

# 胡杨木质部水分传导对盐胁迫的响应与适应

周洪华\* 李卫红

荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011

**摘 要** 解析植物木质部导水率对逆境的响应和适应对促进植物抗逆性机理研究和受损植被恢复具有重要意义。该文以荒漠河岸林建群种胡杨(*Populus euphratica*)为研究对象, 系统分析了胡杨幼株根、茎、叶水分传输通道对不同浓度盐胁迫的响应和适应。结果表明: (1)胡杨幼株根系对盐胁迫的敏感性高于茎和叶, 盐胁迫下根系生长和根尖数显著受到抑制, 根木质部易于发生栓塞, 导水率明显降低。(2)胡杨幼株茎木质部导水率对盐胁迫的响应依盐浓度而定, 轻度( $0.05 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ )和中度( $0.15 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ )盐胁迫下, 胡杨可以通过协调导管输水的有效性和安全性来调节木质部的导水率, 维持植物正常生长; 重度( $0.30 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ )盐胁迫下, 胡杨茎木质部导管输水有效性和安全性均明显降低, 木质部导水率显著下降, 并伴随叶片气孔导度的显著降低, 从而严重抑制了胡杨的光合和生长。

**关键词** 木质部, 水分传导率, 导管, 根系形态, 气孔导度

引用格式: 周洪华, 李卫红 (2015). 胡杨木质部水分传导对盐胁迫的响应与适应. 植物生态学报, 39, 81–91. doi: 10.17521/cjpe.2015.0009

## Responses and adaptation of xylem hydraulic conductivity to salt stress in *Populus euphratica*

ZHOU Hong-Hua\* and LI Wei-Hong

State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China

### Abstract

**Aims** Soil salinity is a major limiting factor for plant establishment, development and productivity in arid environment. This study was conducted to determine the responses and adaptation of xylem hydraulic conductivity to salt stress in *Populus euphratica* in order to understand the mechanisms of stress resistance and restoration strategy of this species.

**Methods** The responses and adaptation of hydraulic conductivity to different levels of salt stress ( $\text{NaCl}$  concentrations of 0, 0.05, 0.15 and  $0.30 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) were investigated in *P. euphratica* seedlings. The testing plants were subjected to salt stresses for three months, and the stomatal conductance of leaves, hydraulic conductivity and vulnerability to cavitation of roots and stem xylem, anatomical structure of xylem vessels and root morphology and distribution were measured. The resulting data were analyzed to determine the relationships of salt stress with root uptake, hydraulic conductivity of xylem and foliar transpiration by using ANOVA, *LSD* and Pearson correlations.

**Important findings** The roots of *P. euphratica* seedlings were more responsive to salt stress than stem and leaves. Root length and root tips were significantly inhibited by the salt stresses imposed. Under the salt stress, root hydraulic conductivity was significantly reduced and root xylem was more vulnerable to cavitation. The responses of stem xylem conductivity to salt stresses varied with the level of salt stress. Under a mild ( $0.05 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ) and moderate ( $0.15 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ) salt stress, *Populus euphratica* seedlings adjusted hydraulic conductivity in stem xylem by increasing the wall thickness of conduit and between conduits as well the wall mechanical strength to maintain norm growth. Under a severe salt stress ( $0.30 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ), hydraulic conductivity and safety and efficacy of water transportation of stem xylem in *P. euphratica* seedlings significantly decreased accompanied by reduced stomatal conductance of leaves, which eventually inhibited the plant growth.

**Key words** xylem, hydraulic conductivity, vessel, root morphology, stomatal conductance

**Citation:** Zhou HH, Li WH (2015). Responses and adaptation of xylem hydraulic conductivity to salt stress in *Populus euphratica*. Chinese Journal of Plant Ecology, 39, 81–91. doi: 10.17521/cjpe.2015.0009

全世界盐渍化土壤面积约有 $10 \times 10^8 \text{ hm}^2$ , 占世界陆地面积的7.6%, 而中国是世界盐碱地大国之一, 盐渍土面积约 $0.27 \times 10^8 \text{ hm}^2$ , 大多分布在中国西北干旱区, 且这一面积随着人类的不合理灌溉正不断地扩大(高光林等, 2003)。土壤盐渍化已成为影响植物生长发育的重要环境限制因素(Evelin *et al.*, 2009)。一方面, 土壤盐胁迫会降低土壤水势, 发生渗透胁迫(Munns, 2002), 促使根系产生脱落酸传递到叶片(Kang & Zhang, 2004), 诱导植物发生水分胁迫, 使叶片气孔部分关闭(Rahnama *et al.*, 2010), 减少蒸腾(Schachtman & Goodger, 2008), 降低根系吸水能力(Navarro *et al.*, 2007; Aroca *et al.*, 2012; Calvo-Polanco *et al.*, 2014), 从而导致植物叶片同化能力的降低和植物总光合面积的下降(Nastou *et al.*, 1999; 杨启良等, 2009), 最终抑制植物生长。另一方面, 土壤盐胁迫也会通过离子毒害来影响酶活性、脂质代谢以及蛋白质合成等植物的代谢过程来抑制植物生长(Munns & Tester, 2008)。盐胁迫下, 植物根系会缺氧(Haeussler & Kabzems, 2006; Mariani *et al.*, 2006), 造成更多NaCl进入根系(Redfield *et al.*, 2003), 促使根系和冠层中的 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$ 浓度不断积累(Mansour, 1997; Apostol & Zwiazek, 2003)。高浓度 $\text{Na}^+$ 可置换质膜和细胞内膜系统所结合的 $\text{Ca}^{2+}$ , 使膜结构完整性及膜功能受到破坏(Boursiac *et al.*, 2008), 从而影响一系列生理代谢功能。另外, 高浓度 $\text{Na}^+$ 还会阻碍植物对 $\text{K}^+$ 和 $\text{Ca}^{2+}$ 的吸收和运输, 高浓度 $\text{Cl}^-$ 会抑制植物对 $\text{NO}_3^-$ 和 $\text{HPO}_4^{2-}$ 的吸收, 造成植物营养吸收不平衡, 使碳水化合物不能顺利地运输(张新春等, 2002; Apostol *et al.*, 2004; López-Pérez *et al.*, 2007), 从而抑制植物生长发育。

研究表明, 植物根可以通过改变细胞内渗透性来抵御一定程度的土壤盐胁迫。一种途径是增强质膜内水通道蛋白的数量和活性(Qi *et al.*, 2009; Calvo-Polanco *et al.*, 2014), 从而增强细胞膜渗透性, 调节根系的水分吸收能力(García-Sánchez *et al.*, 2000; Postaire *et al.*, 2010)。另一种途径是通过在植物体内累积脯氨酸、可溶性糖、甘氨酸、甜菜碱、甘露醇等代谢物的含量来平衡细胞质的水势, 减缓渗透胁迫(Aroca *et al.*, 2012; Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Calvo-Polanco *et al.*, 2014), 从而让植物适应盐胁迫。尽管有很多学者就NaCl胁迫对植物根水力导度的影响进行了研究, 但大多数的研究都集中在

短期的轻度盐胁迫实验处理(从几分钟到24 h或几天), 且都是针对根和根内细胞-细胞间的水分传导特征(细胞内物质积累和基因表达)研究(Guo *et al.*, 2006; Horie *et al.*, 2011; Muries *et al.*, 2011; Sutka *et al.*, 2011; Calvo-Polanco *et al.*, 2014)。对于长期盐胁迫, 尤其是高浓度盐胁迫下, 植物的根、茎、叶整个水分传导通道(木质部)的响应和形态适应研究较少。本研究以中国西北干旱、盐渍化区荒漠河岸林建群种胡杨(*Populus euphratica*) 2–3年生幼株为研究对象, 系统研究了轻度、中度和重度盐胁迫下胡杨根、茎、叶水分传输通道(木质部)的响应与适应, 以期对盐渍化区域的荒漠河岸林保护、恢复与重建提供理论基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 植物选择与试验设计

以干旱区荒漠河岸林的建群物种胡杨为研究材料, 于2011年4月, 选取2–3年生胡杨幼株栽种于PVC管(直径 $\times$ 深度= 32 cm  $\times$  70 cm)中。盆栽土壤为砂壤, 干容重为 $1.34 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ , 田间持水量为 $0.33 \text{ cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ , 管内土总质量60 kg。当盆栽土壤含水量低至15%田间持水量时, 土壤水势达 $-4.05 \text{ MPa}$ , 接近胡杨生长的凋萎水势, 因此试验过程中土壤含水量始终控制在15%田间持水量以上。移栽后一个月内, 统一正常管理, 待胡杨幼株萌芽成活后, 选取健康、长势一致的胡杨分为4组, 每组5株, 分别用0 (S0)、0.05 (S1)、0.15 (S2)和 $0.30 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$  (S3)的NaCl溶液进行分组灌溉。每7天用土钻取35 cm处土壤测定水分含量, 当含水量低于30%田间持水量时开始灌溉, 每次灌溉量为2 L, 灌溉后土壤含水量不超过80%田间持水量。为使每次灌水后盆内土壤盐尽量均匀分布, 在管内距植株8 cm左右各埋设一根直径2.5 cm的多孔渗水管, 渗水孔间距1.5 cm, 渗水孔直径0.3 cm。每次浇水时从渗水管内往下灌水。试验期间如遇降雨, 及时用防雨布遮盖盆栽区, 防止土壤水分的异常波动。分组灌溉处理3个月后, 测定相关指标。

### 1.2 叶片气孔导度测定

利用便携式稳态气孔计(SC-1, Decagon company, Pullman, USA)于灌溉处理结束后分别测定各组植株的叶片气孔导度。测定时选取枝条中部健康叶片, 测定时间10:00–18:00, 每2 h测一次。每株植

物测定3个叶片, 每片叶重复测定3次, 取其平均值。

### 1.3 木质部导水率及脆弱性曲线测定

利用木质部导水率及栓塞测量系统(xylem embolism meter, Bronkhorst, Montigny-Les-Cormeilles, Montigny-Les-Cormeilles, France)对各株植物直径( $d$ )  $2\text{ mm} \leq d < 5\text{ mm}$ 的根和茎木质部导水率进行测定。每株植物取直径2–5 mm范围内的新鲜根和枝条截为5–15 cm的小段1–3段, 迅速用铝箔纸包好放入黑塑料袋, 置于便携式冰箱中, 带回实验室立即进行导水率测定。其中, 样品起始导水率( $K_0$ ,  $\text{kg}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ )的测定: 在可防止根和茎中水分外溢的0.5–1.0 kPa低压下, 通过滤孔径为0.22  $\mu\text{m}$ 的过滤器, 用1  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{CaCl}_2$ 溶液(pH 6)测定木质部导水率; 样品最大导水率( $K_{\text{max}}$ ,  $\text{kg}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ )的测定: 在0.2 MPa高压下, 用1  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{CaCl}_2$ 溶液冲洗导管, 直至根或茎导管内无气泡溢出为止, 然后在0.5–1.0 kPa低压下再次测定木质部导水率(Zhou *et al.*, 2013)。之后采用外源空气加压装置分别给每个样品中部加压, 压力水平设置为0.5、1.0、1.5、2.0、2.5、3.0、3.5、4.0、4.5 MPa, 每个压力水平加压10 min, 然后在0.5–1.0 kPa低压下, 通过滤孔径为0.22  $\mu\text{m}$ 的过滤器, 用1  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{CaCl}_2$ 溶液(pH 6)分别测定木质部导水率( $K_p$ )(Trifiiò *et al.*, 2007)。样品比导率( $K_s$ )和导水损失率( $\text{PLC}$ )分别通过公式来计算(Zhou *et al.*, 2013):  $K_s = K (\text{kg}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}) \times \text{样品长度}(\text{m})/\text{样品横截面积}(\text{m}^2)$ ;  $\text{PLC} = 100 (1 - K_{s0}/K_{s\text{max}})$ ,  $K_{s0}$ 和 $K_{s\text{max}}$ 分别指初始比导率和最大比导率。每组植株根或茎的重复测定数据为5–15组(即每组测定5株, 每株测定1–3小段样品)。

### 1.4 导管微观结构的测定

每株胡杨在主枝条上取1–2 cm茎段, 将其均分为3段样品, 每一处理共计15个样品。将样品放入2 cm高的玻璃瓶中, 用FAA (75%乙醇:福尔马林:冰醋酸= 90 mL: 5 mL: 5 mL)固定、封存。从FAA固定液中取出样品, 依次进行乙醇逐级脱水、二甲苯透明和石蜡包埋处理, 采用切片机(Leica CM1900, Wetzlar, Germany)进行切片, 将切片进行番红-固绿双重染色后用中性树胶封片制成永久切片。测量时, 将切片置于光学显微镜下观察并拍照, 用木细胞图像分析系统(WinCELL Regent Instrument, Sainte-Foy, Canada)计算导管直径、导管密度、导管壁厚度、壁间厚度和导管壁机械强度。

### 1.5 植物根系分布

剖开PVC管, 将整株植株小心地挖出, 挖掘时保持植物根系的原始分布状态, 并将断裂在土壤中的根系按土层顺序拼接好, 保证根系的完整性, 拍照, 然后按照其在土壤中的深度(0–30 cm、30–60 cm、60–100 cm)分别剪断, 采用根系扫描分析系统(WinRHIZO, Regent Instrument, Sainte-Foy, Canada)进行扫描、分析, 获得根长、根密度、根系表面积和根尖数等指标。

### 1.6 数据统计分析和处理

运用统计软件SPSS 13.0 (SPSS, Chicago, USA)对实验数据进行分析处理。对CK、S1、S2和S3不同浓度NaCl溶液灌溉处理间的差异显著性用单因素方差分析(one-way ANOVA)以及最小显著差数法(LSD)检验,  $p < 0.05$ 即为显著差异。其中, 木质部栓塞度数据在差异分析前进行了反正弦变换。根系形态与水分传导能力的相关性用皮尔逊相关分析(Pearson correlation),  $\text{Sig.} < 0.05$ 为显著性,  $\text{Sig.} < 0.01$ 为极显著。制图采用SigmaPlot 12.5 (SigmaPlot, Systat Software, USA)完成。

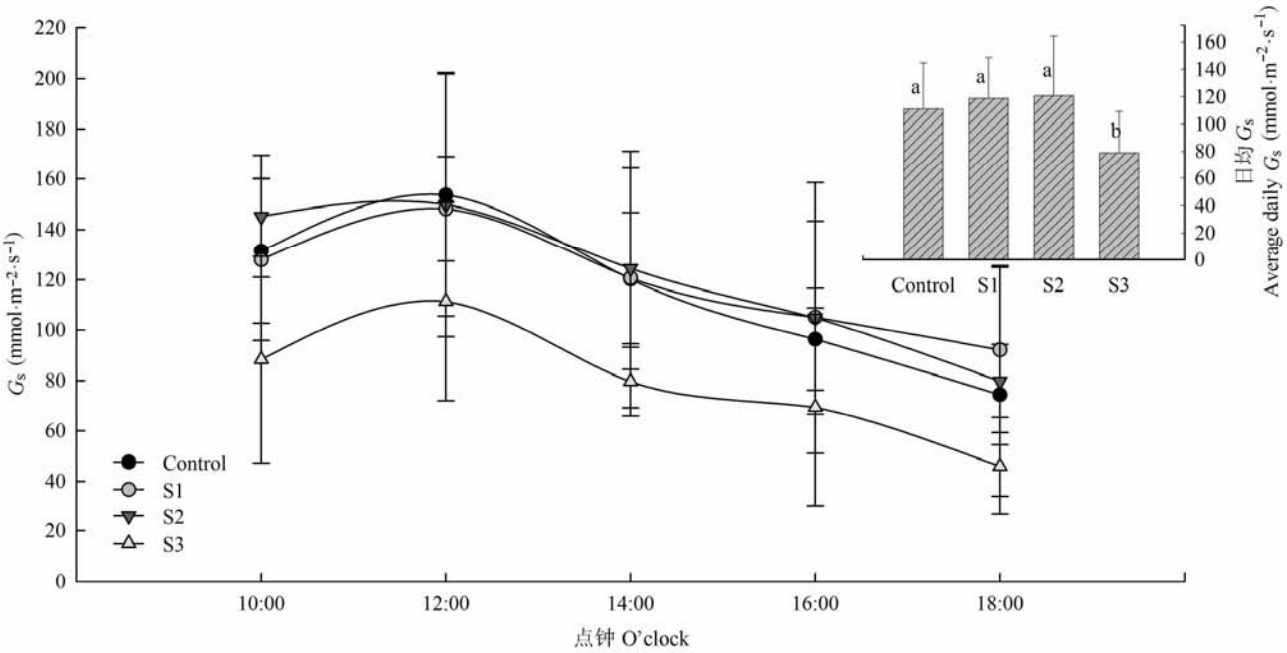
## 2 结果和分析

### 2.1 胡杨幼株叶片气孔导度对盐胁迫的响应

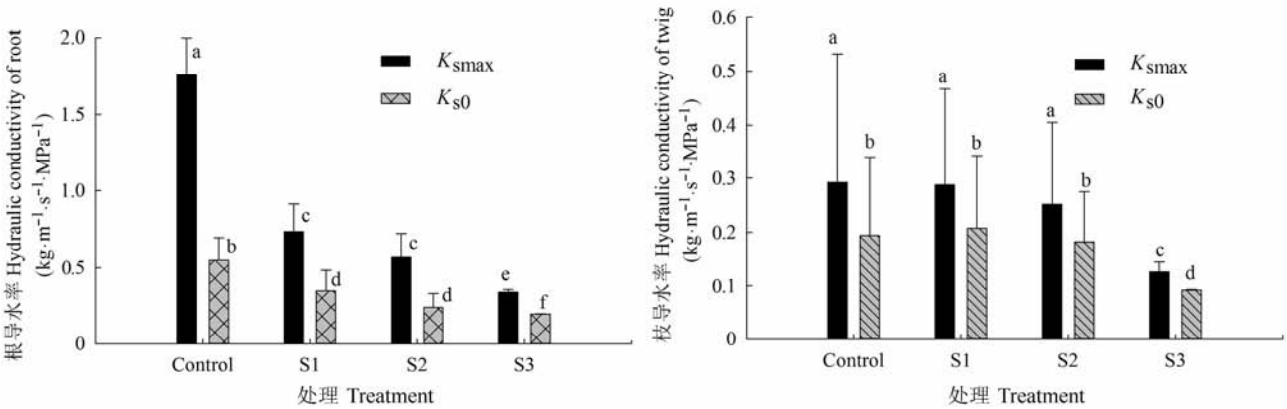
气孔是植物进行光合作用和蒸腾的主要通道, 从图1可看出, 胡杨幼株叶片气孔导度日变化呈上升-下降倒U型趋势。黎明时, 气孔导度开始增加, 用以进行光合作用和蒸腾蒸发, 到12:00达到日变化最高值, 随后气孔导度降低, 这可有效地减少植物的蒸腾, 以保证植物水分利用效率。与对照相比, S1和S2处理水平下胡杨幼株叶片气孔导度日变化实时值和日均值均未发生明显变化( $p > 0.05$ , 图1), 表明轻度和中度盐胁迫并未影响胡杨幼株的正常光合作用和蒸腾, 生长发育未受到限制。但S3处理水平下胡杨幼株叶片气孔导度较对照显著下降( $p < 0.05$ , 图1), 其中日平均气孔导度仅为对照水平下气孔导度的70.93%, 近30%的气孔关闭, 表明重度盐胁迫已显著抑制植物的光合和蒸腾等生理活动, 对植株造成了生理危害, 生长发育受限。

### 2.2 胡杨幼株木质部导水率对盐胁迫的响应

盐胁迫处理和对照处理下, 胡杨幼株的木质部潜在最大导水率均显著高于初始导水率( $p < 0.05$ , 图2), 表明胡杨木质部的水分运输可调控范围较大;



**图1** 各浓度盐胁迫处理下胡杨幼株叶片气孔导度( $G_s$ )日变化(平均值±标准误差)。不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ ,  $LSD$ )。Control, 对照  $0 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S1,  $0.05 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S2,  $0.15 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S3,  $0.30 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 。  
**Fig. 1** Diurnal changes in stomatal conductance ( $G_s$ ) of leaves in *Populus euphratica* seedlings under different concentration salt stresses (mean  $\pm$  SE). Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ,  $LSD$ ). Control,  $0 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S1,  $0.05 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S2,  $0.15 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S3,  $0.30 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ .



**图2** 各浓度盐胁迫处理下胡杨幼株根和茎木质部导水率(平均值±标准误差)。  $K_{s0}$ , 初始比导率;  $K_{smax}$ , 最大比导率。不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ ,  $LSD$ )。Control, 对照  $0 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S1,  $0.05 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S2,  $0.15 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S3,  $0.30 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 。  
**Fig. 2** Hydraulic conductivity of roots and stems of *Populus euphratica* seedlings under different concentration salt stresses (mean  $\pm$  SE).  $K_{s0}$ , initial hydraulic conductivity per unit volume.  $K_{smax}$ , maximum hydraulic conductivity. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ,  $LSD$ ). Control,  $0 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S1,  $0.05 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S2,  $0.15 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ; S3,  $0.30 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ .

对照处理下,根和茎的潜在最大导水率分别为初始导水率的3.21倍和1.51倍, S1处理下分别为2.11倍和1.39倍, S2处理下分别为2.38倍和1.38倍, S3处理下分别为1.73倍和1.36倍, 这表明随着盐胁迫的增加,胡杨木质部水分传导效率的可调节范围逐渐变小。各盐分处理水平下,胡杨幼株根木质部初始导水率

和潜在最大导水率均显著下降( $p < 0.05$ ), S1、S2和S3处理下初始导水率较对照分别下降了36.40%、56.98%和64.24%,表明盐胁迫的增加明显抑制了根木质部的吸水效率。S1和S2处理下,胡杨幼株茎木质部初始导水率和潜在最大导水率与对照相比均没有显著变化( $p > 0.05$ , 图2),表明轻度和中度盐分处

理并未明显影响茎木质部的水分传输能力。S3处理水平下, 胡杨幼株茎木质部的潜在最大导水率和初始导水率均较对照显著下降( $p < 0.05$ , 图2), 分别下降了56.75%和52.35%, 表明重度盐胁迫已明显抑制了胡杨茎的水分传导速率, 且显著减小了茎水分运输的调控能力和范围。

图3是不同处理下胡杨幼株根和茎木质部栓塞程度对不同压强的脆弱性响应曲线。从根木质部栓塞脆弱性曲线可看出(图3A), 对照处理下, 空气压强小于2.0 MPa时, 胡杨根木质部栓塞度小于25%, 水力传输正常; 空气压强大于2.5 MPa时, 胡杨根木质部栓塞度大于50%, 即50%的水分传输能力受抑制; 空气压强大于3.0 MPa时, 胡杨根木质部栓塞度大于75%, 水分传输仅为正常气压下的25%, 水分传输能力严重受损; 空气压强大于4.0 MPa时, 胡杨根木质部栓塞度大于95%, 即绝大部分根木质部发生空穴化, 木质部已无法进行水分运输, 胡杨将面临死亡。相对于对照处理, S1水平处理下, 胡杨幼株根木质部栓塞度在正常气压下已达到25%; 1.0 MPa下栓塞度超过50%; 2.5 MPa下栓塞度超过75%; 4.0 MPa下栓塞度已超过98%。S2处理下, 胡杨根木质部栓塞度在正常气压下达42.15%; 0.5 MPa下栓塞度已超过50%; 1.5 MPa下栓塞度已超过75%; 3.5 MPa下栓塞度已达到95%左右。S3处理下, 胡杨根木质部栓塞度在正常气压下达88%; 1.0 MPa下栓塞度已超过95%, 这表明盐胁迫显著增加了根系木质部栓

塞程度, 严重抑制了根系的吸水速率和能力。

茎木质部脆弱性曲线(图3B)表明: 对照处理下, 在空气压强小于1.5 MPa时胡杨幼株茎木质部栓塞度小于25%; 空气压强增加到3.0 MPa时, 木质部栓塞程度达到50%以上; 空气压强大于4.0 MPa时, 75%以上的水分传输能力受到影响; 气压超过4.5 MPa时, 木质部栓塞超过95%。相对于对照处理, S1水平处理下, 胡杨幼株木质部栓塞程度在0.5 MPa气压下已达到25%以上; 3.0 MPa下, 茎木质部栓塞度达到50%以上; 超过3.5 MPa时, 栓塞度达到75%以上; 气压达到4.0 MPa, 胡杨水分传导能力完全受限。S2水平处理下, 正常大气压下胡杨幼株茎木质部栓塞程度已达到25%以上; 气压超过2.5 MPa下, 栓塞度已超过50%; 3.5 MPa下, 栓塞度达到75%以上; 超过4.0 MPa, 木质部水分传输完全受限。S3水平处理下, 正常大气压下胡杨幼株茎木质部的栓塞程度已达到40%; 0.5 MPa气压下, 栓塞度就已达到近50%; 3.0 MPa下, 栓塞度已达到75%; 超过4.0 MPa时, 水分输导能力完全受限。由此可看出, 尽管轻度和中度盐胁迫下, 胡杨茎木质部的栓塞程度较对照已明显受到影响, 尤其是在外界气压增加条件下, 但水分传导速率变化不显著, 这表明胡杨茎木质部水分传导在轻度和中度盐胁迫下具有一定的适应和自我调节能力, 但随着盐胁迫浓度的增加, 胡杨茎木质部水分传导的自我适应和调控能力显著减弱, 外界环境压力将加速胡杨水分传输能力的降

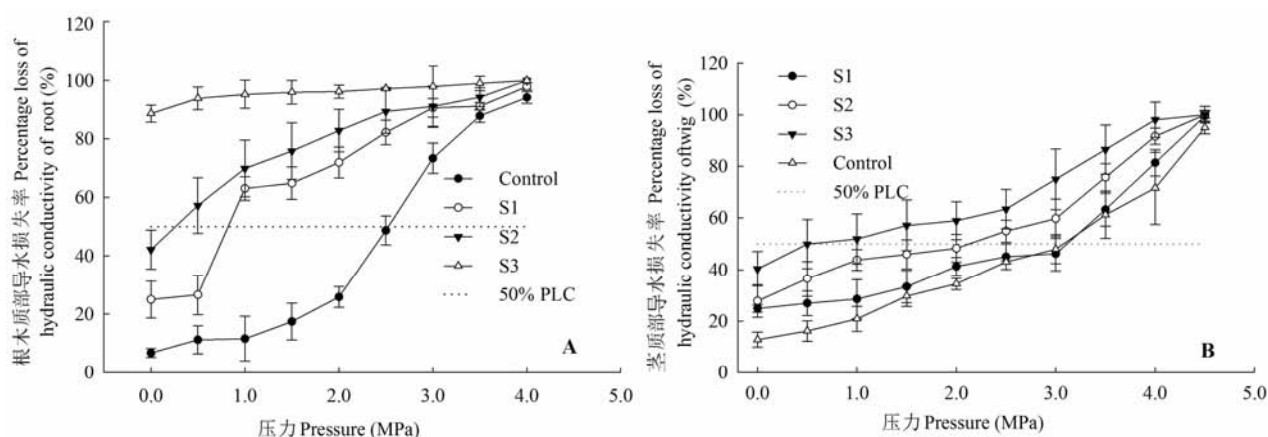


图3 各浓度盐胁迫处理下胡杨根和茎木质部栓塞度脆弱性曲线(平均值 $\pm$ 标准误差)。PLC, 导水损失率。Control, 对照0 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S1, 0.05 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S2, 0.15 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S3, 0.30 mol·L<sup>-1</sup> NaCl。

**Fig. 3** Curves of xylem vulnerability to cavitation in roots and stems of *Populus euphratica* seedlings under different concentration salt stresses (mean  $\pm$  SE). PLC, percentage loss of hydraulic conductivity. Control, 0 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S1, 0.05 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S2, 0.15 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S3, 0.30 mol·L<sup>-1</sup> NaCl.

低, 加速其对胡杨生长发育的危害。

对比根和茎木质部的脆弱性曲线可以看出, 根木质部比茎木质部对盐胁迫更敏感, 在盐胁迫浓度增加时, 根更易发生栓塞, 吸水效率受滞更大。

### 2.3 胡杨幼株茎木质部导管微观结构对盐胁迫的响应

通过对不同处理水平的胡杨茎木质部导管显微结构观察(图4), 我们发现胡杨可能可以通过改变木质部导管细胞微观结构来调节茎木质部水分传输效率, 以适应盐胁迫。与对照相比, 盐胁迫处理下胡杨茎木质部导管直径减小, 导管数量增加, 导管壁厚度、导管壁间厚度以及导管壁的机械强度均增加。木质部水分运输效率主要依靠导管直径和导管密度, 导管直径越大、密度越高, 导管的水分输导率越高, 但直径越大的导管越易于栓塞, 即大导管不利于水分输导的安全性。同时管壁厚度和机械强度也是影响水分输导安全的重要因素, 厚度和强度增加, 抗栓塞能力增强, 其水分输导的安全性增强。方差分析显示, S1和S2处理下, 尽管导管直径较对照减小, 但差异并不显著( $p > 0.05$ ), 而导管密度、管壁厚度、管壁间厚度以及管壁机械强度差异与对照相比均达到显著水平( $p < 0.05$ ), 这表明轻度和中度盐胁迫下胡杨茎木质部通过增加导管密度消除了直径变小的弊端, 保持了木质部的水分传输效率, 同时通过增加管壁厚度和机械强度提高了水分输导的安全性, 从而保持水分传输效率以适应盐胁迫带来的不利影响。S3处理下导管直径较对照显著下降, 下降

幅度近10% ( $p < 0.05$ , 图4), 表明重度盐胁迫已显著抑制了胡杨幼株木质部的输水效率; 导管密度、管壁厚度、管壁间厚度以及管壁机械强度与对照相比均显著增加( $p < 0.05$ ), 但与S2水平处理相比差异不显著( $p > 0.05$ , 图4), 这表明重度盐胁迫下胡杨幼株木质部栓塞明显增强, 输水安全性的自我调节有效性已减弱。

### 2.4 胡杨幼株根系对盐胁迫的响应

图5是不同盐浓度处理水平下的胡杨幼株根系形态和分布图(每组中挑选了一个典型的), 从图5中可以看出, 盐胁迫对胡杨幼株的根系生长有显著影响。从根长来看, S1、S2和S3处理下胡杨幼株总根长分别为对照植株总根长的27.88%、21.00%和10.06%。从不同级别根长分布来看, 对照处理下, 0–5 mm、5–10 mm、10–20 mm和> 20 mm根的根长分别占总根长的59.99%、19.73%、13.63%和6.69%; S1处理下, 0–5 mm、5–10 mm、10–20 mm和> 20 mm根的根长分别占总根长的28.69%、19.56%、22.51%和29.24%; S2处理下, 0–5 mm、5–10 mm、10–20 mm和> 20 mm根的根长分别占总根长的7.39%、14.63%、33.48%和44.40%; S3处理下, 0–5 mm、5–10 mm、10–20 mm和> 20 mm根的根长分别占总根长的1.52%、5.28%、7.87%和85.33% (图6)。方差分析表明, 各处理间的总根长和不同级别根的根长变化均达到显著水平( $p < 0.05$ , LSD分析数据未列出)。各处理水平下根表面积和根体积变化与根长变化相似, 盐胁迫下根总表面积和根总体积较对照迅速下降,

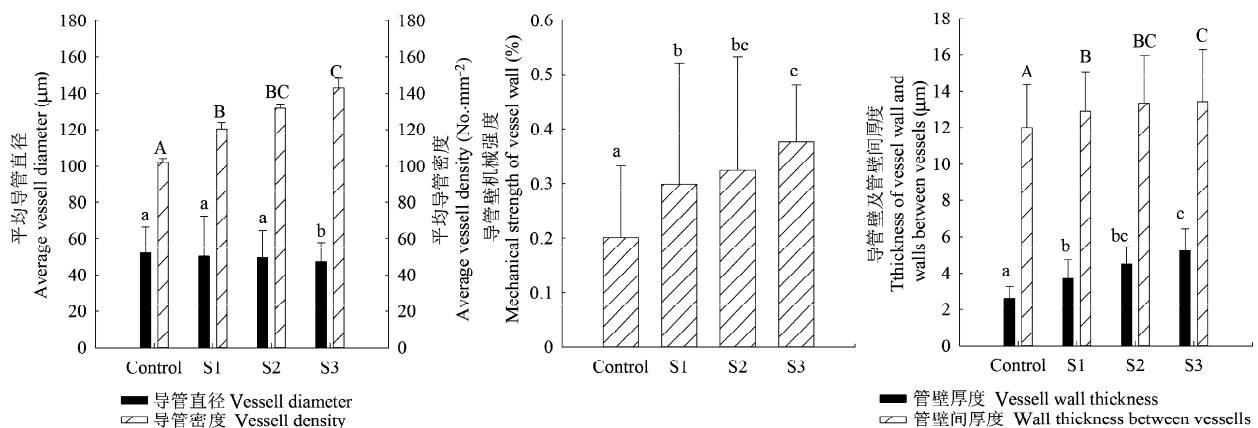


图4 各浓度盐胁迫处理下胡杨幼株茎木质部导管显微结构特征(平均值±标准误差)。Control, 对照0 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S1, 0.05 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S2, 0.15 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S3, 0.30 mol·L<sup>-1</sup> NaCl。

Fig. 4 Anatomical structure of stem xylem vessels in *Populus euphratica* seedlings under different concentration salt stresses (mean ± SE). Control, 0 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S1, 0.05 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S2, 0.15 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S3, 0.30 mol·L<sup>-1</sup> NaCl.



图5 各浓度盐胁迫处理下胡杨幼株根形态生长与分布。A, 对照处理(0 mol·L<sup>-1</sup> NaCl溶液处理水平); B, S1处理(0.05 mol·L<sup>-1</sup> NaCl溶液处理水平); C, S2处理(0.15 mol·L<sup>-1</sup> NaCl溶液处理水平); D, S3处理(0.30 mol·L<sup>-1</sup> NaCl 溶液处理水平)。  
Fig. 5 Root morphology and distribution of *Populus euphratica* seedlings under different concentration salt stresses. A, control level (0 mol·L<sup>-1</sup> NaCl solution); B, S1 level (0.05 mol·L<sup>-1</sup> NaCl solution); C, S2 level (0.15 mol·L<sup>-1</sup> NaCl solution); D, S3 level (0.30 mol·L<sup>-1</sup> NaCl solution).

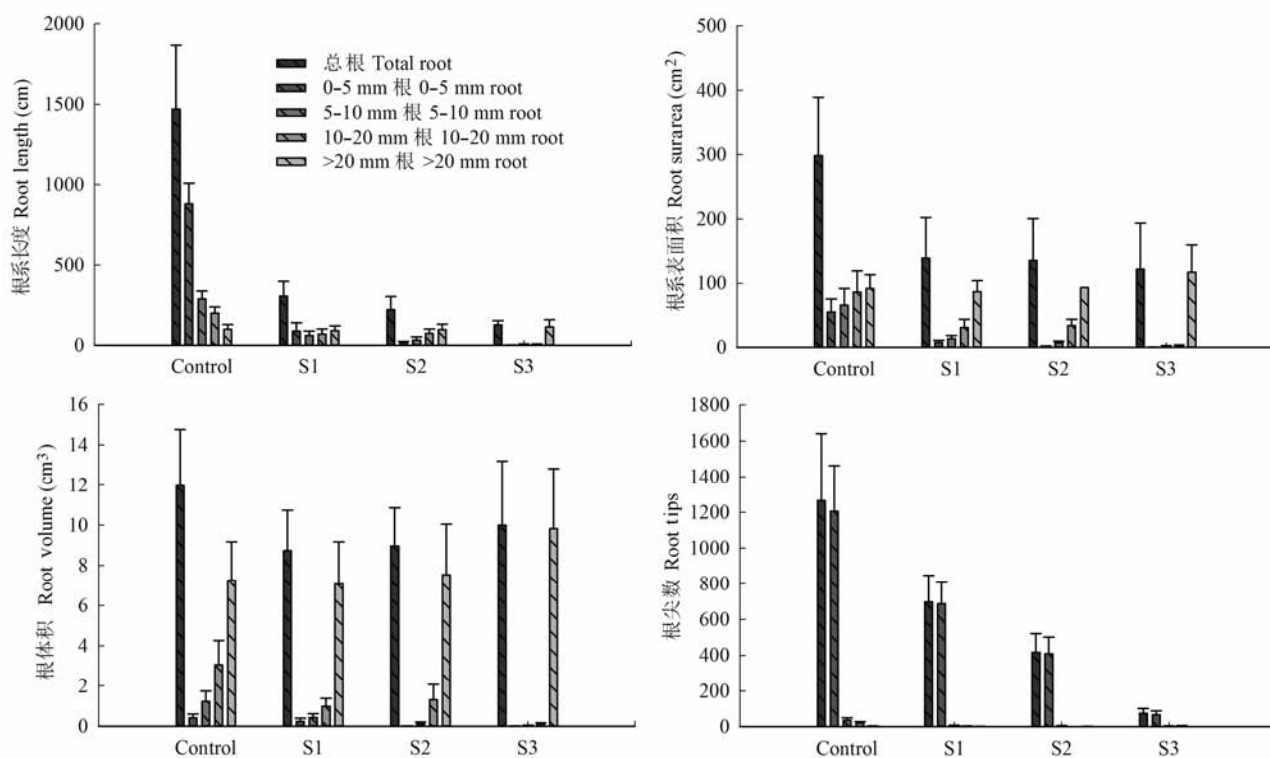


图6 各浓度盐胁迫处理下胡杨幼株根系特征(平均值±标准误差)。Control, 对照0 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S1, 0.05 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S2, 0.15 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S3, 0.30 mol·L<sup>-1</sup> NaCl。

Fig. 6 Root characteristics of *Populus euphratica* seedlings under different concentration salt stresses (mean ± SE). Control, 0 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S1, 0.05 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S2, 0.15 mol·L<sup>-1</sup> NaCl; S3, 0.30 mol·L<sup>-1</sup> NaCl.

S1、S2和S3处理下的根总表面积和总体积分别为对照的46.67%、45.42%、40.78%和73.10%、75.00%和80.61%, 且细根(0–5 mm和5–10 mm)根表面积和根体积占根总表面积和总体积的比例较对照显著下降(图6,  $p < 0.05$ , *LSD*分析数据未列出)。对照处理下, 0–10 mm根表面积和根体积分别占根总表面积和总体积的40.52%和13.67%, 但S1处理下此比例下降为15.35%和7.7%, S2处理下此比例下降为6.16%和1.46%, S3处理下此比例下降为1.84%和0.51% (图6)。以上结果表明, 盐胁迫明显抑制了根系的生长, 尤其是细根(0–5 mm和5–10 mm)的生长, 且随着盐胁迫浓度的增加, 这种抑制作用越明显。

根尖是植株根系从土壤吸水的主要器官, 吸水效率和吸水量与根尖数呈正比。胡杨幼株90%以上的根尖都集中在0–5 mm的细根上, 随着盐胁迫浓度的增加, 根尖数明显减少, S1、S2和S3处理下, 根尖数分别为对照处理的55.18%、32.96%和6.01% (图6), 各处理间差异达到显著水平( $p < 0.05$ , *LSD*数据未列出)。这表明, 盐胁迫显著抑制了根尖数的形成, 从而明显影响了根系的吸水能力。



表1 根系形态与水分传导能力的Pearson相关性  
Table 1 Pearson correlation between root characteristics and hydraulic conductivity

	总根长 Total root length	总根尖数 No. of total root tips	0–5 mm根长 0–5 mm root length	0–5 mm根尖数 No. of 0–5 mm root tips	5–10 mm根长 5–10 mm root length	5–10 mm根尖数 No. of 5–10 mm root tips
最大比导率 $k_{\text{max}}$	0.567*	0.841*	0.631*	0.854*	0.604*	0.538*
初始比导率 $k_{\text{d0}}$	0.494	0.800*	0.565*	0.815*	0.538*	0.460

\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ .  $K_{\text{d0}}$ , initial hydraulic conductivity per unit volume.  $K_{\text{max}}$ , maximum hydraulic conductivity.

3 讨论和结论

3.1 根木质部水分传输对盐胁迫的响应与适应

根是植物从土壤中吸收水分和养分的主要器官(郭世荣, 2003)。作为最早感受逆境胁迫信号的根系, 对盐胁迫的敏感度高于地上部分(Cramer *et al.*, 1986)。短期的盐胁迫处理显示, 轻度盐胁迫可以刺激植物根系的生长, 使植物的主根长和总根长都有所增加, 但高浓度胁迫下, 植物根系生长受明显抑制(弋良朋和王祖伟, 2011; 王素平等, 2006)。我们的研究表明, 3种浓度盐胁迫下胡杨幼株根系生长均受到了明显抑制, 尤其是细根(0–10 mm)和根尖的数量(图6)。造成这种差异的原因可能是本研究中胡杨的耐盐性不强, 且本试验中盐胁迫时间较长。

细根和根尖的数量与胡杨根系导水效率成正相关(表1)。根系生长受限降低了根系吸收面积, 加之根系存储 $\text{Na}^+$ 相对较多, 木质部汁液中积累了较高浓度的 $\text{Cl}^-$ , 导致离子毒害的发生, 此外土壤盐胁迫也降低了土壤水势, 这将进一步减弱根系的吸水和传输能力(Martínez-Ballesta *et al.*, 2000; Apostol *et al.*, 2004; Navarro *et al.*, 2007; 杨启良等, 2009; 姚立民等, 2011; Calvo-Polanco *et al.*, 2014)。植物水分传输有两种途径, 一种是细胞-细胞间的水分传输途径, 一种是木质部内水分传输途径。大量研究证实, 盐胁迫下根细胞内通道蛋白活性和数量以及渗透物质积累增加(Qi *et al.*, 2009; Aroca *et al.*, 2012; Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Calvo-Polanco *et al.*, 2014), 但也有研究表明盐胁迫下根细胞内水通道蛋白显著受抑, 根系导水率与根系水通道蛋白的含量出现一致下调(Martínez-Ballesta *et al.*, 2003, 2008)。我们的研究表明, 盐胁迫显著降低了根木质部初始导水率和潜在最大导水率, 且随着盐分浓度的增加, 潜在导水率与初始导水率间的差异减小(图2), 即盐胁迫缩小了根木质部对水分传导率的调节范围。盐胁迫使根更易发生栓塞, 显著加剧了木质部栓塞脆弱性(图3), 减弱了木质部对逆境的抵御能力。这表

明盐胁迫可能抑制了胡杨幼株根细胞内的水通道蛋白的活动(数量和活性)和渗透物质的积累, 并限制了胡杨幼株根系生长, 导致根木质部导水速率的降低。

3.2 茎木质部水分传输对盐胁迫的响应与适应

茎木质部是植物将根部水分运输至叶片的重要通道。三种浓度土壤盐胁迫处理下胡杨幼株茎木质部栓塞程度均受到明显影响, 但胡杨幼株的水分传导速率仅在重度盐胁迫下显著下降, 在轻度和中度盐胁迫下与对照相比却并没有发生显著变化。这表明, 在轻度和中度盐胁迫下, 胡杨茎木质部具有一定的自我调节能力。这可能与细胞内水通道蛋白数量和活性或渗透物质积累有关(Maurel, 1997; Zhang *et al.*, 2003; Qi *et al.*, 2009; Aroca *et al.*, 2012; Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Calvo-Polanco *et al.*, 2014)。但也有研究表明, 盐胁迫还可以通过改变细胞形态来调节水分传导(López-Pérez *et al.*, 2007; Navarro *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2008)。木质部导管是影响水分传输的重要参数。根据Hagen-Poiseuille定律, 在其他条件一致时, 水在导管中的导水速率与导管直径的4次方成正比, 即导管直径越大, 导管运输水分的能力越强, 导水率越大(Bass, 1982)。大导管高流率体现了导管输水的“有效性”, 但却降低了水分输导的“安全性”, 因为大导管细胞壁薄, 机械强度低, 更容易引发气穴化, 发生阻塞(Zimmermann, 1983)。本研究分析导管细胞的解剖结构发现, 轻度和中度盐胁迫下, 与对照相比, 胡杨幼株导管直径并未显著减小, 而导管密度、管壁厚度、管壁间厚度以及管壁机械强度显著提高; 重度盐胁迫下, 茎导管直径较对照显著下降, 导管密度、管壁厚度、管壁间厚度和管壁机械强度与S2处理差异并不显著。这表明轻度和中度盐胁迫下胡杨茎木质部可能是通过增加导管密度来消除了导管直径变小的弊端, 保持了木质部的输水效率, 同时通过增加管壁厚度和机械强度提高了水分输导的安全性, 从而保证了胡杨的正常生长; 但重度盐胁迫下



胡杨幼株木质部栓塞明显增强, 输水有效性和安全性显著下降, 木质部水分传导的自我适应和调控能力显著减弱, 导致木质部水分传导速率急速下降。

叶片是植物进行蒸腾作用的主要器官, 其产生的蒸腾拉力也是根系向地上部运输水分的主要动力。大量研究表明, 随着盐浓度的增加, 植物气孔部分关闭, 气孔导度、蒸腾速率和光合速率减小 (Sobrado, 2001; 袁琳等, 2005; López-Bernguer *et al.*, 2006; Navarro *et al.*, 2007; 薛延丰和刘兆普, 2008)。本研究发现轻度和中度盐胁迫下, 由于胡杨幼株茎木质部导水速率较高, 叶片水分充足, 使得叶片气孔导度并未发生显著变化, 同时较强的蒸腾拉力又进一步加速了水分的传导, 因此胡杨的光合作用并未受到明显影响, 维持了植物的正常生长发育。然而, 随着盐浓度的继续增加, 胡杨叶片气孔导度显著下降, 气孔通过短期行为以有限的水分丧失来换取最大 $\text{CO}_2$ 同化量, 导致叶片蒸腾速率下降, 水分利用率升高, 进而提高植物对盐胁迫的适应性 (Cowan, 1982; 卢元芳和冯立田, 1999; 王素平等, 2006), 但这种适应能力是有限的, 随着胁迫时间的延长, 植株水分失衡加剧, 叶片膨压降低, 叶片含水量进一步下降, 光合能力持续下降, 光合产物降低, 最终抑制了胡杨的生长发育。

综上所述, 本文系统分析了胡杨幼株根、茎、叶水分传输通道对不同浓度盐胁迫的响应和适应。胡杨幼株根系对盐胁迫的敏感性高于茎和叶, 盐胁迫下根系生长和根尖数显著受到抑制, 根木质部易于发生栓塞, 导水率明显降低。胡杨幼株茎木质部导水率对盐胁迫的响应依盐分浓度而定, 在轻度( $0.05 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl溶液)和中度( $0.15 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl溶液)盐胁迫下, 胡杨可以通过协调导管输水的有效性和安全性来调节木质部的导水率, 维持植物正常生长; 在重度( $0.30 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl溶液)盐胁迫下, 胡杨茎木质部导管的输水有效性和安全性均明显降低, 木质部导水率显著下降, 并伴随叶片气孔导度的显著降低, 从而严重抑制了胡杨的光合和生长。本文未涉及胡杨幼株细胞内水通道蛋白和渗透物质的研究和分析, 这在一定程度上限制了本文进一步分析茎木质部对轻度和中度盐胁迫的细胞内调节和适应机制。

**基金项目** 国家自然科学基金(41271061)和新疆维吾尔自治区自然科学基金(2014211A077)。

## 参考文献

- Apostol KG, Zwiazek JJ (2003). Hypoxia affects root sodium and chloride concentrations and alters water conductance in salt-treated jack pine (*Pinus banksiana*) seedlings. *Trees*, 17, 251–257.
- Apostol KG, Zwiazek JJ, MacKinnon MD (2004). Naphthenic acids affect plant water conductance but do not alter shoot  $\text{Na}^+$  and  $\text{Cl}^-$  concentrations in jack pine (*Pinus banksiana*) seedlings. *Plant and Soil*, 263, 183–190.
- Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano JM (2012). Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, 63, 43–47.
- Bass P (1982). *New Perspectives in Wood Anatomy*. The Hague, Nijhoff, Junk. 252–263.
- Boursiac Y, Boudet J, Postaire O, Luu DT, Tournaire-Roux C, Maurel C (2008). Stimulus-induced downregulation of root water transport involves reactive oxygen species-activated cell signalling and plasma membrane intrinsic protein internalization. *The Plant Journal*, 56, 207–218.
- Calvo-Polanco M, Sánchez-Romera B, Aroca R (2014). Mild salt stress conditions induce different responses in root hydraulic conductivity of *Phaseolus vulgaris* over-time. *PLoS ONE*, 9, e90631.
- Cowan IR (1982). Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H eds. *Physiological Plant Ecology II Water Relations and Carbon Assimilation*. Springer-Verlag, Berlin. 589–613.
- Cramer GR, Läuchli A, Epstein E (1986). Effects of NaCl and  $\text{CaCl}_2$  on ion activities in complex nutrient solutions and root growth of cotton. *Plant Physiology*, 81, 792–797.
- Evelin H, Kapoor R, Giri B (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: A review. *Annals of Botany*, 104, 1263–1280.
- Gao GL, Jiang WB, Yu KJ, Wang LJ (2003). A review of studies on effect of salt stress on photosynthesis in fruit crops. *Journal of Fruit Science*, 20, 493–497. (in Chinese with English abstract) [高光林, 姜卫兵, 俞开锦, 汪良驹 (2003). 盐胁迫对果树光合生理的影响. 果树学报, 20, 493–497.]
- García-Sánchez F, Carvajal M, Sanchez-Pina MA, Martínez V, Cerdá A (2000). Salinity resistance of *Citrus* seedlings in relation to hydraulic conductance, plasma membrane ATPase and anatomy of the roots. *Journal of Plant Physiology*, 156, 724–730.
- Guo L, Wang ZY, Lin H, Cui WE, Chen J, Liu M, Chen ZL, Qu LJ, Gu H (2006). Expression and functional analysis of the rice plasma-membrane intrinsic protein gene family. *Cell Research*, 16, 277–286.
- Guo SR (2003). *Soilless Culture*. China Agriculture Press, Beijing. 20–35, 114. (in Chinese) [郭世荣 (2003). 无土栽培学. 中国农业出版社, 北京. 20–35, 114.]

- Haeussler S, Kabzems R (2006). Aspen plant community response to organic matter removal and soil compaction. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 2030–2044.
- Horie T, Kneko T, Sugimoto G, Sasano S, Panda SK, Shibasaka M, Katsuhara M (2011). Mechanisms of water transport mediated by PIP aquaporins and their regulation via phosphorylation events under salinity stress in barley roots. *Plant and Cell Physiology*, 52, 663–675.
- Kang SZ, Zhang JH (2004). Controlled alternate partial root-zone irrigation: Its physiological consequences and impact on water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2437–2446.
- López-Berenguer C, García-Viguera C, Carvajal M (2006). Are root hydraulic conductivity responses to salinity controlled by aquaporins in broccoli plants? *Plant and Soil*, 279, 13–23.
- López-Pérez L, Fernández-García N, Olmos E, Carvajal M (2007). The phi thickening in roots of broccoli plants: An acclimation mechanism to salinity? *International Journal of Plant Sciences*, 168, 1141–1149.
- Lu YF, Feng LT (1999). Effects of NaCl stress on water and photosynthetic gas exchange of spinach leaves. *Plant Physiology Communications*, 35, 290–292. (in Chinese)
- [卢元芳, 冯立田 (1999). NaCl 胁迫对菠菜叶片中水分和光合气体交换的影响. 植物生理学通讯, 35, 290–292.]
- Mansour MMF (1997). Cell permeability under salt stress. In: Jaiwal PK, Singh RP, Gulati A eds. *Strategies for Improving Salt Tolerance in Higher Plants*. Science Publishers, Boca Raton, USA. 87–110.
- Mariani L, Chang SX, Kabzems R (2006). Effects of tree harvesting, forest floor removal, and compaction on soil microbial biomass, microbial respiration, and N availability in a boreal aspen forest in British Columbia. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 1734–1774.
- Martínez-Ballesta MC, Aparicio F, Pallás V, Martínez V, Carvajal M (2003). Influence of saline stress on root hydraulic conductance and PIP expression in *Arabidopsis*. *Journal of Plant Physiology*, 160, 689–697.
- Martínez-Ballesta MDC, Bastías E, Zhu CF, Schaffner AR, González-Moro B, González-Murua C, Carvajal M (2008). Boric acid and salinity effects on maize roots. Response of aquaporins ZmPIP1 and Zm PIP2, and plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase, in relation to water and nutrient uptake. *Physiologia Plantarum*, 132, 479–490.
- Martínez-Ballesta MDC, Martínez V, Carvajal M (2000). Regulation of water channel activity in whole roots and in protoplasts from roots of melon plants grown under saline conditions. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27, 685–691.
- Maurel C (1997). Aquaporins and water permeability of plant membranes. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48, 399–429.
- Munns R (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment*, 25, 239–250.
- Munns R, Tester M (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651–681.
- Muries B, Faize M, Carvajal M, Martínez-Ballesta C (2011). Identification and differential induction of the expression of aquaporins by salinity in broccoli plants. *Molecular Biosystems*, 7, 1322–1335.
- Nastou A, Chartaoulakis K, Atherios I (1999). Leaf anatomical responses, ion content and CO<sub>2</sub> assimilation in three lemon cultivars under NaCl salinity. *Advances in Horticultural Science*, 13, 61–67.
- Navarro A, Bañón S, Olmos E, Sánchez-Blanco MJ (2007). Effects of sodium chloride on water potential components, hydraulic conductivity, gas exchange and leaf ultrastructure of *Arbutus unedo* plants. *Plant Science*, 172, 473–480.
- Postaire O, Tournaire-Roux C, Grondin A, Boursiac Y, Morillon R, Schaffner AR, Maurel C (2010). A PIP1 aquaporin contributes to hydrostatic pressure-induced water transport in both the root and rosette of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 152, 1418–1430.
- Qi CH, Chen M, Song J, Wang BS (2009). Increase in aquaporin activity is involved in leaf succulence of the euhalophyte *Suaeda salsa*, under salinity. *Plant Science*, 176, 200–205.
- Rahnama A, James RA, Pustini K, Munns R (2010). Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil. *Functional Plant Biology*, 37, 225–263.
- Redfield E, Croser C, Zwiazek JJ, MacKinnon MD, Qualizza C (2003). Responses of red-osier dogwood to oil sands tailings treated with gypsum or alum. *Journal of Environment Quality*, 32, 1008–1014.
- Ruiz-Lozano JM, Porcel R, Azcón C, Aroca R (2012). Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: New challenges in physiological and molecular studies. *Journal of Experimental Botany*, 63, 4033–4044.
- Schachtman DP, Goodger JQD (2008). Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Science*, 13, 281–287.
- Silva C, Martínez V, Carvajal M (2008). Osmotic versus toxic effects of NaCl on pepper plants. *Biologia Plantarum*, 52, 72–79.
- Sobrado MA (2001). Hydraulic properties of a mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl. *Biologia Plantarum*, 44, 435–438.
- Sutka M, Li G, Boudet J, Boursiac Y, Doumas P, Maurel C (2011). Natural variation of root hydraulics in *Arabidopsis* grown in normal and salt-stressed conditions. *Plant Physiology*, 155, 1264–1276.
- Trifiò P, Lo Gullo MA, Nardini A, Pernice F, Salleo S (2007). Rootstock effects on xylem conduit dimensions and

- vulnerability to cavitation of *Olea europaea* L. *Trees*, 21, 549–556.
- Wang SP, Guo SR, Li J, Hu XH, Jiao YS (2006). Effects of salt stress on the growth of root system and water use efficiency of cucumber seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 1883–1888. (in Chinese with English abstract) [王素平, 郭世荣, 李璟, 胡晓辉, 焦彦生 (2006). 盐胁迫对黄瓜幼苗根系生长和水分利用的影响. 应用生态学报, 17, 1883–1888.]
- Xue YF, Liu ZP (2008). Effects of NaCl and Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> stresses on photosynthesis and parameters of chlorophyll fluorescence in *Helianthus tuberosus* seedlings. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 161–167. (in Chinese with English abstract) [薛延丰, 刘兆普 (2008). 不同浓度NaCl和Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>处理对菊芋幼苗光合及叶绿素荧光的影响. 植物生态学报, 32, 161–167.]
- Yang QL, Zhang FC, Liu XG, Yang ZL (2009). Effects of drip irrigation mode and NaCl concentration on growth and hydraulic conductance of apple seedlings. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 824–832. (in Chinese with English abstract) [杨启良, 张富仓, 刘小刚, 杨振宇 (2009). 不同滴灌方式和NaCl处理对苹果幼树生长和水分传导的影响. 植物生态学报, 33, 824–832.]
- Yao LM, Li FS, Shen XJ, Tong L (2011). Research progress on soil factors affecting root hydraulic conductance. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 39, 65–72. (in Chinese with English abstract) [姚立民, 李伏生, 申孝军, 佟玲 (2011). 土壤因素对根系导水率影响的研究进展. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 39, 65–72.]
- Yi LP, Wang ZW (2011). Root system characters in growth and distribution among three littoral halophytes. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 1195–1202. (in Chinese with English abstract) [弋良朋, 王祖伟 (2011). 盐胁迫下3种滨海盐生植物的根系生长和分布. 生态学报, 31, 1195–1202.]
- Yuan L, Karim A, Zhang LQ (2005). Effects of NaCl stress on active oxygen metabolism and membrane stability in *Pistacia vera* seedlings. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 985–991. (in Chinese with English abstract) [袁琳, 克热木·伊力, 张利权 (2005). NaCl胁迫对阿月浑子实生苗活性氧代谢与细胞膜稳定性的影响. 植物生态学报, 29, 985–991.]
- Zhang JH, Zhang XP, Liang JS (2003). Exudation rate and hydraulic conductivity of maize roots are enhanced by soil drying and abscisic acid treatment. *New Phytologist*, 131, 329–336.
- Zhang XC, Zhuang BC, Li ZC (2002). Advances in study of salt-stress tolerance in plants. *Journal of Maize Sciences*, 10(1), 50–56. (in Chinese with English abstract) [张新春, 庄炳昌, 李自超 (2002). 植物耐盐性研究进展. 玉米科学, 10(1), 50–56.]
- Zhou HH, Chen YN, Li WH, Ayup M (2013). Xylem hydraulic conductivity and embolism in riparian plants and their responses to drought stress in desert of Northwest China. *Ecophysiology*, 6, 984–993.
- Zimmermann MH (1983). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer, Berlin.

责任编委: 岳 明 责任编辑: 李 敏

- on root system architecture. *Environmental and Experimental Botany*, 110, 11–18.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- Xi HY, Feng Q, Si JH, Chang ZQ, Su YH, Guo R (2011). Spatio-temporal characteristics of soil in Ejina Oasis. *Journal of Desert Research*, 31, 68–75. (in Chinese with English abstract) [席海洋, 冯起, 司建华, 常宗强, 苏永红, 郭瑞 (2011). 额济纳绿洲不同植被覆盖下土壤特性的时空变化. *中国沙漠*, 31, 68–75].
- Xiong DC, Huang JX, Yang ZJ, Lu ZL, Cheng GS, Yang YS (2012). Fine root architecture and morphology among different branch orders of six subtropical tree species. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 1888–1897. (in Chinese with English abstract) [熊德成, 黄锦学, 杨智杰, 卢正立, 陈光水, 杨玉盛 (2012). 亚热带6种树种细根序级结构和形态特征. *生态学报*, 32, 1888–1897.]
- Yang XL, Zhang XM, Li YL, Li SC, Sun HL (2008). Analysis of root architecture and root adaptive strategy in the Taklimakan desert area of China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1268–1276. (in Chinese with English abstract) [杨小林, 张希明, 李义玲, 李绍才, 孙海龙 (2008). 塔克拉玛干沙漠腹地3种植物根系构型及其生境适应策略. *植物生态学报*, 32, 1268–1276.]
- Zeng FJ, Guo HF, Liu B, Zeng J, Xing WJ, Zhang XL (2010). Characteristics of biomass allocation and root distribution of *Tamarix ramosissima* Ledeb. and *Alhagi sparsifolia* Shap. seedlings. *Arid Land Geography*, 33, 59–64. (in Chinese with English abstract) [曾凡江, 郭海峰, 刘波, 曾杰, 邢文娟, 张晓蕾 (2010). 多枝怪柳和疏叶骆驼刺幼苗生物量分配及根系分布特征. *干旱区地理*, 33, 59–64.]
- Zhang Q, Zhao CZ, Dong XG, Ma XL, Hou ZJ, Li Y (2014). Trade-off between the biomass and number of flowers in *Stellera chamaejasme* along an elevation gradient in a degraded alpine grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 452–459. (in Chinese with English abstract) [张茜, 赵成章, 董小刚, 马小丽, 侯兆疆, 李钰 (2014). 高寒退化草地狼毒种群不同海拔花大小-数量的权衡关系. *植物生态学报*, 38, 452–459.]
- Zhao CZ, Sheng YP, Ren H, Gao FY, Zhang J (2013). A study on the root competitive pattern of annual pasture in mixed grassland in alpine region. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 145–149.
- Zhou YS, Wang LQ (2011). Ecological adaptation of root architecture to grassland degradation in *Potentilla acaulis*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 490–499. (in Chinese with English abstract) [周艳松, 王立群 (2011). 星毛委陵菜根系构型对草原退化的生态适应. *植物生态学报*, 35, 490–499.]

责任编辑: 何维明 责任编辑: 李 敏

## 作者更正

发表在2015年(39卷)第1期81–91页周洪华等的文章“胡杨木质部水分传导对盐分胁迫的响应与适应”中, 89页基金项目: “国家自然科学基金(41271061)和新疆维吾尔自治区自然基金(2014211A077)。”应为“国家自然科学基金(41271006)、新疆维吾尔自治区自然基金(2014211A077)和新疆青年科技创新人才工程(2014721035)。”特此更正。