

盐碱胁迫对文冠果幼苗水力学特征和碳素分配的影响

张芸香^{1,2}, 王 林^{1,2}, 田 吉¹, 樊兴路¹, 郭晋平^{1,2}

(1.山西农业大学林学院,山西 太谷 030801;2.北方功能油料树种培育与研发山西省重点实验室,山西 太谷 030801)

摘要:以文冠果(*Xanthoceras sorbifolia*)1年生幼苗为研究对象,通过控制条件下的盆栽试验,研究不同盐碱胁迫条件对文冠果幼苗的水力学特征和碳素分配的影响。结果表明:(1)盐碱胁迫显著降低文冠幼苗存活率、株高和基径、不同部位生物量、凌晨水势、根水力学导度、光合速率和气孔导度;(2)随盐碱胁迫强度增加,植株各部位非结构碳含量均先升后降,且碱性盐胁迫对植株的伤害显著大于中性盐胁迫和混合盐碱胁迫,盐度和 pH 有显著的交互增强效应,碱性盐比例增加会加重胁迫危害;(3)盐碱胁迫显著限制幼苗根系吸水能力、植株水分状况恶化、气孔导度和光合速率下降,造成生物量和非结构碳含量降低,超出植株对低渗透胁迫的适应能力,最终影响植株存活;(4)文冠果具有一定的耐盐碱胁迫能力,在轻度盐碱条件下能正常生长,在中度和重度盐碱胁迫条件下生长和存活能力受限。通过研究进一步揭示了文冠果幼苗在水力结构和碳代谢上对不同类型和强度盐碱胁迫的生理响应模式,可为文冠果适宜立地选择、栽培范围扩展和规模化发展提供依据。

关键词:盐碱胁迫;水力结构;碳素分配;幼苗;文冠果

中图分类号:Q945.78; S565.9

文献标识码:A

文章编号:1009-2242(2019)06-0299-06

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2019.06.042

Effects of Saline-alkali Stress on Hydraulic Characteristic and Carbon Allocation in *Xanthoceras sorbifolia* Seedling

ZHANG Yunxiang^{1,2}, WANG Lin^{1,2}, TIAN Ji¹, FAN Xinglu¹, GUO Jinping^{1,2}

(1.College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801;

2.Shanxi Key Laboratory of Functional Oil Tree Cultivation and Research, Taigu, Shanxi 030801)

Abstract: Saline-alkali stress is one of the significant abiotic stresses affecting plant growth worldwide. However, the adaptive capacity and physiological response mechanism of *Xanthoceras sorbifolia* to saline-alkali stress are still poorly understood. In this study, 1-year-old *Xanthoceras sorbifolia* seedlings were used. We aimed to explore the adaptability of the seedlings to saline-alkali stress, and to reveal the physiological response of hydraulic structure and carbon metabolism of the seedlings to different salinity-alkali stresses. The results showed that: (1) Saline-alkali stress significantly reduced survival rate, plant height, basal diameter, biomass of different parts, predawn water potential, root hydraulic conductivity, photosynthetic rate and stomatal conductance of the seedlings. (2) Along with the increase of saline-alkali stress degree, the contents of NSC in roots, stems and leaves increased first and then decreased. Moreover, the damage degree of saline-alkali stress was significantly higher than that of neutral salt, mirrored as lower survival rate, smaller biomass, lower water potential, root hydraulic conductivity and photosynthetic rate. (3) Saline-alkali stress limited the water absorption ability of root system, and affected the water status of plants, then influenced plant growth and NSC accumulation, even plant survival. The effect of saline-alkali stress was more severe than that of neutral salt. (4) *Xanthoceras sorbifolia* could adapt to mild saline-alkali environment, while moderate and severe saline-alkali stress would have a great influence on its growth and survival. The physiological response of the seedlings to different types and degrees of saline-alkali stress in terms of water structure and carbon metabolism could provide a basis for the site selection, cultivation range expansion and large-scale development of the *Xanthoceras sorbifolia*.

Keywords: saline-alkali stress; hydraulic structure; carbon allocation; seedling; *Xanthoceras sorbifolia*

收稿日期:2019-04-26

资助项目:山西省林业科技创新项目(2018LYCX32);山西省科技攻关项目(20120311015-3)

第一作者:张芸香(1965—),女,山西忻州人,硕士,副教授,主要从事森林培育、森林生态研究。E-mail:zhangyx2009@126.com

通信作者:郭晋平(1963—),男,山西原平人,教授,博士生导师,主要从事景观生态学研究。E-mail:jingpuo@126.com

盐碱胁迫通常会抑制植物的生长发育,导致林木生长和产量下降^[1],随着胁迫强度的增加,植物受渗透胁迫、离子毒害等影响,导致细胞膜结构受损、电解质外渗、植株死亡^[2],盐碱胁迫还会引起植物体内丙二醛、脯氨酸含量增加,导致 SOD、POD 等抗氧化酶活性改变^[3],植物光合速率降低、总生物生长量下降^[4]。盐碱地的盐碱成分包括以 NaCl、Na₂SO₄ 为主的中性盐和以 Na₂CO₃ 和 NaHCO₃ 为主的碱性盐,在全球大约 9.6×10⁹ hm² 的盐碱地中,约有 23% 的盐土和 37% 的碱土,但通常是盐碱混合胁迫。盐胁迫的主要作用是渗透胁迫和离子毒害,植物通过渗透调节在细胞内重建离子稳态以缓解胁迫压力^[5-6];碱胁迫除了渗透胁迫和离子毒害以外,还涉及到高 pH 的影响^[7],植物通过调节细胞内 pH 以保持离子平衡,并通过物质和能量付出调节根际微环境的 pH 以应对胁迫危害^[8]。所以碱性盐胁迫对植物的伤害比中性盐胁迫的危害更大。特定植物应对不同类型盐碱胁迫的适应能力、盐碱胁迫的直接响应模式,以及盐碱胁迫如何影响植物的水力结构和碳素分配等问题还缺乏系统研究,限制了对植物盐碱胁迫适应能力的全面理解。

文冠果(*Xanthoceras sorbifolia*)是一种适宜我国北方干旱半干旱地区发展的木本油料树种,对土壤瘠薄和干旱有很好的耐受性^[9],虽然还存在许多生产技术问题^[10],但已表现出良好的发展前景。研究文冠果对盐碱胁迫的耐受性及其在盐碱地上的生长适应性,对于充分利用北方大面积轻度盐碱化土地,具有重要意义。幼苗期是植物抗逆能力较弱的时期^[11],对树种幼苗期的抗逆性研究有利于取得有关树种抗逆性及其机制的早期成果。本研究以文冠果 1 年生幼苗为研究材料,通过对比试验,分析文冠果在不同类型盐碱胁迫下幼苗的植株存活和生长、水分

吸收和利用以及碳素分配,旨在揭示文冠果幼苗对不同类型盐碱胁迫的适应能力和在水力结构以及碳代谢上的响应模式,以期阐明文冠果对盐碱胁迫的抗逆机制,为文冠果发展适宜立地选择、栽培范围扩展和科学栽培提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

本研究在山西农业大学林学院试验苗圃(112°18′12″E, 37°15′36″N)进行,试验地海拔 780 m。试验用苗为课题组自育 1 年生营养钵直播苗,种子来自引种的山西野生文冠果,于 2013 年 12 月下旬经初始温度 50℃ 的温水浸种至充分吸水后进行湿砂层积处理,2014 年 4 月上旬将露白的种子播种到高度和直径均为 10 cm 的营养钵中,每钵播种 2~3 粒,出苗后留 1 株壮苗,其余间除。营养钵填充干净河沙,用 1/2 Hoagland 营养液浇灌并保持水分,幼苗长到 5~6 个叶片展开后开始进行胁迫处理。在 1/2 Hoagland 营养液中分别添加不同的处理液(表 1)。处理液设 4 个盐含量梯度:0、0.2%、0.5%、0.8%,分别代表对照、轻度盐、中度盐和重度盐胁迫;以 NaCl 和 Na₂SO₄ 为中性盐,以 NaHCO₃ 和 Na₂CO₃ 为碱性盐,按设计的目标盐度梯度,考虑自然条件下的极端 pH 范围,结合试验目标和前期配方预试验,设计了中性盐胁迫(A)、碱性盐胁迫(B)和混合盐碱胁迫(F)3 种处理方式。共有 9 个盐碱混合处理液和对照共 10 个处理(表 1)。盐碱胁迫试验从 2014 年 6 月开始,试验按随机区组设计,15 株重复,为防止降雨影响试验浓度,在遮雨棚下进行。实际处理时设 1 周的过渡期,浓度每日逐步增加,在同一天达到预设浓度^[12]。处理液浇灌量为基本持水量的 2~3 倍,以保证既能冲洗积余盐碱又能保持营养钵中盐碱浓度的稳定^[13]。

表 1 不同盐碱胁迫处理的盐浓度

处理	处理液配方	轻度		中度		重度	
		含盐量/%	pH	含盐量/%	pH	含盐量/%	pH
A	NaCl : Na ₂ SO ₄ = 9 : 1	0.2	7.67	0.5	7.66	0.8	7.66
B	NaHCO ₃ : Na ₂ CO ₃ = 9 : 1	0.2	10.34	0.5	10.63	0.8	10.69
F	A : B = 9 : 1	0.2	8.35	0.5	8.76	0.8	8.98
CK	1/2 Hoagland 营养液	中性全营养液					

1.2 指标测定

1.2.1 苗木死亡率及形态和生长指标测定 处理时间持续 40 天后,以叶片和茎干全部干枯为标准,统计不同处理的苗木死亡率;将苗木从营养钵中取出,冲洗分离,以根际为界,用精度 0.1 mm 的钢尺测量株高,在根际以上 1 cm 处,用精度 0.01 mm 的游标卡尺测量地径;将根、茎、叶分开,在 70℃ 烘干 48 h,分别测定其干重,并计算根冠比。

1.2.2 叶水势和光合参数测定 处理满 30 天后,选择连续 5 天晴天后的凌晨 5:00—5:30,用 PMS1505D—

EXP 水势仪(PMS AlBAny USA)测定凌晨水势;于上午 9:00—11:00,用 Li-6400 光合仪(LI-COR, Lin Coln, USA)使用红蓝光源测定光合作用和气体交换参数,根据预试验结果,文冠果光饱和点在 1 500 μmol/(m²·s)下,设定光强 1 500 μmol/(m²·s),具体方法参照王林等^[14],由于文冠果幼苗叶片不能填满光合仪叶室,测完光合指标后摘下测定过的叶片用扫描仪测定叶面积,输入光合仪,换算出叶片实际光合速率。

1.2.3 根水力学导度测定 处理 30 天后,采用压力室(PMS1505D—EXP, USA)测定根系水力学导度。

方法参照 Wan 等^[15] 和张翠萍等^[16] 进行,具体为:将苗木在地径以上 2~3 cm 处剪断,根系放入压力室内,室内放有 1 个盛 0.025 mmol/L 的 KCl 溶液的量杯,密封,缓慢加压至预定压力,2 个压力之间平衡时间 1 min,用移液管收集渗出液,根据渗出液体积的变化计算根的水力学导度(即根的导水率)。

1.2.4 可溶性糖和淀粉含量的测定 可溶性糖和淀粉含量的测定采用硫酸蒽酮法,具体方法参照 Mitchell 等,非结构性碳水化合物 NSC(mg/g) 为可溶性糖和淀粉浓度之和。

1.3 数据处理

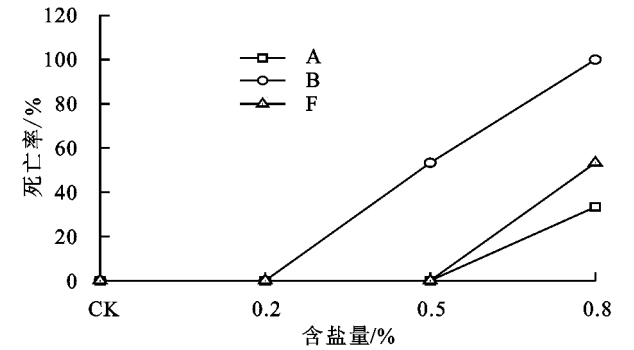
采用 SPSS 19.0 软件进行数据处理及方差分析,用 Duncan 法以 $p < 0.05$ 显著性标准进行差异显著性检验,用 Sigma Plot 10.0 软件制图,所有测定样品取样重复数 5~6 次。

2 结果与分析

2.1 不同盐碱胁迫下文冠果幼苗的死亡率

不同盐碱胁迫处理下文冠果幼苗的死亡率分析结果(图 1)表明,在对照和轻度胁迫下的幼苗死亡率都为 0;在中度中性盐胁迫和混合盐碱胁迫下幼苗死亡率仍为 0,文冠果幼苗可以忍耐盐度 0.2% 和 pH 10.34 的胁迫,到重度中性盐胁迫和混合盐碱胁迫下,幼苗的死亡率分别达到 33% 和 53%。在中度混合盐碱胁迫下幼苗死亡率达到 53%,重度混合盐碱胁迫下幼苗死亡率达到 100%。可以看出,在处理液 pH 为 7.6~7.7,当盐度升高到 0.5% 仍未出现明显的胁迫致死现象,盐度达到 0.8% 时幼苗死亡

率只达到 33%;在处理液 pH 为 8.35~8.98,当盐度升高到 0.5% 也未出现明显的胁迫致死现象,盐度达到 0.8% 时幼苗死亡率才达到 53%;而在处理液 pH 为 10.34~10.69,当盐度升高到 0.5% 时幼苗死亡率已超过 50%。



注: A 为中性盐胁迫; B 为碱胁迫; F 为混合盐碱胁迫(A 和 B 按 9 : 1 的比例混合)。下同。

图 1 不同盐碱处理下文冠果苗木死亡率

2.2 盐碱胁迫对文冠果幼苗生长的影响

随着不同盐碱胁迫类型浓度的增加,文冠果幼苗的株高呈降低趋势,在轻度和中度盐碱胁迫下,同一盐碱类型不同浓度之间均有显著性差异($p < 0.05$),重度盐碱胁迫下不同盐碱类型间没有显著性差异。在轻度和中度盐碱胁迫下,文冠果幼苗基径随盐度增加而变化不显著,在重度碱胁迫下,植株地径显著低于对照($p < 0.05$)。盐碱胁迫条件下株高和基径基本呈盐胁迫(处理 A) > 混合盐碱胁迫(处理 F) > 碱胁迫(处理 B) 的规律,株高和地径对碱胁迫的敏感性显著高于盐胁迫,地径对盐碱胁迫的敏感性显著低于株高(图 2)。

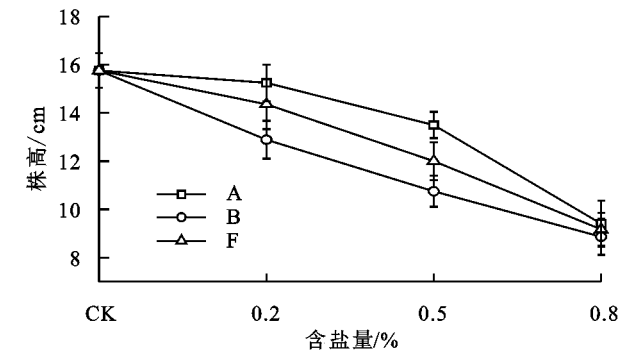
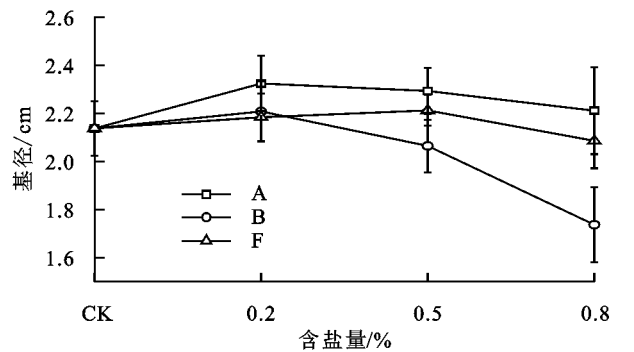


图 2 不同盐碱胁迫处理下文冠果幼苗株高和地径的比较

在轻度盐碱胁迫的下,盐胁迫(A)、碱胁迫(B)和混合盐碱胁迫(F)文冠果幼苗根系生物量与对照没有显著性差异,在中度和重度盐胁迫下,盐胁迫(A)和混合盐碱胁迫(F)根生物量显著低于对照($p < 0.05$),文冠果茎生物量随盐碱胁迫强度不同而变化的趋势与根生物量一致;不同程度盐碱胁迫都显著降低叶片生物量,轻度盐碱胁迫下的叶片生物量显著低于对照($p < 0.05$),胁迫强度越大叶片生物量越低。

轻度盐胁迫使文冠果幼苗根冠比显著提高,轻度混合盐碱胁迫的根冠比比对照略有增加,但差异不显



著,而轻度碱胁迫使根冠比降低,不同程度碱胁迫下随盐度增加根冠比显著下降,中度和重度盐碱胁迫都导致根冠比下降(表 2)。

2.3 盐碱胁迫对文冠果幼苗水势的影响

文冠果幼苗小枝凌晨水势在不同类型盐碱胁迫下都有显著变化。从图 3 可以看出,凌晨水势随胁迫强度加大而显著降低($p < 0.05$),在中度和重度胁迫下,碱胁迫的凌晨水势显著低于中性盐胁迫和混合盐碱胁迫($p < 0.05$);3 个级别 pH 的胁迫处理中都表现为随盐度升高而显著降低的趋势,且 pH 越高水势

随盐度增大而下降的幅度越大。

表 2 不同盐碱胁迫条件下文冠果幼苗的生物量分配

处理	根/g	茎/g	叶片/g	根冠比
CK	0.426±0.052a	0.28±0.03a	0.445±0.027a	0.765±0.020b
0.2a	0.475±0.037a	0.25±0.03a	0.340±0.050b	0.843±0.040a
0.5a	0.343±0.032b	0.21±0.01b	0.276±0.035c	0.692±0.037c
0.8a	0.158±0.020c	0.15±0.03c	0.169±0.021d	0.377±0.033e
0.2b	0.427±0.042a	0.26±0.03a	0.297±0.050bc	0.676±0.045cd
0.5b	0.227±0.049b	0.21±0.02b	0.211±0.030c	0.627±0.038cd
0.8b	0.136±0.026c	0.14±0.03c	0.149±0.038d	0.372±0.042e
0.2f	0.468±0.034a	0.25±0.04a	0.278±0.029c	0.770±0.039b
0.5f	0.259±0.028b	0.18±0.02bc	0.216±0.040d	0.625±0.020c
0.8f	0.126±0.023c	0.14±0.03c	0.148±0.044d	0.474±0.062e

注:表中数据为平均值±标准差; 同列不同字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。

2.4 盐碱胁迫对文冠果幼苗光合速率的影响

在不同类型盐碱胁迫下,文冠果幼苗叶片光合速率和气孔导度均随胁迫程度的加重而大幅度下降(图 4)。

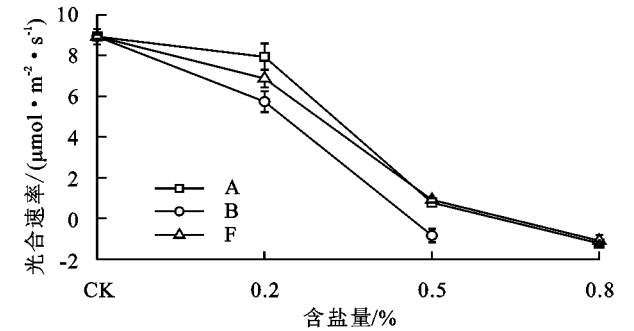


图 4 不同盐碱胁迫条件下文冠果光合速率和气孔导度

2.5 盐碱胁迫对文冠果幼苗根水力学导度的影响

在不同类型盐碱胁迫下,文冠果幼苗根水力学导度随胁迫程度的加重而显著下降(图 5)。在轻度中性盐胁迫和轻度混合盐碱胁迫下与对照无显著差异,而在轻度碱性盐胁迫下显著低于对照,在中度和重度胁迫条件下,相同浓度的不同类型胁迫之间水力学导度差异显著($p<0.05$),表现为中性盐胁迫(A)>混合盐碱胁迫(F)>碱性盐胁迫(B)。

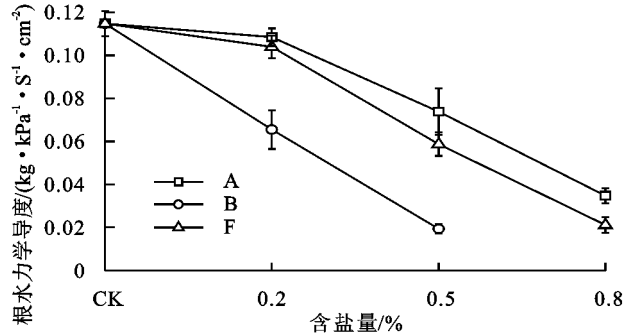


图 5 不同盐碱胁迫条件下文冠果幼苗根的水力学导度

2.6 盐碱胁迫对文冠果幼苗根、茎和叶片非结构性碳水化合物的影响

文冠果幼苗根、茎和叶片可溶性糖含量随盐碱胁迫强度加大而呈现先增加后降低的趋势(图 6),不同部位

叶片光合速率在中度中性盐胁迫和重度混合盐碱胁迫下的光合速率接近 0,在中度碱性盐胁迫下为负值,在重度碱性盐胁迫下叶片干枯,光合速率无法测得,在重度中性盐胁迫和重度混合盐碱胁迫下均为负值;气孔导度和光合速率有相同的变化趋势,均随胁迫程度增大而降低,碱性盐胁迫下的气孔导度最低。

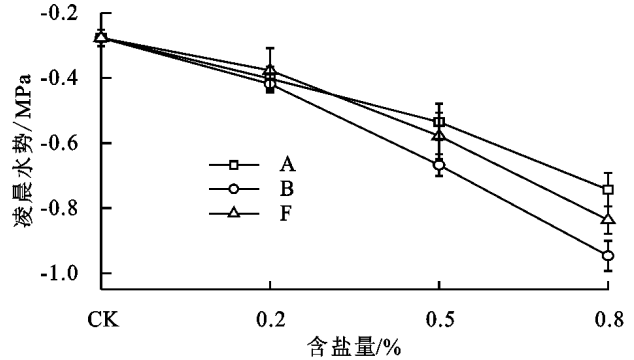
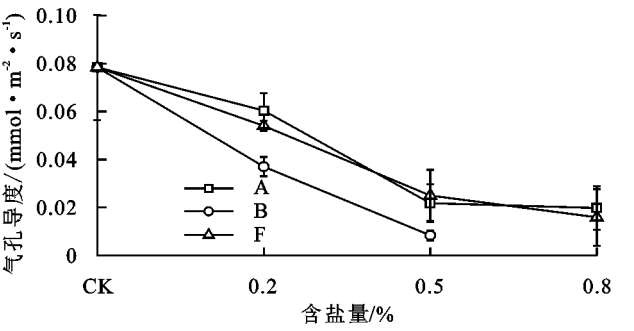


图 3 不同盐碱胁迫条件下文冠果小枝的凌晨水势



可溶性糖含量对胁迫的响应模式一致,且叶和根的可溶性糖含量均高于茎。其中,可溶性糖含量在中度胁迫下最高,重度胁迫比中度胁迫显著下降($p<0.05$)。

文冠果幼苗根、茎、叶非结构性碳(NSC)含量随盐碱胁迫强度的加大呈先增加后降低的趋势(图 7)。对于碱性盐胁迫,NSC 含量在轻度胁迫下达到最大,中度和重度胁迫下大幅下降,而对于中性盐胁迫和混合盐碱胁迫,在中度胁迫下达到最大,重度胁迫下出现大幅下降。茎和叶 NSC 含量对胁迫的响应模式一致,但根部含量在轻度胁迫下比对照只有小幅增加,中度和重度胁迫下的含量限制低于对照和轻度、重度处理($p<0.05$)。

3 讨论

盐碱胁迫由于土壤中高离子浓度造成的低渗透势,限制根系的水分吸收,造成植物水分状况变差,进而导致光合作用受限^[17]。根系是植物水分吸收的重要器官,随着盐碱胁迫程度的加重,植物根的水力学导度降低,影响植物的水分吸收和输导^[18],根的水力学导度受根生物量和单位表面积根水分吸收能力的影响^[19],根生物量的降低和水力学导度的降低都会影响根的水分吸收能力。本研究中,文冠果幼苗随盐碱胁迫程度的增加,中度和重度胁迫条件下幼苗根生物量下降(表 2),影响根

的水分输导功能,水分输导速率下降(图 5),其共同作用的结果是根的导水率下降,进而限制地上部分的水分利用,造成植物水分状况恶化。具体表现为植株水势降低、气孔导度减小,进而光合作用受限,光合速率在逆境下降低的原因分为气孔限制和非气孔限制两方面,在轻度胁迫条件小,水分状况变差可能会导致气孔导度减小,成为限制植物光合作用的主要原因。在重度和重度盐碱胁迫下,也会影响到植物光合系统本身,如影响光系统^[20]。以上表明盐碱胁迫影响了植株的水力结构,造成植物水分吸收和输导受限,进而限制了植株的碳摄取;盐碱胁迫同时也破坏了植物的离子平衡,通常会造成植物的 Na^+ 含量增高, K^+ 含量降低,造成单盐毒害,限制植物的养分吸收,其影响会比单纯低渗透势胁迫更加严重^[21]。

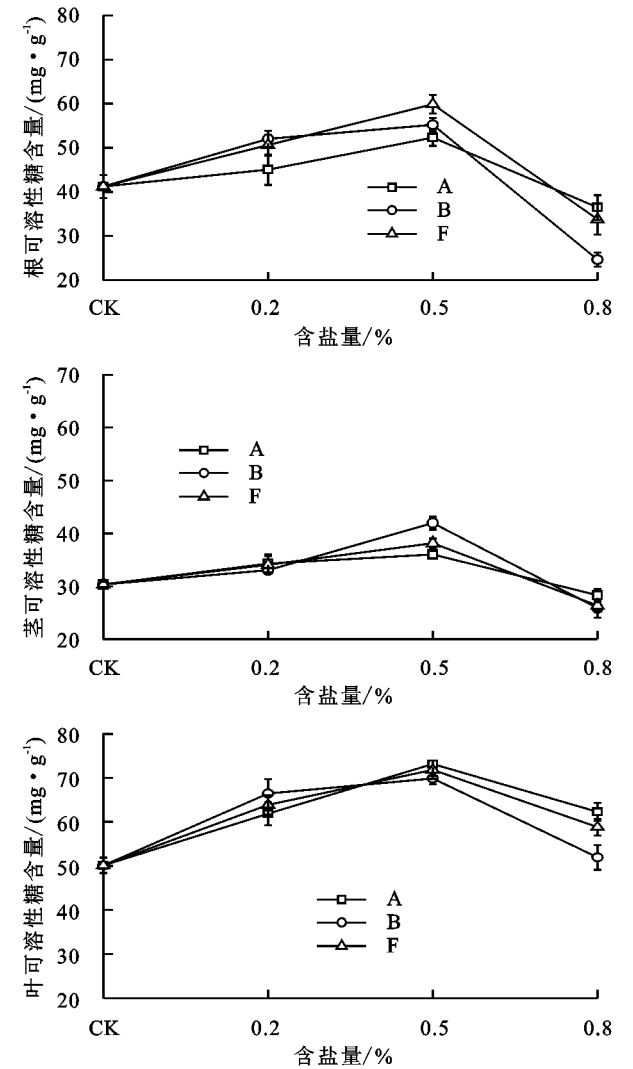


图 6 不同盐碱胁迫条件下文冠果幼苗的根、茎、叶可溶性糖含量

植物生长状况能有效反映环境变化的影响,植物受胁迫后生理和形态特征发生变化。有研究^[22]表明,碱性盐(Na_2CO_3 和 NaHCO_3)比中性盐(Na_2SO_4 和 NaCl)对植物生长发育的伤害更大,与中性盐相比,碱性盐不仅对植物有水分胁迫和离子毒害,还因其较高的 pH,对微环境的离子存在状况和吸收产生较大影响^[23]。本研究

相同浓度胁迫条件下碱性盐胁迫的文冠果幼苗凌晨叶水势和根水力学导度更低,光合速率和气孔导度受到的抑制更严重;在中度和重度胁迫条件下,幼苗存活率明显低于另外 2 种胁迫;在中度碱性盐胁迫条件下苗木死亡率超过 50%,在重度碱性盐胁迫条件下苗木全部死亡。在相同浓度的胁迫条件下,碱性盐胁迫程度均高于中性盐和混合盐碱胁迫。但其中是否存在 CO_3^{2-} 、 SO_4^{2-} 和 Cl^- 对幼苗相关生理过程的单独或耦合作用尚待进一步研究。

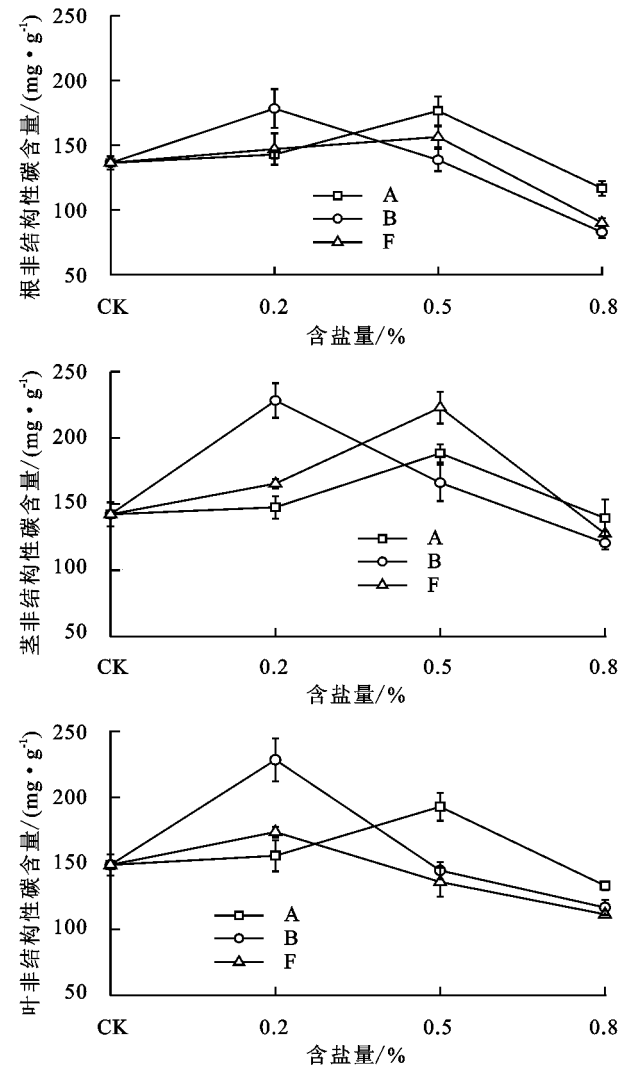


图 7 不同盐碱胁迫处理下非结构性碳水化合物含量

植物非结构性碳在供应呼吸、用于生长、调节植物水力结构等方面发挥重要作用,在植物碳水化合物代谢中起重要的缓冲作用,非结构性碳水化合物浓度可以作为植物应对逆境胁迫响应的重要指标。一般来说,在逆境胁迫条件下,由于植物生长、光合、呼吸对逆境的响应不同步,植物生长会首先受到影响,其次是光合,而植物呼吸受逆境的影响较小。在逆境胁迫前期,非结构性碳的浓度因生长消耗而减少积累。随着对光合作用影响程度的加重,植物非结构性碳水化合物的消耗会大于合成,体内含量下降,并同时影响到可溶性糖和淀粉的比例,在低渗透胁迫条件下可

溶性糖比例增加,淀粉比例减少^[24-25]。在盐碱胁迫下,文冠果幼苗可溶性糖和总非结构性碳水化合物增加,表现为有利于植物应对逆境的适应性反应,但随着胁迫程度加重,不同部位的可溶性糖和总非结构性碳水化合物都呈现下降趋势,在重度胁迫下总非结构性碳水化合物含量显著降低,限制了植物光合作用的碳摄取,引起碳的负向平衡;碳的可用性降低会限制植物的生长和渗透调节等功能,并对植物的水分状况和生理活动产生负面影响^[26],直至影响植株存活。

4 结论

本研究采用控制条件下的对比试验,分析了不同类型和强度盐碱胁迫对文冠果幼苗植株水力结构、碳素分配、生长和存活的影响,结果表明,盐碱胁迫显著限制文冠果幼苗根系的吸水能力,影响植株水分状况,进而影响气孔导度和光合作用,造成生物量降低和非结构性碳浓度降低,进而影响植株对低渗透胁迫的适应能力,最终影响植株存活;轻度盐碱胁迫对文冠果幼苗的影响较小,但重度盐碱胁迫下文冠果幼苗生长和存活受限;碱性盐胁迫的影响大于中性盐胁迫和混合盐碱胁迫,盐度和 pH 对胁迫作用有显著的交互增强效应,碱性盐比例增加会加重胁迫危害;文冠果具有一定的耐盐碱胁迫能力,在轻度盐碱条件下能正常生长,在中度和重度盐碱胁迫条件下生长和存活受限。

参考文献:

- [1] Gao S, Ouyang C, Wang S, et al. Effects of salt stress on growth, antioxidant enzyme and phenylalanine ammonia-lyase activities in *Jatropha curcas* L. seedlings [J]. Plant Soil Environment, 2008, 54(9): 374-381.
- [2] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell [J]. Annals of Botany, 2009, 103(4): 551-560.
- [3] Jaleel C A, Sankar B, Sridharan R, et al. Soil salinity alters growth, chlorophyll content, and secondary metabolite accumulation in *Catharanthus roseus* [J]. Turkish Journal of Biology, 2008, 32(2): 79-83.
- [4] Wu Q S, Zou Y N, He X H. Contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of citrus seedlings under salt stress [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2010, 32(2): 297-304.
- [5] Zhang J L, Flowers T J, Wang S M. Mechanisms of sodium uptake by roots of higher plants [J]. Plant and Soil, 2010, 326(1/2): 45-60.
- [6] Zhang J L, Shi H Z. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance [J]. Photosynthesis Research, 2013, 115(1): 1-22.
- [7] Yang C W, Shi D C, Wang D L. Comparative effects of salt stress and alkali stress on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali resistant halophyte *Suaeda glauca* Bge. [J]. Plant Growth Regulation, 2008, 56(2): 179-190.
- [8] Shi D C, Wang D. Effects of various salt-alkaline mixed stresses on *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag [J]. Plant and Soil, 2005, 271(1/2): 15-26.
- [9] 张刚,魏典典,郭佳宝,等.干旱胁迫下不同种源文冠果幼苗的生理反应及其抗旱性分析 [J]. 西北林学院学报, 2014, 29(1): 1-7, 50.
- [10] 戚建华,姚增玉.文冠果的生殖生物学与良种繁育研究进展 [J]. 西北林学院学报, 2012, 27(3): 91-96.
- [11] 王林,代永欣,郭晋平,等.刺槐苗木干旱胁迫过程中水力学失败和碳饥饿的交互作用 [J]. 林业科学, 2016, 52(6): 1-9.
- [12] 管志勇,陈发棣,滕年军,等.5 种菊花近缘种属植物的耐盐性比较 [J]. 中国农业科学, 2010, 43(4): 787-794.
- [13] 贾文庆,刘会超. NaCl 胁迫对白三叶一些生理特性的影响 [J]. 草业科学, 2009, 26(8): 187-189.
- [14] 王林,冯锦霞,万贤崇. 土层厚度对刺槐旱季水分状况和生长的影响 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(3): 248-255.
- [15] Wan X, Zwiazek J J. Mercuric chloride effects on root water transport in aspen seedlings [J]. Plant Physiology, 1999, 121(3): 939-946.
- [16] 张翠萍,孟平,李建中,等. 磷元素和土壤酸化交互作用对核桃幼苗光合特性的影响 [J]. 植物生态学报, 2014, 38(12): 1345-1355.
- [17] Maurel C, Luu D, Wudick M, et al. Regulation of aquaporins and plant hydraulics under water and salt stress [R]. Shenzhen, China: XIX International Botanical Congress, 2017.
- [18] Kuromori T, Seo M, Shinozaki K. ABA transport and plant water stress responses [J]. Trends in Plant Science, 2018, 23(6): 513-522.
- [19] 代永欣,王林,万贤崇. 遮荫和环剥对刺槐、侧柏苗木碳素分配和水力学特性的影响 [J]. 林业科学, 2017, 53(7): 37-44.
- [20] Acosta-Motos J R, Ortuño M F, Bernal-Vicente A, et al. Plant responses to salt stress: Adaptive mechanisms [J]. Agronomy, 2017, 7(1): 18-56.
- [21] Amtmann A, Armengaud P, Volkov V. Potassium nutrition and salt stress [M]. Oxford: Blackwell Publishing, 2004.
- [22] Guo R, Yang Z Z, Li F, et al. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress [J]. BMC Plant Biology, 2015, 15(1): 170-183.
- [23] 李辛,赵文智. 荒漠区植物雾冰藜光合特性对混合盐碱胁迫的响应 [J]. 生态学报, 2018, 38(4): 1183-1193.
- [24] O'Brien M J, Leuzinger S, Philipson C D, et al. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels [J]. Nature Climate Change, 2014, 4(8): 710-714.
- [25] Batista-Santos P, Duro N, Rodrigues A P, et al. Is salt stress tolerance in *Casuarina glauca* Sieb. ex Spreng. associated with its nitrogen-fixing root-nodule symbiosis? An analysis at the photosynthetic level [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 96: 97-109.
- [26] 王林,刘宁,王慧,等. 盐碱胁迫下枸杞和怪柳的水力学特性和碳代谢 [J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 865-873.