P, Pietrzyk C, Burckhardt BC, Pfeifferl B, Heinz E (1980). Electrically silent cotransport of Na^+ , K^+ and Cl^- in Ehrlich cells. BBA-Biomembranes, 600(2): 432~447
- Hill AE (1967a). Ion and water transport in *limonium*: I. Active transport by the leaf gland cells. BBA-Biomembranes, 135(3): 454~460
- Hill AE (1967b). Ion and water transport in *limonium*: II. Short-circuit analysis. BBA-Biomembranes, 135(3): 461~465
- Kobayashi H, Masaoka Y, Takahashi Y, Ide Y, Sato S (2007). Ability of salt glands in Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) to secrete Na^+ and K^+ . Soil Sci Plant Nutr, 53(6): 764~771
- Levering CA, Thomson WW (1971). The ultrastructure of the salt gland of *Spartina foliosa*. Planta, 97(3): 183~196
- Marcum KB (2006). Use of saline and non-potable water in the turf-grass industry: Constraints and developments. Arg Water Manage, 80(1-3): 132~146
- Matsushita N, Matoh T (1991). Characterization of Na^+ exclusion mechanisms of salt-tolerant reed plants in comparison with salt-sensitive rice plants. Physiol Plantarum, 83(1): 170~176
- Miyamoto H, Ikehara T, Yamaguchi H, Hosokawa K, Yonezu T, Masuya T (1986). Kinetic mechanism of the Na^+ , K^+ , Cl^- cotransport as studied by Rb^+ influx into HeLa cells: effects of extracellular monovalent ions. J Membrane Biol, 92(2): 135~150
- Munns R, Cramer GR, Ball MC (1999). Interactions between rising CO_2 , soil salinity and plant growth. In: Luo Y, Mooney HA, Saugier B (eds). Carbon Dioxide and Environmental Stress. 1st ed. London: Academic Press, 139~167
- Pollak G, Waisel Y (1970). Salt secretion in *Aeluropus litoralis* (Willd.) Parl. Ann Bot, 34: 879~888
- Rozema J, Gude H, Pollak G (1981). An ecophysiological study of the salt secretion of four halophytes. New Phytol, 89(4): 201~217
- Shi H, Quintero FJ, Pardo JM, Zhu JK (2002). The putative plasma membrane Na^+/H^+ antiporter SOS1 controls long-distance Na^+ transport in plants. Plant Cell, 14(2): 465~477
- Wieneke J, Sarwar G, Roeb M (1987). Existence of salt glands on leaves of Kallar grass (*Leptochloa fusca* L. Kunth.). J Plant Nutr, 10(7): 805~819
- Wright KM, Duncan GH, Pradel KS, Carr F, Wood S, Oparka KJ, Santa Cruz S (2000). Analysis of the *N* gene hypersensitive response induced by a fluorescently tagged tobacco mosaic virus. Plant Physiol, 123(4): 1375~1386
- Ziegler H, Lutge U (1967). Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. II. Die Lokalisierung des Chlorids. Planta, 74(1): 1~17