

專 題 討 論

**Salinity Tolerance Mechanism of grasses in the
subfamily chloridoideae**

畫眉亞科草的耐鹽性機制

指導老師：王裕文 老師

報告學生：王瑞璋

地點：農藝館 112

時間： 03/05/29 A.M. 10：10

Salinity Tolerance Mechanism of grasses in the

subfamily chloridoideae

畫眉亞科草的耐鹽性機制

摘要

由於全球性農業用灌溉水鹽化程度的加速及利用再生的水源及次級灌溉水用在草坪的灌溉上，導致牧草及草坪草遭受鹽害情形與日俱增。此研究的目標是來探討畫眉亞科裡的一些重要的牧草與草坪草，對鹽濃度的反應，了解與獲得此亞科草對耐鹽性的機制。草暴露於高達 600mM NaCl 的水耕液裡，發現此研究所使用的草，對耐鹽的次序，依次是：*Distichlis spicata* var. *stricta* (Torr.) Beetle > *Sporobolus airoides*(Torr.) Torr. > *Cynodon dactylon* (L.) Pers. = *Zoysia japonica* Steud. > *Sporobolus cryptandrus* (Torr.) A. Gray. > *Buchloe*“*d actyloides* (Nutt.) Engelm. > *Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr. 根的長度 (RL) 與根的重量 (RW)，會依處理鹽濃度的高低情況發生相對應的變化。葉汁的滲透壓，鈉離子，氯離子與 proline 對耐鹽性是負相關，而 glycinebetaine 是正相關。所有草種的葉子，都有含雙細胞鹹腺。耐鹽性與鈉離子以及氯離子的鹹腺分泌物的比率有正相關。畫眉亞科的耐鹽性與藉由葉部鹽腺離子分泌物使鹽離子被排出以及 glycinebetaine 溶質的累積有關。

前言

土壤鹽化是世界很嚴重的問題。每年土壤裡鹽分的累積逐漸增加，導致農業的生產力越來越低。一般而言此類含鹽份較高的土地，可以種植耐鹽性的草種或者牧草。

缺水的危機大部分發生在都會區裡，目前美國已有許多地區立法限制飲用水不能用於景觀灌溉。因此在亞利桑那，加州，和其他西部各州，多已經利用污水處理的排放水或其它次要水源做為草坪等景觀綠地灌溉。這些水源多半含有較高的鹽分。

畫眉亞科是美國自然分布的草種裡為數最多的亞科，主要分布在乾旱，土壤含鹽的西南各州。許多 C₄ 的牧草 (例如, *Bouteloua*, *Cynodon*, *Sporobolus*) 與草坪草 (*Buchloe*, *Cynodon*, *Zoysia*) 是屬於畫眉亞科的草種，對於此亞科草的耐鹽性的機制，了解還很少。

此研究的目標是來探討畫眉亞科裡的一些重要的牧草與草坪草，對鹽濃度的反應，籍以了解與獲得此亞科裡對耐鹽的機制作用。被選來進行此實驗的草，對耐鹽性的範圍很廣闊，從對鹽比較敏感的草 *Bo. curtipendula* 與 *Buchloe*“*d actyloides*，中度耐鹽的 *Cynodon dactylon* 與 *Zoysia japonica*，到鹽土植物

Distichlis spicata 與 *Sporobolus airoides* 而 *S. crytandrus* 的耐鹽能力則未知。

材料與方法

生長狀態

實驗是在一九九六年，利用水耕在溫室裡進行。參試的草種(表一)以種子繁殖或使用草莖繁殖的方式在直徑 9-cm，深 6-cm 的塑膠盆，底部有粗的尼龍紗網，和裝滿了無菌的矽沙。使用草莖繁殖的草 (*Bu. dactyloides*, *Z. japonica*)，在種植之前莖表面一定要消毒過。其他的草則以建議播種量來種植。種子來自美國農業部，植物材料中心，土桑，亞利桑那。

種植之後，參試的草種在三個星期內，利用噴霧灌溉的方式來完成萌芽以及地下莖幼芽的生長。然後盆子放在有蓋子裡的容器裡。每個容器裡，含有所有的七種草。容器裡的營養液含 10 L 50% (v/v) strength Hoagland's no. 2 solution，加上 2 mg L^{-1} Fe in chelated form as ferric diethylenetriamine pentaacetate 以及 3 mg L^{-1} NaCl 來提供足夠的 Na^+ 。(Na^+ 是在 C_4 光合作用中不可或缺的微量元素)。水耕液利用 15 公分長的管子透過氣泡石打氣。盆子底部的粗網，使根莖在營養液裡比較自由生長。水耕液的導電液由每天來控制，而體積維持在 10L。水耕液每七天換一次，防止處理鹽濃度發生變化。在更換水耕液時，盆子用水沖洗，以防止因蒸發而造成鹽量的增加。

在開始處理之前，整個實驗中的草先種八個禮拜，然後割草的間隔是每七天一次，使草的生長變成更密集。*C. dactylon* 與 *Z. japonica* 的割草高度是 3.5 cm，*Bu. Dactyloides* 是 5 cm，*S. airoides*，*D. spicata*，*S. crytandrus*，與 *Bo. curtipendula* 是 7.5 cm。

實驗的進行是在溫室裡，溫度維持在 30°C day/ 20°C night。在冬天時，因為白天的時間比較短，所以利用高壓鈉氣燈來補強光照 ($14 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，每天14小時)。

鹽度的處理與植物組織的取樣

在開始進行鹽濃度處理與淘汰之前一天，修剪幼芽與根莖的長度。根的修剪是將外露在盆子底部所有的根齊底剪平，做為以後根測量時的基準。鹽度的處理是每天增加 25 mM NaCl 的量。當達到 100 mM 的鹽濃度處理時，令其平衡 24 小時後，進行各種生表調查，檢視及取樣。最後的測量是在 600 mM NaCl 取得。同時也從控制櫃中，取出樣品並停止測量。

Leaf firing (LF) 是指鹽水對葉片造成的傷害。它的測量法是以目測來評估每

盆子裡的萎黃葉子的比例。根長度 (RL)的測量是以，從盆子底部至最遠的長度 (in mm)當作全長。LF 與 RL 的測量是每增加 100 mM 鹽度測量一次。根的重量 (RW) 則是在實驗實驗結束時測量。

在每 100 mM 的增加量，針對葉子的 Na^+ 與 Cl^- 以及葉汁滲透壓 (osmolality)，對葉子進行抽樣。在進行採剪之前，用水清洗去除葉子表面上的鹽並待其風乾。每盆子中割下四到八片完全成熟的葉子，然後立刻放在離心管並且用乾冰冷凍。離心管之後解凍，而葉汁液則以去離子水稀釋並過濾後供分析。鈉離子的分析是利用 Leeman Labs PS1000，連續誘導耦合電漿光譜儀 (inductively coupled plasma emission spectrometry)來進行，而氯離子是利用 Dionex 20201 advanced chromatography module 以及 Searsep AN300 anion column。汁液的滲透壓的測量是利用 Wescor Vapro 5520 Vapor pressure osmometer。

在測量 Na^+ 與 Cl^- 的分泌速率之前，地上部先清洗並且將草種植在 200 mM NaCl 的水耕液7天。然後割下四到八片成熟的葉子，立刻放在裝有 10ml 蒸餾水的玻璃瓶，然後搖五分鐘來溶解葉表面的鹽晶體。葉子拿出來之後，利用 60°C 來進行烘乾至隔日以及秤重。然後玻璃瓶再密封以及冷凍，接著來分析 Na^+ 與 Cl^- 的濃度。離子的分泌速率是以 $\text{mg ion g}^{-1} \text{ leaf weight wk}^{-1}$ 表示。

Glycinebetaine 與 proline 的定量是利用 HPLC-atmospheric pressure chemical ionization mass spectrometry 來除去所有的葉汁。除了在 0 到 300mM 之間的分析之外， Na^+ 與 Cl^- 的抽樣是相同的。設備是由 HP-1050 HPLC 系統的構成，然後連接到 TSQ 7000 tandem mass spectrometry。利用 250- by 4.6-mm ODS-2 column 來完成分離。

電子顯微鏡

1 到 1.5cm 長的成熟葉部利用 FAA(formalin-acetic-alcohol)固定 18 個小時，然後用酒精脫水，最後再利用液態二氧化碳來乾燥到臨界點的程度。烘乾好的葉子，利用 30nm 厚的金子進行表面包覆。然後利用 ISI model DS130 scanning electron microscope at 10 ke V 來觀察。

實驗設計與資料分析

每個容器中含所有的七種草，為一個重複。此實驗是隨機完全區集設計 (RCBD)，實驗包含四個重複。實驗處理的設計是裂區設計，主區為鹽度，而草種為副區。資料的分析是利用裂區設計的複因子變方分析表來分析的。在分析之前，LF 的資料比例必需先利用 $\arcsin$ 來轉換，而 LF是用百分比來表示。Pearson product moment correlation 是來測定反應變數的相關性。各種鹽度測量

出來的變數，是以 600mM 鹽度的觀測值進行相關性比較。在一九九六年各別進行兩次實驗。實驗與處理的交感是不顯著，因此兩個實驗的資料合併一起表示。

結果

在一九九七年，Marcum 與 Kopec 已經討論過影響這些草種耐鹽性的因素。葉片灼傷反應 (LF) 與根 (RL 與 RW) 對鹽處理有明顯的反應，且具有相關性，它們之間的相關係數為 -0.80 (LF vs. RL), -0.73 (LF vs. RW) 與 0.83 (RL vs. RW) (表二)。比較高的 LF，表示具有較低的耐鹽性。這些草種的耐鹽性程度依序遞減排列為：*D. spicata* > *S. airoides* > *C. dactylon* = *Z. japonica* > *S. cryptandrus* > *Bu. dactyloides* > *B. curtipendula*。(圖一)

葉汁滲透壓的增加會導致耐鹽性的增加，各草種的滲透壓都維持在水耕液的滲透壓之上，表示有滲透壓之調整（圖二）。對鹽較敏感的草種，有偏高的葉汁滲透壓，其中在 300 mM 鹽濃度的 *Bo. curtipendula*、以及在 500 mM 鹽濃度的 *Bu. Dactyloides* 和 *S. cryptandrus*，都超過了葉汁滲透壓 3000 mOsmol kg⁻¹（對照海水的滲透壓大約在 1000 mOsmol kg⁻¹）。相對的，*D. spicata* 與 *S. airoides* 的葉汁滲透壓都維持在 500 mOsmol kg⁻¹ 範圍內，十分接近水耕液的滲透壓。而中度耐鹽的草種 *C. dactylon* 與 *Z. japonica*，其葉汁滲透壓則屬於中間值。

至於葉汁 Cl⁻ 與 Na⁺ 的變化，則隨著鹽濃度的增加而增加（圖三），草種之間的關係是與葉汁滲透壓一致，其中葉汁滲透壓與 Na⁺ 及 Cl⁻ 的相關係數分別是 0.90 及 0.92。在 400 mM 鹽濃度，*Bo. curtipendula* 的葉汁 Cl⁻ 與 Na⁺ 分別超過 3000 mM 與 3500 mM。而在 *Buchloe dactyloides* 與 *S. cryptandrus* 的葉汁中，Cl⁻ 與 Na⁺ 的濃度也都比水耕液高出許多。在 500 mM 鹽濃度中，*Bu. Dactyloides* 的葉汁 Cl⁻ 濃度是 1644 mM，而 *S. cryptandrus* 的葉汁中 Cl⁻ 濃度是 1749 mM。然而在 500 mM 鹽濃度的 *Bo. curtipendula*，以及 600 mM 鹽濃度的 *Bu. dactyloides* 與 *S. cryptandrus* 不能進行取樣，是因為葉片組織百分之百枯死所導致。相對地，*D. spicata*、*S. airoides*、*C. dactylon* 與 *Z. japonica* 的葉汁 Cl⁻ 與 Na⁺ 濃度接近水耕液的濃度。*D. spicata* 與 *S. airoides* 的葉汁 Cl⁻ 濃度則維持在比水耕液低的程度。

葉子鹽腺的 Cl⁻ 與 Na⁺ 分泌物比率依序地檢排列為：*D. spicata* > *S. airoides* > *C. dactylon* = *Z. japonica* > *S. cryptandrus* = *Bo. curtipendula* = *Bu. dactyloides* (圖四)。葉子鹽腺的分泌物比率與耐鹽性指標 LF 和 RL 是呈現顯著相關的，而與葉汁 Cl⁻、Na⁺ 濃度及滲透壓是呈負相關（表二）。

在畫眉亞科植物的葉子中，不論是在葉表面或葉背面都發現鹽腺。葉表面的鹽腺構造如圖五的電子顯微照所示，鹽腺位在葉面頂部成直線排列，而與氣孔的

排列平行(圖五a)。在所有的草種中,鹽腺是以雙細胞組成及cap cell為基礎,而在*C. dactylon*、*D. spicata*及*Z. japonica*中更被許多papillae環繞(圖五d,五e,五h)。除了*D. spicata*之外,鹽腺體位於葉子上表皮的頂部,呈現橫臥的位置構造。由於*D. spicata*的構造微小,而且埋藏在細胞的基部,所以鹽腺構造呈現較直立的狀態。

全部的草種在300 mM 的 NaCl 濃度時, glycinebetaine的濃度都依耐鹽性程度增加而增加。其中*D. spicata*相對於對照組有最高濃度的glycinebetaine(圖六)。而glycinebetaine的濃度與 LF呈現負相關($r = -0.55$),而與RL呈正相關($r = 0.60$,表二)。雖然相關係數不高,但是與耐鹽指標之間呈顯著正相關。相對地, proline與 LF 呈現正相關($r = 0.72$),而與 RL 呈負相關($r = -0.69$,表二),顯示與耐鹽性指標呈現負相關的關係。

討論

本研究所使用的耐鹽性指標(LR, RL 與 RW),彼此間具有相當高的關聯性(表二),顯示它們對耐鹽性的相關性很高。在培養基中的相對根長度,已經被認為是最準確的指標,例如在 red fescue (*Festuca rubra* L.)、perennial ryegrass(*Lolium perenne* L.)與 alkaligrass (*Puccinellia distans* L. Parl.)的族群,以及 creeping bentgrass (*Agrostis palustris* Huds.)。而栽培型的百慕達、creeping bentgrass 和 St. Augustinegrass [*Stenotaphrum secundatum* (Walt.) Kuntze] 耐鹽性草種(*D. spicata*, *S. airoides*, *C. dactylon* 和 *Z. japonica*)的根生長(RL 和 RW),在此實驗中是利用鹽處理來控制。根在鹽水中生長的情況,可指出耐鹽的草種,包括百慕達、海雀稗(*Paspalum vaginatum* Swartz.)、St. Augustinegrass 與 *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth。因此認為在滲透壓與營養缺乏的情況下,增加根長使根部吸收面積增加是一種合適的機制。

長久以來,缺少滲透壓調節所造成的逆境,導致水上升的抑制以及生理上的乾旱,被視為植物受到鹽害的主因。在鹽水的情況下時,每個草種中都具有完整的滲透壓調節。至於對鹽敏感的草種 *Bo. curtipendula* 與 *Bu. dactyloides*,先前已有多種草種在鹽逆境的狀況下,關於其滲透壓調節的討論。滲透壓的調節是植物耐鹽性的一項重要機制。而淡土植物處於快速增加鹽度的地區之機制則至今未知。

葉汁滲透壓與鹽離子為耐鹽機制最明顯的指標,與 LF、RL 和 RW 呈負相關。當顯著水準達 0.01% 時,其相關係數都在 0.7 或 0.7 以上(表二),表示對畫眉亞科草而言,地上部的鹽離子排出能力對耐鹽機制是相當重要。在其他多種草種中,地上部的鹽離子排出能力對耐鹽性的重要性已被指出。在 C₃ 型草種中,相對於對鹽較敏感的草種 Kentucky bluegrass cvs. (*Poa pratensis* L.) 與 red

fescue cv. 而言，耐鹽性草種 alkaligrass cv. Fults 與 red fescue cv. Dawson (*Festuca rubra* L. var. *trichophylla* Gaud.) 受限於的鈉離子累積。而在C₄型草種中，相對於對鹽較敏感的草種 Japanese lawngass cv. Korean common 與 centipedegrass cv. Common [*Eremochloa ophiuroides* (Munro) Hack.]而言，耐鹽性草種 bermudagrass cv. Tifway (*Cynodon dactylon* x *C. transvaalensis* Burt Davy)、Manilagrass cv. FC13521 [*Zoysia matrella* (L.) Merr.]、St. Augustinegrass 與 seashore paspalum 則受限於鈉離子與氯離子的累積。

在此研究中，對草而言，葉子的 Cl⁻ 與 Na⁺ 的累積為一重要的功能，有助於葉子的滲透壓調節。因此很明顯的，鹽離子為耐鹽性最主要的因素且最容易用以形容畫眉亞科草的耐鹽性機制。

葉鹽腺 Cl⁻ 與 Na⁺ 的分泌物，與 LF 和 RL、葉汁的 Cl⁻ 與 Na⁺ 濃度之間有很高的相關係數。葉鹽腺的效率對於鹽離子調節與影響畫眉亞科的耐鹽性機制具有相當大的重要性，可在全部草種裡發現類似鹽腺與鹽分泌物。即使在所有草種中都有在表皮上發現相似鹽腺的 bicellular microhairs，但只在畫眉亞科裡發現鹽腺的功能。這可能是因為 ultrastructural modification hypothesized 導致在 poaceae 的鹽離子的解離。在腺體的基礎細胞中有一系列內陷的平行細胞膜。

一般來說在 100 到 200 mM 的濃度之間時，植物的酵素系統的敏感度是很相似。其中，耐鹽植物能夠將鹽離子累積在液泡裡，導致液泡體積增加到成熟植物乾重的 90 至 95%。在高鹽濃度情況下，有些比較小的有機溶質，例如 glycinebetaine、proline、polyols、以及 cyclitols，其濃度能夠維持在可以進行細胞質滲透壓調節但卻不至於會被酵素抑制。表示 glycinebetaine 與 proline 可以在植物體內進行區隔化，因此這兩種物質可以累積在植物體裡。

在此研究裡，中度到高度的鹽濃度下，所有的草種葉子的 Cl⁻ 與 Na⁺ 濃度皆超過 200mM，所以需要液泡的分隔才得以存在。在全部草種裡，glycinebetaine 的含量隨鹽度增加而增加，其中最高的 *D.spicata* 達到 62 mM。雖然大部分草種在鹽度增加的情況下也會增加 proline，但並非全部草種都是如此，而 proline 含量最高只有達到 6 mM (*Z.japonica*)。glycinebetaine 與 proline 大部分在細胞質裡，大約佔了 10%的細胞的體積，對於細胞質滲透壓調節的貢獻頗鉅。在耐鹽性草種裡 *D. spicata*、*S. airoides*、*C. dactylon* 與 *Z. japonica*(表三)裡，發現 Glycinebetaine 對細胞質滲透壓有貢獻。相反地，在全部草種裡可發現 proline 的貢獻。此外，在含鹽的情況下，glycinebetaine 與 LF 和 RL 有正相關，而和 proline 的濃度是負相關。

此研究建議是利用 glycinebetaine (但不含 proline) 來作為畫眉亞科草耐鹽的溶

質。因為：

- (1) 玉米在突變時，如果缺少了glycinebetaine，則會使耐鹽能力降低，
- (2) 若施加外在的glycinebetaine可增加水稻的耐鹽性。
- (3) 根據許多研究顯示，proline的含量過高會導致植物受到傷害。

此亞科有非常廣大的耐鹽範圍，從對鹽分比較敏感的*B. curtipendula*與*B.dactyloides*到屬於鹽土植物的*D. spicata*與*S. airoides*。耐鹽與葉汁的Cl⁻與Na⁺濃度有很大的關係，也和鹽腺離子分泌物的比率有關係。此外，Glycinebetaine的累積會導致耐鹽草種的細胞質進行滲透壓調整，因此也會影響到草種的耐鹽能力。

表附件

Table 1. Grasses evaluated for salinity tolerance.

Binomial classification	Common name	Cultivar
<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr.	Sidecoats grama	Haskell
<i>Buchloë dactyloides</i> (Nutt.) Engelm.	Buffalograss	Prairie
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Bermudagrass	Arizona common
<i>Distichlis spicata</i> var. <i>stricta</i> (Torr.) Beetle	Saltgrass	-
<i>Sporobolus airoides</i> (Torr.) Torr.	Alkali sacaton	-
<i>Sporobolus cryptandrus</i> (Torr.) A. Gray.	Sand dropseed	-
<i>Zoysia japonica</i> Steud.	Japanese lawngrass	Meyer

Table 2. Pearson correlation coefficients for percentage leaf firing (LF)[†], relative root length (RL), relative root weight (RW), leaf sap osmolality (Osmol), leaf glycinebetaine (GB), leaf proline (Pro), leaf Na⁺ and Cl⁻ (Na, Cl), and leaf salt gland Na⁺ and Cl⁻ secretion rate (Nasecr, Clsecr).

Parameter	RL	RW	Osmol	GB	Pro	Na	Cl	Nasecr	Clsecr
LF	-0.89***	-0.73***	0.86***	-0.55*	0.72***	0.84***	0.87***	-0.66***	-0.76***
RL		0.83***	-0.81***	0.68**	-0.69***	-0.79***	-0.81***	0.59*	0.58*
RW			-0.70***	0.38NS	-0.76***	-0.74***	-0.77***	0.36NS	0.38NS
Osmol				-0.51*	0.62**	0.90***	0.92***	-0.59*	-0.53*
GB					-0.14NS	-0.50*	-0.54*	0.45*	0.44*
Pro						0.57**	0.62**	-0.61**	-0.63**
Na							0.98***	-0.44*	-0.47*
Cl								-0.49*	-0.52*
Nasecr									0.86***

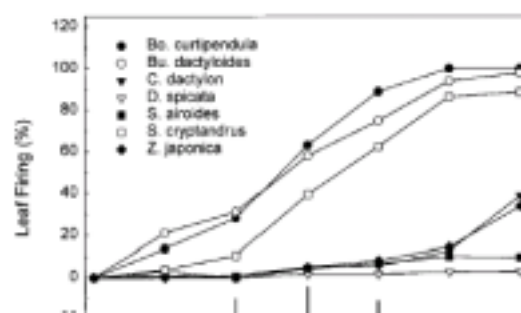
***, **, * Correlations significant at the 0.05, 0.01, and 0.001 level of probability; NS = not significant.

[†] Correlation comparisons were made at 600 mM salinity level values for variables which were measured across all salinities (LF, RL, Osmol, Na, and Cl).

Table 3. Estimated[†] contribution to cytoplasmic osmotic adjustment of glycinebetaine and proline, in mosmol kg⁻¹ (Osmol), and as a percentage (%) of total osmolality, of plants grown at 300 mM NaCl.

Grass	Glycinebetaine		Proline	
	Osmol	%	Osmol	%
<i>Bo. curtipendula</i>	125	3.5	56	1.6
<i>Bu. dactyloides</i>	289	9.7	59	2.8
<i>C. dactylon</i>	378	39.2	27	2.7
<i>D. spicata</i>	625	73.7	17	2.0
<i>S. airoides</i>	581	53.0	7	0.7
<i>S. cryptandrus</i>	387	18.2	29	1.4
<i>Z. japonica</i>	513	47.5	67	6.2

[†] Estimate assumes glycinebetaine and proline are located in the cytoplasm, comprising 10 percent of total cell volume, with an osmotic coeff.



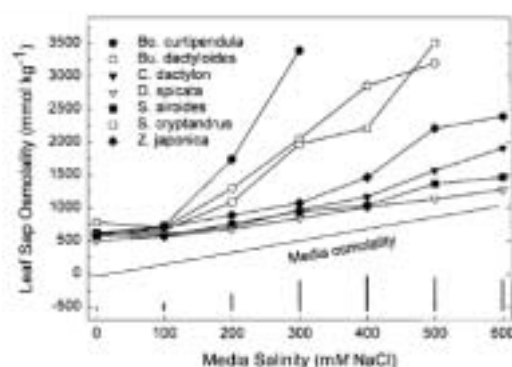


Fig. 2. Leaf sap osmolality of Chloroid grasses exposed to increasing salinity levels in solution culture. Vertical bars represent LSD ($P < 0.05$) values for mean comparison at each salinity level.

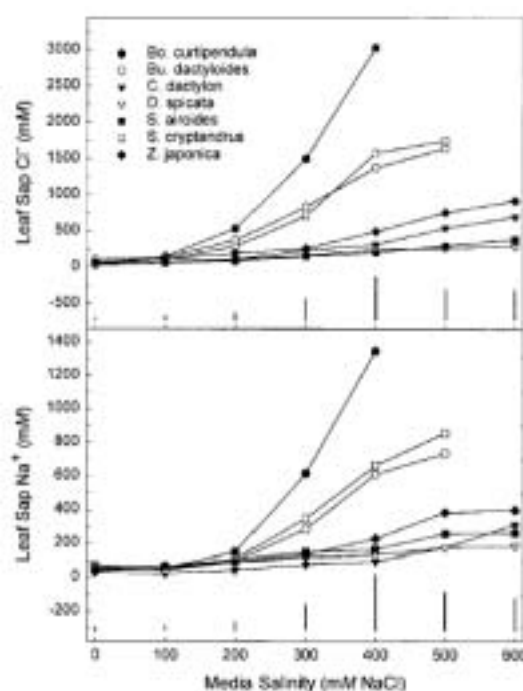


Fig. 3. Leaf Cl^- and Na^+ levels of Chloroid grasses exposed to increasing salinity levels in solution culture. Vertical bars represent LSD ($P < 0.05$) values for mean comparison at each salinity level.

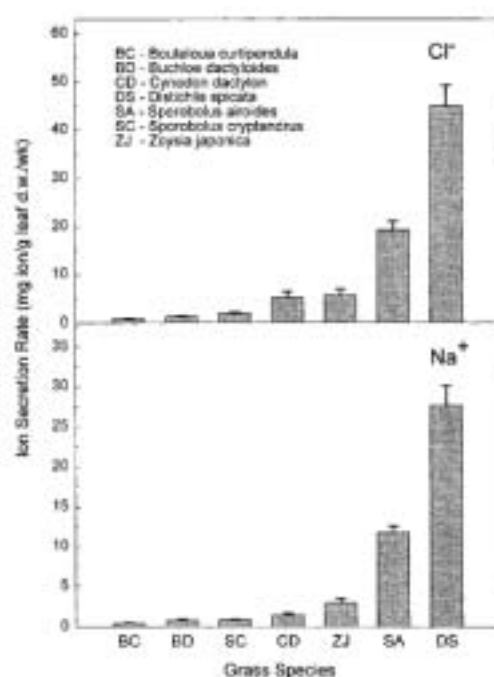
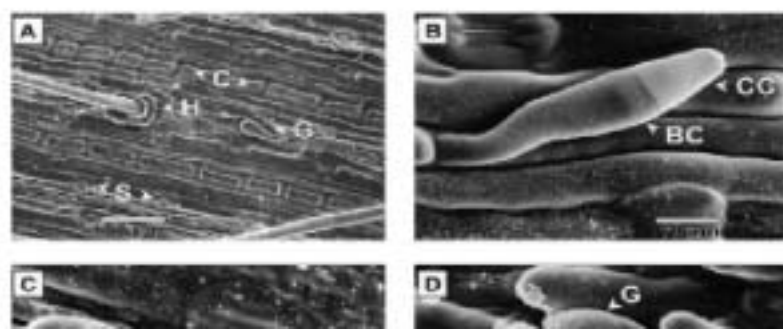


Fig. 4. Leaf salt gland Cl^- and Na^+ secretion rates of Chloroid grasses exposed to increasing salinity levels in solution culture. Vertical bars represent LSD ($P < 0.05$) values for mean comparison at each salinity level.



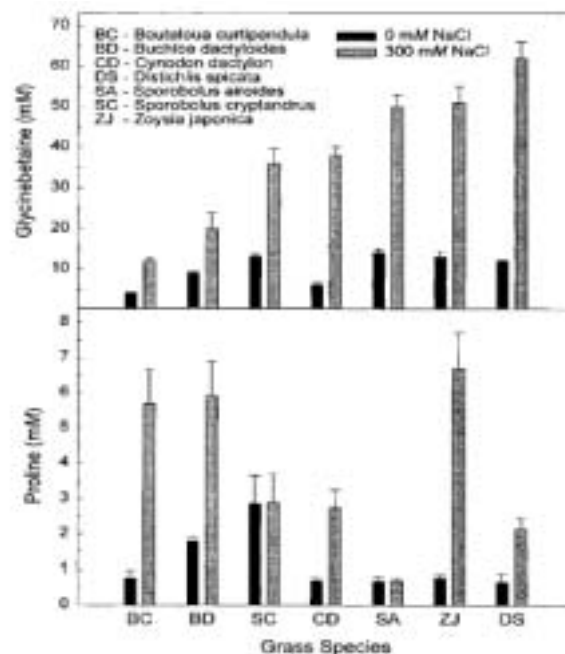


Fig. 6. Leaf glycinebetaine and proline levels of Chloroid grasses exposed to 0 and 300 mM NaCl in solution culture. Vertical bars represent LSD ($P < 0.05$) values for mean comparison at each salinity level.

參考文獻

- Amorasinghe, V., and L. Watson. 1988. Comparative ultrastructure of microhairs in grasses. *Bot. J. Linnean Soc.* 98:303-319.
- Amorasinghe, V., and L. Watson. 1989. Variation in salt secretory activity of microhairs in grasses. *Aust. J. Plant Physiol.* 16:219-229.
- Arizona Department of Water Resources. 1995. Modifications to the second management plan: 1990-2000. Phoenix, AZ.
- Aronson, J.A. 1989. *Haloph: A data base of salt tolerant plants of the world*. Office of Arid Lands Studies, The Univ. of Arizona, Tucson.
- Ashraf, M., T. McNeilly, and A.D. Brackshaw. 1986. The response of selected salt-tolerant and normal lines of four grass species to NaCl

- soil. 1983. Effects of sodium chloride on *Cynodon* turfgrasses. *Agron. J.* 75:927-930.
- Flowers, T.J., P.F. Troke, and A.R. Yeo. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 28:89-121.
- Flowers, T.J. 1985. Physiology of halophytes. *Plant Soil* 89:41-56.
- Ghassemi, F., A.J. Jakeman, and H.A. Nix. 1995. Salinisation of land and water resources. CAB International, Wallingford Oxon, UK.
- Gorham, J. 1996. Mechanisms of salt tolerance of halophytes. p. 31-53. *In* R. Choukr-Allah et al. (ed.) *Halophytes and biosaline agriculture*. Marcel Dekker, Inc., New York.
- Gould, F.W., and R.B. Shaw. 1983. Grass systematics. 2nd ed. Texas A&M Univ. Press, College Station.
- Hamdy, A. 1996. Saline irrigation: Assessment and management techniques. p. 147-180. *In* R. Choukr-Allah et al. (ed.) *Halophytes and biosaline agriculture*. Marcel Dekker, Inc., New York.
- Harinasut, P., K. Tsutsui, T. Takabe, M. Nomura, S. Kishitani, and T. Takabe. 1995. Glycinebetaine enhances rice salt tolerance. p. 733-736. *In* P. Mathis (ed.) *Photosynthesis: from light to biosphere*, Vol. IV. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, the Netherlands.
- Harivandi, M.A., J.D. Butler, and L. Wu. 1992. Salinity and turfgrass culture. p. 207-229. *In* D.V. Waddington et al. (ed.) *Turfgrass*. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI.
- Hoagland, D.R., and D.I. Arnon. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. *California Agric. Exp. Stn. Circular* 347.
- Kik, C. 1989. Ecological genetics of salt resistance in the clonal perennial, *Agrostis stolonifera* L. *New Phytol.* 113:453-458.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol. Lipshitz, N., and Y. Waisel. 1982. Adaptation of plants to saline environments: Salt excretion and glandular structure. p. 197-214. *In* D.N. Sen and K.S. Rajpurohit (ed.) *Tasks for vegetation science*, Vol. 2. Dr W. Junk Pub., The Hague.
- Maas, E.V. 1986. Salt tolerance of plants. *Applied Agric. Res.* 1:12-26.
- Marcum, K.B., S.J. Anderson, and M.C. Engelke. 1998. Salt gland ion secretion: a salinity tolerance mechanism among five zoysiagrass species. *Crop Sci.* 38:806-810.
- Marcum, K.B., and D.M. Kopec. 1997. Salinity tolerance of turfgrasses and alternative species in the subfamily Chloridoideae (Poaceae). *Int. Turfgrass Soc. Res. J.* 8:735-742.
- Marcum, K.B., and C.L. Murdoch. 1990. Growth responses, ion relations, and osmotic adaptations of eleven C_4 turfgrasses to salinity. *Agron. J.* 82:892-896.
- Marcum, K.B., and C.L. Murdoch. 1992. Salt tolerance of the coastal salt marsh grass, *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. *New Phytol.* 120:281-288.
- Marcum, K.B., and C.L. Murdoch. 1994. Salinity tolerance mechanisms of six C_4 turfgrasses. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 119:779-784.
- Meyer, M.J., M.A.L. Smith, and S.L. Knight. 1989. Salinity effects on St. Augustinegrass: a novel system to quantify stress response. *J. Plant Nutr.* 12:893-908.
- Mumtaz, S., S.S.M. Maqvi, A. Shereen, and M.A. Khan. 1995. Proline accumulation in wheat seedlings subjected to various stresses. *Acta Physiol. Plant.* 17:17-20.
- Oross, J.W. and W.W. Thomson. 1982. The ultrastructure of the salt glands of *Cynodon* and *Distichlis* (Poaceae). *Am. J. Bot.* 69: 939-949.
- Peacock, C.H., and A.E. Dudeck. 1985a. Physiological and growth responses of seashore paspalum to salinity. *HortScience* 20: 111-112.
- Peacock, C.H., and A.E. Dudeck. 1985b. A comparative study of turfgrass physiological responses to salinity. p. 821-829. *In* F. Lemaire (ed.) *Proc. 5th Int. Turfgrass Res. Conf.*, Avignon, France. 1-5 July 1985. ASA and CSSA, Madison, WI.
- Rhodes, D., and A.D. Hanson. 1993. Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol Plant Mol. Biol.* 44:357-384.
- Rozema, J., and M. Visser. 1981. The applicability of the rooting technique measuring salt resistance in populations of *Festuca rubra* and *Juncus* species. *Plant Soil* 62:479-485.
- Saneoka, H., C. Nagasaka, D.T. Hahn, W-J Yang, G.S. Premachandra, R.J. Joly, and D. Rhodes. 1995. Salt tolerance of glycinebetaine-deficient and -containing maize lines. *Plant Physiol.* 107:631-638.
- SAS Institute. 1985. SAS/STAT guide for personal computers. Version 6 ed. SAS Institute, Cary, NC.
- Smith, M.A.L., J.E. Meyer, S.L. Knight, and G.S. Chen. 1993. Gauging turfgrass salinity responses in whole-plant microculture and solution culture. *Crop Sci.* 33:566-572.
- Steel, R.G.D., and J.H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics, a biometrical approach. 2nd ed. McGraw-Hill, New York.
- Szabolcs, I. 1989. Salt-affected soils. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Torello, W.A., and L.A. Rice. 1986. Effects of NaCl stress on proline and cation accumulation in salt sensitive and tolerant turfgrasses. *Plant Soil* 93:241-247.
- Wu, L., and H. Lin. 1994. Salt tolerance, and salt uptake in diploid and polyploid buffalograsses (*Buchloe dactyloides*). *J. Plant Nutr.* 17:1905-1928.
- Wyn Jones, R.G. 1984. Phytochemical aspects of osmotic adaptation. p. 55-78. *In* B.N. Timmerman et al. (ed.) *Recent advances in phytochemistry*, vol. 3, Phytochemical adaptations to stress. Plenum Press, New York.
- Yancy, P.H. 1994. Compatible and counteracting solutes. *In* K. Strange (ed.) *Cellular and molecular physiology of cell volume regulation*. CRC Press, Boca Raton, FL.