

# 盐胁迫下外源水杨酸对菊花根系离子含量和 ATPase 及 PPase 活性的影响

郭春晓, 郑成淑\*, 谢红英, 徐 瑾, 马海燕

(山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东农业大学作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

**摘 要:** 采用水杨酸 (SA) 叶面喷施法, 研究了 NaCl 胁迫下外源 SA 对菊花根系  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  含量以及根系质膜 ATPase、液泡膜 ATPase 和 PPase 活性的影响。结果表明, 盐胁迫增加了菊花根系中  $\text{Na}^+$  的含量而减少了  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  的含量, 而外源 SA 处理减少了  $\text{Na}^+$  的含量并增加了  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  的含量。NaCl 胁迫下菊花根系质膜 ATPase、液泡膜 ATPase 和 PPase 活性均明显下降, 外源 SA 处理减小了盐胁迫引起的质膜 ATPase、液泡膜 ATPase 和 PPase 活性的下降幅度, 而且在胁迫 10 d 时, 外源 SA 处理的根系质膜 ATPase、液泡膜 ATPase 和 PPase 活性分别比 NaCl 处理提高了 17.67%、16.47% 和 18.65%。说明盐胁迫下外源 SA 可以通过诱导质子泵活性来提高菊花根系对  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  的吸收和减少对  $\text{Na}^+$  的吸收, 从而缓解盐胁迫对菊花植株的伤害程度。

**关键词:** 菊花; 盐胁迫; 水杨酸; 离子吸收; 质子泵活性

**中图分类号:** S 682.1<sup>+</sup>1

**文献标识码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2011) 06-1167-06

## Effects of Exogenous Salicylic Acid on Ion Content, Activities of ATPase and PPase of the Roots in Chrysanthemum Under Salt Stress

GUO Chun-xiao, ZHENG Cheng-shu\*, XIE Hong-ying, XU Jin, and MA Hai-yan

(College of Horticulture Science and Technology, Shandong Agricultural University; State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018, China)

**Abstract:** The effects of salicylic acid (SA) on the content of  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  and  $\text{Mg}^{2+}$  and activities of plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase, tonoplast  $\text{H}^+$ -ATPase and  $\text{H}^+$ -PPase of roots of chrysanthemum under salt stress were studied with the methods of spraying exogenous SA on leaves of chrysanthemum. The results showed that salt stress increased the contents of  $\text{Na}^+$ , but reduced the contents of  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  of the roots of chrysanthemum. Exogenous SA treatment decreased  $\text{Na}^+$  contents, increased  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  and  $\text{Mg}^{2+}$  contents in the roots of chrysanthemum under salt stress conditions. The activities of plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase, vacuolar  $\text{H}^+$ -ATPase and  $\text{H}^+$ -PPase of the roots of chrysanthemum decreased respectively under the salt stress, but exogenous SA treatments inhibited the scopes of decreasing of the activities. And at 10th day after stress treatments, they increased by 17.67%, 16.47% and 18.65% respectively in SA treated plants compared with those in NaCl treated plants. These results indicated that

收稿日期: 2010 - 11 - 03; 修回日期: 2011 - 05 - 04

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目 (2011BAD11B01; 2011BAD11B02)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: zcs@sdau.edu.cn)

exogenous SA may alleviate the damage of chrysanthemum seedlings from salt stress via improvement activities of proton pump of root systems and increasing of contents of  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  and  $Mg^{2+}$ , but decreasing contents of  $Na^+$  in the roots of chrysanthemum and then reduce damage from salt stress.

**Key words:** chrysanthemum; salt stress; salicylic acid; ions content; proton pump activity

土壤盐渍化是影响农业生产以及生态环境的一个全球性问题。盐分对植物伤害的机制之一是体内过高的  $Na^+$ 、 $Cl^-$  所引发的离子毒害效应, 同时影响植物对  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  等其他营养元素的吸收, 引起离子平衡失调 (Tester & Davenport, 2003; 贾亚雄 等, 2009)。植物根系对盐分离子的吸收、运输和外排过程中离子驱动酶 (质子泵), 如质膜 ATPase、液泡膜 ATPase 和液泡膜 PPase 起着重要作用。质膜 ATPase 为吸收  $K^+$  和通过  $Na^+/H^+$  反向运输排出  $Na^+$  提供质子驱动力, 液泡膜 ATPase 和 PPase 则为盐离子集中于液泡中提供动力, 它们协同维持胞质 pH 的稳定。因此, 质子泵活性与植物耐盐性关系密切 (史庆华 等, 2004)。

水杨酸 (SA) 是植物体内普遍存在的酚类化合物, 不仅参与调节植物的许多生理过程, 如植物开花、种子发芽、气孔关闭、离子吸收等, 还是一种重要的胞内信号分子 (Horváth et al., 2007), 能诱导提高植物对真菌、细菌和病毒等生物胁迫及重金属、低温、热激和盐害等非生物胁迫的抗性 (Larkindale & Knight, 2002; Metwally et al., 2003; Stevens et al., 2006)。

目前我国切花菊的生产主要在设施内进行。由于设施内的灌水次数频繁, 蒸腾量大, 土壤盐分又不能及时随雨水流失或淋溶到土壤深层中, 使土壤含盐量增加, 严重影响菊花的生产和品质 (Feng et al., 2010)。但国内外关于菊花盐胁迫响应机理的研究少见报道。本研究中以切花菊品种 ‘神马’ 幼苗为试材, 分析盐胁迫下外源 SA 对菊花根系  $Na^+$ 、 $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  吸收以及根系质膜  $H^+$ -ATPase、液泡膜  $H^+$ -ATPase 和  $H^+$ -PPase 活性的影响, 探讨 SA 诱导菊花耐盐响应的生理机制, 为利用 SA 解决设施生产中盐害和培育抗盐菊花品种提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料和处理

试验于 2010 年 3—7 月在山东农业大学园艺站温室进行。材料选用切花菊品种 ‘神马’ (*Dendranthema grandiflora* ‘Shenma’)。

取生根苗定植于盛有石英砂的塑料盆中 (1 盆 1 株), 在温室中预培养 10 d 后, 挑选生长一致、长势良好的植株, 清洗干净, 分为两部分: 一部分用  $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  SA 溶液均匀喷施叶片的正、反面, 以不滴液为度, 另一部分喷施蒸馏水。隔 24 h, 连喷两次后, 把喷施 SA 溶液和喷施蒸馏水植株的一半用含有  $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 的营养液浇灌基质作为盐胁迫处理 (营养液从塑料盆下部渗漏为止)。处理期间每隔 1 天用含有 NaCl 的溶液 (对照不含 NaCl) 浇透 1 次。共设 4 个处理: 对照: 叶片喷水, 根部浇不含 NaCl 营养液; NaCl: 叶片喷水, 根部浇含有 NaCl 营养液; SA + NaCl: 叶片喷 SA, 根部浇 NaCl 营养液; SA: 叶片喷 SA, 根部浇不含 NaCl 营养液。试验采用完全随机设计, 每处理 20 盆, 重复 3 次。

于盐胁迫处理后 0、2、4、6、8 和 10 d 测定根系  $Na^+$ 、 $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  含量, 并于胁迫后 10 d, 收获菊花根系, 取幼根鲜样测定酶活性。

## 1.2 $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{Mg}^{2+}$ 含量的测定

每种样品经 105 °C 杀青 5 min 后, 于 70 ~ 80 °C 烘箱中烘干至恒质量, 磨碎过筛 (30 目) 后各称取 500 mg 置于消煮管中, 加入  $\text{HNO}_3\text{-HClO}_4$  (4:1) 10 mL, 摇匀, 封口, 放置过夜后进行消化。消煮管口加小漏斗, 置于电热板上, 缓慢升温至约 400 °C, 持续加热至白烟冒尽, 此时溶液接近无色, 蒸近干, 取下稍冷, 加约 5 mL 超纯水, 再加热整除余酸, 冷却, 过滤到 50 mL 容量瓶。用超纯水反复多次冲消煮管、漏斗和滤纸, 并将洗液转入容量瓶中, 定容到 50 mL, 摇匀, 待测。用原子吸收分光光度计测定  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 和  $\text{Mg}^{2+}$ 含量。

## 1.3 质膜 $\text{H}^+$ -ATPase、液泡膜 $\text{H}^+$ -ATPase 和 $\text{H}^+$ -PPase 活性测定

质膜和液泡膜微囊的提取参照何龙飞等 (2001) 的方法, 并作了改良。测定所有操作过程均在 0 ~ 4 °C 下进行。取 10 g 幼根, 加入 2 倍 ( $\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ ) 体积预冷的研磨提取缓冲液, 冰浴研磨。研磨液经 4 层纱布过滤, 8 000  $\times$  g 离心 20 min。取上清液, 置于不连续蔗糖梯度, 经离心 2.5 h。分别取 15% ~ 33% 梯度间和 33% ~ 45% 梯度间的两层界面处离心沉淀物各 5 mL。将 15% ~ 33% 梯度间取出物用梯度离心缓冲液 ( $\text{HEPES-Tris}$  20  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ , pH 7.5, EDTA 5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ , EGTA 0.5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 稀释至 2 倍体积, 而 33% ~ 45% 梯度间取出物再加 3 倍体积的梯度离心缓冲液至 4 倍体积。震荡混匀后 10 000  $\times$  g 离心 1 h。弃上清液。沉淀用 0.5 mL 悬浮液悬浮, 即分别得液泡膜和质膜微囊。-70 °C 保存。

质膜  $\text{H}^+$ -ATPase 活性的测定参照郝鲁宁和余叔文 (1992) 的方法。0.5 mL 反应体系中含  $\text{HEPES-Tris}$  (pH 6.5) 30  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,  $\text{MgSO}_4$  3  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,  $\text{KCl}$  50  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,  $\text{NaN}_3$  5  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,  $\text{NaMoO}_4$  1  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  和 0.03% Triton X-100、膜蛋白 10 ~ 20  $\mu\text{g}$ 。用 50  $\mu\text{L}$  30  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  ATP-Tris (pH 7.5) 启动反应, 37 °C 下反应 30 min, 用钼酸铵—硫酸终止反应, 加入 10% 抗坏血酸试剂显色 40 min。在 660 nm 波长比色。由于质膜 ATPase 对  $\text{Na}_3\text{VO}_4$  敏感, 酶活性测定时用加  $\text{Na}_3\text{VO}_4$  2.5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的反应体系作参比, 并用未加  $\text{Na}_3\text{VO}_4$  所测得的酶活性减去参比活性所得差值表示质膜  $\text{H}^+$ -ATPase 活性。用  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  作标准曲线, 酶活性用单位时间内单位酶蛋白水解无机磷的量表示。每处理重复 3 次, 取平均值。

液泡膜  $\text{H}^+$ -ATPase 活性测定参照何龙飞等 (2001) 的方法。0.5 mL 反应体系中含  $\text{HEPES-Tris}$  (pH 7.5) 30  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,  $\text{MgSO}_4$  3  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,  $\text{KCl}$  50  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,  $\text{NaN}_3$  0.5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,  $\text{Na}_3\text{VO}_4$  0.1  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、钼酸铵 0.1  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、膜蛋白 10 ~ 20  $\mu\text{g}$ , 用 50  $\mu\text{L}$  30  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  ATP-Tris (pH 7.5) 启动, 37 °C 恒温水浴反应 30 min, 用 55% TCA 50  $\mu\text{L}$  终止。由于液泡膜  $\text{H}^+$ -ATPase 对  $\text{KNO}_3$  敏感, 酶活性测定时以添加  $\text{KNO}_3$  50  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的反应体系作对照, 并以未加  $\text{KNO}_3$  所测得的酶活性减去对照所得差值表示液泡膜  $\text{H}^+$ -ATPase 的活性。酶反应过程及活性测定与质膜  $\text{H}^+$ -ATPase 相同。

液泡膜  $\text{H}^+$ -PPase 活性的测定参照何龙飞等 (2001) 的方法。0.5 mL 反应体系中含  $\text{HEPES-Tris}$  (pH 8.0) 60  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $\text{MgSO}_4$  3  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $\text{KCl}$  100  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、EDTA 0.5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $\text{NaN}_3$  0.5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $\text{Na}_3\text{VO}_4$  0.1  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、钼酸铵 0.5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、膜蛋白 10 ~ 20  $\mu\text{g}$ 、用 50  $\mu\text{L}$  30  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  焦磷酸钠 (pH 8.0) 启动反应, 37 °C 恒温水浴反应 30 min, 用 55% TCA 50  $\mu\text{L}$  终止。酶反应过程及活性测定与质膜  $\text{H}^+$ -ATPase 基本相同。

## 1.4 数据统计

测得的数据用 SPSS 统计软件进行相关性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 盐胁迫下外源 SA 对菊花根系离子含量的影响

由图 1 可知, NaCl 处理的菊花根系  $\text{Na}^+$  含量比对照显著增加; 而 SA + NaCl 处理的则比 NaCl 处理的显著减少, 在盐胁迫 10 d 时减少 27.13%。盐胁迫下根系  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  含量均不同程度的减少, 但 SA + NaCl 处理的比 NaCl 处理的下降幅度减少, 在胁迫 10 d 时 SA + NaCl 处理的分别比 NaCl 处理的提高 37.70%、16.44% 和 20.54%。

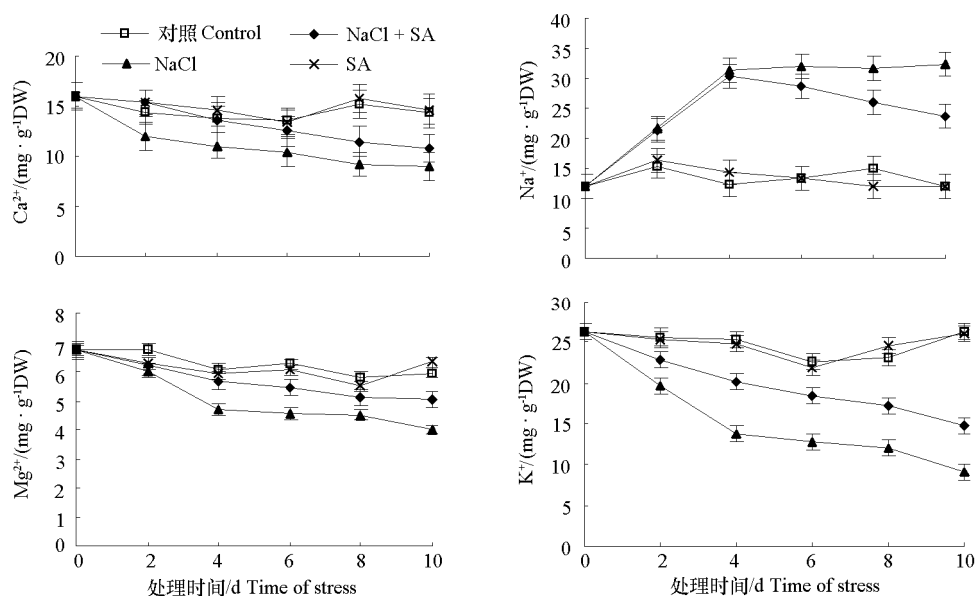


图 1 盐胁迫下外源 SA 对菊花根系离子含量的影响

Fig. 1 Effects of exogenous SA on contents of ions in the roots of chrysanthemum under salt stress

### 2.2 盐胁迫下外源 SA 对菊花根系质膜 $\text{H}^+$ -ATPase、液泡膜 $\text{H}^+$ -ATPase 和 $\text{H}^+$ -PPase 活性的影响

从表 1 可知, 盐胁迫下菊花根系质膜  $\text{H}^+$ -ATPase、液泡膜  $\text{H}^+$ -ATPase 和  $\text{H}^+$ -PPase 活性与对照相比分别下降了 20.76%、16.02% 和 24.91%, 而 SA + NaCl 处理的质膜  $\text{H}^+$ -ATPase、液泡膜  $\text{H}^+$ -ATPase 和  $\text{H}^+$ -PPase 活性比 NaCl 处理分别增加了 17.67%、16.47% 和 18.65%。说明盐胁迫下形成跨膜质子电化学梯度的关键酶均受到抑制, 而外源 SA 处理诱导质膜  $\text{H}^+$ -ATPase、液泡膜  $\text{H}^+$ -ATPase 和  $\text{H}^+$ -PPase 等酶活性显著增加。

相关性分析结果表明, 菊花根系质膜  $\text{H}^+$ -ATPase、液泡膜  $\text{H}^+$ -ATPase 和  $\text{H}^+$ -PPase 活性分别与根系  $\text{Na}^+$  的相关系数  $r$  分别为 -0.967, -0.983 和 -0.986, 均具有显著负相关性, 与  $\text{Ca}^{2+}$  的相关系数  $r$  分别为 0.952, 0.972 和 0.992, 具有显著正相关关系。液泡膜  $\text{H}^+$ -ATPase 和  $\text{H}^+$ -PPase 活性与根系  $\text{K}^+$  含量的相关系数  $r$  分别是 0.966 和 0.984, 具有显著正相关性, 根系质膜  $\text{H}^+$ -ATPase 活性与  $\text{K}^+$  的相关系数  $r$  为 0.944, 相关性不显著。

表 1 盐胁迫下外源 SA 对菊花幼苗根系质膜 H<sup>+</sup>-ATPase、液泡膜 H<sup>+</sup>-ATPase 和 H<sup>+</sup>-PPase 的活性的影响

Table 1 Effects of exogenous SA on the activities of plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase, tonoplast H<sup>+</sup>-ATPase and H<sup>+</sup>-PPase of roots in chrysanthemum under salt stress / (μg · mg<sup>-1</sup> · h<sup>-1</sup>)

处理 Treatment	质膜H <sup>+</sup> -ATPase Plasma membrane H <sup>+</sup> -ATPase	液泡膜H <sup>+</sup> -ATPase Tonoplast H <sup>+</sup> -ATPase	液泡膜H <sup>+</sup> -PPase Tonoplast H <sup>+</sup> -PPase
对照 Control	46.06 b	4.12 b	14.57 b
NaCl	36.50 d	3.46 d	10.94 d
SA + NaCl	42.95 c	4.03 b	12.98 c
SA	61.31 a	6.58 a	17.83 a

3 讨论

盐胁迫对植物生长的影响非常复杂，涉及到离子毒害、渗透胁迫和矿质元素缺乏等（Munns，2002；Carter & Grieve，2008）。盐胁迫损害植物细胞正常的代谢过程，最终导致植物生长发育不良，甚至死亡（杨春武 等，2008）。本试验结果表明，盐胁迫下菊花根系 K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>的含量明显减少，而外源 SA 处理可以减少菊花根系 Na<sup>+</sup>的含量，而 K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>等离子的含量明显增加，说明在盐胁迫下外源 SA 能够通过保持矿质元素的吸收平衡，缓解了菊花根系对盐胁迫的离子毒害。

植物细胞的质膜 H<sup>+</sup>-ATPase、液泡膜 H<sup>+</sup>-ATPase 和 H<sup>+</sup>-PPase 是形成跨膜质子电化学梯度，产生质子驱动力的主要酶，共同致力于跨质膜、液泡膜的质子梯度的建立，并通过呼吸作用将 ATP 和 PPi 水解提供的能量用于细胞质中的 H<sup>+</sup>泵出胞外和泵入液泡（Kurimoto et al.，2004）。质膜 H<sup>+</sup>-ATPase 为选择性吸收 K<sup>+</sup>、拒 Na<sup>+</sup>提供动力，从而维持细胞质 pH 的稳态平衡（Maathuit & Amtmann，1999）。本试验结果表明，盐胁迫明显抑制菊花根系质膜 H<sup>+</sup>-ATPase 活性，而外源 SA 处理诱导了菊花幼苗根系质膜 H<sup>+</sup>-ATPase 活性的提高，这可能为菊花根系降低 Na<sup>+</sup>吸收或促进 Na<sup>+</sup>排出提供了动力，从而使菊花幼苗对盐胁迫的伤害得到缓解（史庆华 等，2004）。

相关性分析表明，根系质膜 H<sup>+</sup>-ATPase 活性与根系 Na<sup>+</sup>具有显著相关性，说明质膜上的质子泵在盐胁迫下为菊花根系减少盐离子毒害起到积极的作用。液泡膜 H<sup>+</sup>-ATPase 和 H<sup>+</sup>-PPase 是结合在同一膜上的两种不同的酶，这两种酶平行泵运 H<sup>+</sup>进入液泡。在正常生理条件下液泡膜 H<sup>+</sup>-ATPase 在维持跨膜 pH 梯度方面是占主导地位的质子泵，而液泡膜 H<sup>+</sup>-PPase 是泵运质子的辅助系统，在特定的发育阶段和特定条件如缺氧和盐胁迫下，液泡膜 H<sup>+</sup>-PPase 对质子泵运的作用加强（Kurimoto et al.，2004）。本试验结果表明，外源 SA 处理明显减小了盐胁迫下菊花根系液泡膜 H<sup>+</sup>-ATPase 和 H<sup>+</sup>-PPase 活性的下降程度，液泡膜 H<sup>+</sup>-ATPase 和 H<sup>+</sup>-PPase 分别与根系 Na<sup>+</sup>具有显著负相关，与 K<sup>+</sup>具有显著正相关，说明 SA 可以通过诱导菊花根系 H<sup>+</sup>-ATPase 和 H<sup>+</sup>-PPase 活性增强，为液泡膜的 Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>交换提供动力，使根系吸收的 Na<sup>+</sup>较多地滞留在根部细胞的液泡中（Giri et al.，2007），防止液泡液的碱性化，使根系细胞质 pH 保持平稳状态，从而缓解了盐胁迫对菊花植株的伤害程度（Lacand & Durand，1995）。

本试验结果表明，盐胁迫影响菊花幼苗正常的细胞代谢和功能，进而影响植株的正常的生长发育。外源 SA 的施用有效促进了盐胁迫下菊花根系 K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>的含量，抑制了根系 Na<sup>+</sup>的含量，同时提高了根系质膜 H<sup>+</sup>-ATPase、液泡膜 H<sup>+</sup>-ATPase 和 H<sup>+</sup>-PPase 活性，从而缓解了菊花幼苗对盐胁迫的伤害。

References

Carter C T, Grieve C M. 2008. Mineral nutrition, growth, and germination of *Antirrhinum majus* L. (Snapdragon) when produced under increasingly saline conditions. HortScience, 43: 710 - 718.

- Feng Z, Liang F, Zheng C, Shu H, Sun X, Yoo Y. 2010. Effects of acetylsalicylic acid and calcium chloride on photosynthetic apparatus and reactive oxygen-scavenging enzymes in chrysanthemum under low temperature stress with low light. *Scientia Agricultura Sinica*, 9 (12): 1777 - 1786.
- Giri B, Kapoor R, Mukerji K G. 2007. Improved tolerance of *Acacia nilotica* to salt stress by arbuscular mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* may be partly related to elevated K/Na ratios in root and shoot tissues. *Microbial Ecology*, 54: 753 - 760.
- Hao Lu-ning, Yu Shu-wen. 1992. Preparation of sealed plasma membrane vesicles from barley roots and their activities in  $H^+$  and  $Ca^{2+}$  transport. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 18 (4): 383 - 392. (in Chinese)
- 郝鲁宁, 余叔文. 1992. 大麦根质膜微囊的制备及其  $H^+$ ,  $Ca^{2+}$  运转活性. *植物生理学报*, 18 (4): 383 - 392.
- He Long-fei, Liu You-liang, Shen Zhen-guo, Wang Ai-qin. 2001. Effects of aluminum on ATPase activity and lipid composition of plasma membranes of wheat roots. *Scientia Agricultura Sinica*, 34 (5): 465 - 468. (in Chinese)
- 何龙飞, 刘友良, 沈振国, 王爱琴. 2001. 铝对小麦根细胞质膜 ATP 酶活性和膜脂组成的影响. *中国农业科学*, 34 (5): 465 - 468.
- Horváth E, Szalai G, Janda T. 2007. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *Journal of Plant Growth Regulation*, 26: 290 - 300.
- Jia Ya-xiong, Li Xiang-lin, Wan Li-qiang, He Feng, He Dan. 2009. The micro-distribution of elements in *Distichlis spicata* and *Festuca arundinacea* under salt stress. *Scientia Agricultura Sinica*, 42 (5): 1595 - 1600. (in Chinese)
- 贾亚雄, 李向林, 万里强, 何峰, 何丹. 2009. 盐胁迫下盐草和高羊茅营养器官的离子微区分布. *中国农业科学*, 42 (5): 1595 - 1600.
- Kurimoto K, Millar A H, Lambers H. 2004. Maintenance of growth rate at low temperature in rice and wheat cultivars with a high degree of respiratory homeostasis is associated with a high efficiency of respiratory ATP production. *Plant and Cell Physiology*, 45: 1015 - 1022.
- Lacand D, Durand M. 1995.  $Na^+$  and  $K^+$  transport in excised soybean roots. *Physiol Plant*, 93: 132 - 138.
- Larkindale J, Knight M R. 2002. Protection against heat stress-induced oxidative damage in arabidopsis involves calcium, ethylene and salicylic acid. *Plant Physiology*, 128: 682 - 695.
- Metwally A, Finkemeier I, Georgi M, Laner H. 2003. Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedlings. *Plant Physiology*, 132: 272 - 281.
- Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment*, 25: 239 - 250.
- Maathuit F J M, Amtmann A. 1999.  $K^+$  nutrition and  $Na^+$  toxicity: The basis of cellular  $K^+/Na^+$  ratios. *Ann Bot*, 84: 123 - 133.
- Shi Qing-hua, Zhu Zhu-jun, Khalid Al-aghabary, Liu Hui-ying, Yu Jing-quan. 2004. Effects of iso-osmotic salt stress on the activities of antioxidative enzymes,  $H^+$ -ATPase and  $H^+$ -PPase in tomato plants. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 30: 311 - 316. (in Chinese)
- 史庆华, 朱祝军, Khalid Al-aghabary, 刘惠英, 喻景权. 2004. 等渗盐胁迫对番茄抗氧化酶和 ATP 酶及焦磷酸酶活性的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 30: 311 - 316.
- Stevens J, Senaratna T, Sivasithampara K. 2006. Salicylic acid induces salinity tolerance in tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Roma): Associated changes in gas exchange, water relations and membrane stabilization. *Journal of Plant Growth Regulation*, 49: 77 - 83.
- Tester M, Davenport R. 2003.  $Na^+$  tolerance and  $Na^+$  transport in higher plants. *Annals of Botany*, 91 (5): 503 - 527.
- Yang Chun-wu, Li Chang-you, Zhang Mei-li, Liu Jie, Ju Miao, Shi De-cheng. 2008. pH and ion balance in wheat-wheatgrass under salt or alkali stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19 (5): 1000 - 1005. (in Chinese)
- 杨春武, 李长有, 张美丽, 刘杰, 鞠淼, 石德成. 2008. 盐、碱胁迫下小冰麦体内的 pH 及离子平衡. *应用生态学报*, 19 (5): 1000 - 1005.