

环境因素对植物导水率影响的研究综述*

杨启良^{1,2} 张富仓^{2**} 刘小刚^{1,2} 张楠¹ 戈振扬¹

(1. 昆明理工大学现代农业工程学院 昆明 650224;

2. 西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室 杨凌 712100)

摘要 植物的导水率表示单位压力梯度植物传导水分的通量,是根系吸收及传导水分能力大小的一个重要生理生态指标。植物导水率受内在和外在因素的影响而发生明显变化。本文重点概述了包括根区土壤水分、养分、盐分、温度和灌溉方式等外在因素对植物导水率影响的研究进展。深入阐明不同环境因素下的植物导水率,不仅可充实 SPAC 系统水分传输理论,而且有助于明确植物对环境的适应机制和高效用水的潜力。

关键词 植物导水率 环境因素 SPAC 水分传输

中图分类号: S275; S158.3 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2011)02-0456-06

Research progress in plant hydraulic conductance under different environmental factors

YANG Qi-Liang^{1,2}, ZHANG Fu-Cang², LIU Xiao-Gang^{1,2}, ZHANG Nan¹, GE Zhen-Yang¹

(1. Faculty of Modern Agricultural Engineering, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650224, China;

2. Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid and Semiarid Areas, Ministry of Education, Northwest A & F University, Yangling 712100, China)

Abstract Plant hydraulic conductance (K) refers to the rate of water flow ($\text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$) per unit pressure drop (MPa), which drives flow through the plant or plant organ systems. It is an important eco-physiology index for measuring root water absorption and transmission capacity. Both internal and external factors could significantly change plant hydraulic conductance. This article summarized main research progress on the effects of environmental factors on plant hydraulic conductance. Environmental factors such as root zone soil moisture, nutrient, salinity, temperature and irrigation modes were analyzed. The paper threw further light on plant hydraulic conductance under different environmental factors. This had an important function in strengthening SPAC water transport theories and defining plant adaptive mechanisms to environmental conditions and high water use potential.

Key words Plant hydraulic conductance, Environmental factor, SPAC, Water transport

(Received June 28, 2010; accepted Oct. 28, 2010)

植物导水率(又称植物水分传导)表示单位压力梯度下植物传导水分的通量,是根系吸收及传导水分能力的一个重要生理生态指标。植物导水率的大小与根区土壤水分、养分、盐分和温度等因素有关,环境因素的胁迫会降低植物根系导水率,导致叶水分亏缺、气孔开度减小并抑制生长^[1-3]。在干旱条件下,适当调节植物导水率,调控气孔开度和叶片失水,对维持植物体内水分平衡有重要作用^[4]。根系吸水及水分在植物体内的传输一直是植物生理生态学家关注的焦点问题,环境因素对植物导水率的影响

更是相关研究的热点,特别是在有限灌溉条件下的干旱半干旱地区,如何调节植物根系生长,维持根系较高的吸水和向植物体内传导水分的能力和叶水势,对于植物适应环境胁迫有重要作用。

1 植物导水率的测定方法

测定植物导水率的方法较多,主要有压力室法、压力探针法、蒸发流通量法以及近年来出现的高压流速仪法(HPFM)等^[5-8]。压力室法测定植物导水率常采用冲洗法和降压法^[9],该方法虽然已被广

* 国家自然科学基金项目(51009073, 50579066, 50879073)、云南省应用基础研究面上项目(2010ZC042, 2010ZC043)和昆明理工大学学生课外学术科技创新基金课题(2010BA132)资助

** 通讯作者: 张富仓(1962-), 男, 教授, 博士生导师, 主要从事节水灌溉理论与技术研究。E-mail: zhangfucang@tom.com
杨启良(1978-), 男, 博士, 讲师, 主要从事 SPAC 水分传输理论方面的研究。E-mail: yangqilianglovena@163.com

收稿日期: 2010-06-28 接受日期: 2010-10-28

泛使用,但不能直接测定,而是通过间接计算获得植物导水率,加之测定过程耗时较长,工序较多,导致误差较高。蒸发流通量法是一种比较传统的方法,所得的导水率是根据植株蒸发流通量与土壤和叶水势差值的比率来计算的^[10],当水流达稳定态时,用蒸发流通量除以植物各部位的水势与土壤水势之差来计算植物及各组成部分的导水率,该方法的测定精度主要取决于测定土-根界面土壤水势的精度。根部压力探针法用于植物细胞和组织水平水分关系、水和溶质的相互作用关系的研究,虽有测定范围广之优点,但耗时较长,加之探针的插入影响植物体内的水分流动,导致精度不高。相对这些方法而言,HPFM 法是一种较好的测定植物导水率的方法,测定简单、速度较快、范围较广、精度较高,不仅可直接获得测定数据,而且在实验室和田间可进行原位测定^[11]。

2 植物导水率与水分消耗的关系

植物根系吸收及传导水分的能力对植物的生长状况起决定作用。根系吸水部位主要在根尖的根毛区。根系形态和解剖结构因植物物种以及生长条件而异,使根系吸水过程变得较为复杂。元立云等^[12]的研究表明,水势越高,其导水率越大;水势越低,导水率损失越大,木质部水流阻力就越大,从而限制植物水分散失。植物水分传输是耗水研究的核心,Rinning^[13]以松树为材料,研究发现根系吸水速率明显滞后于蒸腾速率,根系最大吸水速率不是发生在日蒸腾速率最大时,而是发生在日蒸腾速率降低过程中。这种滞后效应在部分根系被切除后明显减弱,因此,认为这种滞后效应是由根系引起的。刘晚苟等^[9]认为这种滞后效应是由根系导水率的变化引起。Kramer 等^[14]认为根薄壁细胞的贮水产生水容而导致上述滞后效应。

Passioura 等^[15]的研究表明,植物根系导水率的提高使得蒸腾速率增大。这一现象已通过几种方法被解释为当流速增大时阻力减小,也可以根据渗透压和静水压力增加给蒸腾速率带来的影响来解释^[16]。早期的研究认为,根吸收水分是一个简单的渗透过程,推动水进入根的驱动力是土壤溶液和根木质部溶液间的水势差,在渗透条件下主要以从细胞到细胞途径为主;在静水压力下,以质外体途径为主。当细胞壁空间充满水时,细胞壁导水能力增强,所以根系导水率增大。随着蒸腾速率增加,质外体运输所占比例增大,根系导水率也随之增大^[17]。Daniels 等^[18]和 Tyerman 等^[19]的研究发现,在液泡和原生质膜中存在水通道蛋白,原生质膜水通道蛋白的功能对根

系导水率的变化起重要的作用,有利于提高根系导水率。

许多证据表明逆境胁迫不总是诱导改变根系导水率或持久扰乱植物水分关系。Passioura^[20]的研究表明,气孔关闭并不是因为叶片水分状况减小、叶水势出现紊乱所致,而是由于根源化学信号 ABA 传递到叶片使得气孔关闭。处于干燥土壤中的根系使得蒸腾速率减小的原因很可能是 ABA 和木质部液泡中的不明成分^[21]提高了蒸腾流的浓度。根源信号增加释放物使得气孔关闭,进而可能导致根水势和根膨压发生改变。在氮亏缺条件下植物的生长调控有两种趋向:一些物种 ABA 的浓度增大,另一些物种浓度反而减小^[22]。Hose 等^[23]的研究表明,当给根系供应 ABA 后,其根系水分传导增大。

3 影响植物导水率的因素

影响植物导水率的因素有两方面:一是植物内在因素(包括植物的水力结构、形态结构、渗透势、栓质化等);二是外在因素(包括水分状况、养分条件、盐分含量、通气状况、温度等土壤因素,以及光照、CO₂ 浓度、太阳辐射、温度等大气因素)。通常外因会引起内因的变化。在植物生长的环境中,土壤水分、养分、盐分和温度等外在因素均对植物导水率产生较大的影响。

植物导水率表示植物传导水分的能力,与水流阻力成倒数关系。康绍忠^[24]根据田间实测资料,研究和分析了土壤-植物-大气连续体(SPAC)中水流阻力的变化规律及其与环境因子之间的关系,为植物的水分传输提供了理论依据。水分经由土壤到达植物根表皮,进入根系,通过导管或管胞传输给茎、叶片,再由气孔散失到大气层,形成一个统一的、相互反馈的动态系统,即土壤-植物-大气连续体^[25]。近年来,国内外众多学者对 SPAC 系统特别是水分在植物体内传输机制进行深入研究,取得了重要研究成果。

3.1 水分对植物导水率的影响

在植物生长期,植物导水率会随着环境因素的变化而变化。水分是影响植物导水率变化的重要因素,土壤水分含量过高或过低均不利于植物导水率的提高,非正常的土壤水分含量通过影响植物根系的生长,进而影响植物根系及冠层导水率的变化。过高的土壤水分含量使得土壤通透性较差,土壤呼吸强度降低等。通气状况较差会降低根对水分的吸收,主要表现为根的径向水流阻力增大,根系呼吸强度降低,根区 CO₂ 浓度增大, O₂ 含量降低;而较高浓度的 CO₂ 比缺氧更容易导致根系导水率降低^[14]。当植

物遭受干旱胁迫时,根系导水率随土壤水分含量的降低而不断减小,Lo Gullo 等^[26]的研究表明,当土壤含水率降低,土壤溶液水势下降,其溶液与作物土-根界面的水势差减小,土壤水分传导降低,水流阻力增大,根-土界面阻力增大,根系导水率下降。干旱胁迫使得根系外表皮层的栓质化程度加重,导致根系导水率减小。刘晚苟等^[27]研究发现较高的土壤容重和干旱均使根系导水率降低,提高了机械阻力使得根直径变粗,改变根系结构,增加根系导水阻力^[28]。Rieger 等^[29]的研究也表明,植物导水率的大小与根直径,特别是皮层厚度呈负相关关系。土壤干旱促使根木质化和栓质化,从而降低根的径向水力导度,导致根系导水率减小^[30]。当部分根系处于干旱环境时,植物体内会诱导产生干旱信号脱落酸(ABA),而 ABA 具有调节水通道蛋白活性、增加根系导水率的功能^[31]。North 等^[32]以仙人掌为材料进行的研究表明,虽然干旱使得根系导水率明显降低,但重新复水 3 d 后,新根大量出现,且根系导水率还高于充分供水处理。

3.2 养分对植物导水率的影响

养分胁迫也是导致植物导水率降低的重要因素之一。许多学者的研究表明:施氮肥、磷肥和硫均会提高植物导水率,而养分亏缺会降低植物导水率^[33-37]。当植物遭受养分亏缺后供给矿质营养时,其蒸腾速率、光合速率、气孔导度和根系导水率将会发生明显变化。当植物生长受氮、磷、硫等营养胁迫时,植物会以不同方式进行营养物质传递、代谢和利用,但最终对气孔导度和根系导水率的影响是相似的。植物遭受胁迫后的症状不可能是单一因素导致的结果,例如,在受磷胁迫的植物恢复磷供给时,气孔对氮胁迫和硫胁迫同样敏感^[38]。有研究结果发现,根系导水率不仅对氮胁迫敏感,对磷和硫胁迫更敏感。

在充足供水条件下,由于养分亏缺导致气孔部分或完全关闭。近年来,一些学者以生长在控制环境中的棉花为材料,对氮、磷营养和气孔导度与叶片扩展的关系进行了研究,发现氮、磷亏缺导致叶扩展受限,气孔导度减小,植物的根系导水率降低,但并没有影响叶水势。在氮磷亏缺下对根区温度对根系导水率影响的研究发现,根系导水率随着根区温度的升高而增大,但当温度超过 30 ℃ 时根系导水率降低。用细胞压力探针进行的研究表明,氮、磷亏缺时其根系导水率比氮、磷充足处理分别减少 60% 和 85%^[39]。氮亏缺导致玉米(*Zea mays*)根系导水率降低,当给缺氮的根系供应 NO_3^- 和 NH_4^+ 后,根系导水率快速逆转,但 NO_3^- 含量减小,说明根系导水率快速逆转与 NO_3^- 阴离子有关,当给根系施 NO_3^-

后其根系吸水速度比施 NH_4^+ 后增加 104%,而施 NH_4^+ 后的总水分消耗大大降低,氮形态对根系吸水的影响很可能与膜的渗透性有关^[40]。因此,明确养分对植物导水率的影响,有利于提高植物根系对水分资源的利用效率。

3.3 盐分对植物导水率的影响

盐渍化是制约我国农业生产的又一重要因素。盐胁迫是抑制植物生长、降低产量和品质的主要环境因素之一。盐胁迫对植物导水率产生较大的影响^[41]。在盐分胁迫条件下,植物水分消耗的减小可能与植物导水能力有关。尽管植物保持了较大的叶-土水势梯度^[42],但气孔导度减小^[43]。明确全冠层水分传导和控制叶水分损失之间的关系很可能对冠层水分利用有重要意义。

土壤含盐量越高植物导水率越低^[44]。一般而言,盐分产生高渗透胁迫,进而导致离子对植物的毒害或离子在植物体内的不平衡。因此,重新建立细胞离子稳态适应代谢机制对暴露在盐分中的植物具有重要的意义。渗透调节有利于植物细胞抵御盐胁迫和水分亏缺,植物通过保持足够的膨压来维持正常生长。

盐分通过诱导植物水分胁迫、营养不平衡和离子毒害等来影响植物生长^[45-46]。Barrett-Lennard^[47]研究表明盐分在作物体内流动的阻力与新陈代谢相关。缺氧可以增加 Na^+ 进入根系,以及更多的 NaCl 进入木质部^[48]。盐渍化的土壤紧实度减小导致根系缺氧^[49-50],抑制根系水通道蛋白,且降低根系吸水能力^[51]。

盐分对植物水分关系有显著影响。Salim^[52]的研究表明, NaCl 会减少玉米的根系水流导度和蒸腾速率,进而影响离子向冠层的传输速率和植物体内离子的累积。植物暴露于盐分环境中受到的伤害与根系存储 Na^+ 和 Cl^- 的能力相关,且导致 Na^+ 和 Cl^- 在冠层中的累积^[53]。造成这种累积的原因可能是根系细胞膜受伤和离子运输途径改变所致^[54]。

水通道或水通道蛋白广泛分布于活的生物体,可提高生物膜对水的渗透性。渗透性的提高可为水分传输提供较低的活化能^[55]。水通道蛋白的主要功能是增大植物体内的水流量^[56]。其中最常见的水通道蛋白的特点是,可以被巯基试剂堵塞(例如 HgCl_2),从而降低膜的透水性。通过试剂(例如二巯苏糖醇 DTT)将 Hg^{2+} 从膜中去除后,这些变化可被逆转^[57]。Maggio 等^[58]对小麦根系导水率进行研究,也得到类似结果。

3.4 温度及灌水方式对植物导水率的影响

环境温度和灌水方式等也会影响根系及冠层水

分传导。温度胁迫是限制大多数植物生长的又一重要环境因素, 生长受抑制涉及到植物水分关系在内的许多生理特性的变化^[59]。大多数作物生长的适宜环境温度范围为 10~30℃, 超出此范围均导致作物产量下降^[60]。适宜的环境温度有利于植物导水率的提高, 过高或过低的环境温度均对植物导水率产生不利影响^[61-63]。Karmoker 等^[38]以棉花为材料的研究表明, 当温度超过 30℃ 时根系导水率降低。Morales 等^[64]的研究表明, 当白昼/夜间处理温度为 30 / 23℃ 时盆栽番茄的根系导水率较对照处理(25 / 18℃)显著降低, 随着温度继续增大到 35 / 28℃ 时根系导水率继续减小, 环境温度胁迫解除后根系导水率快速恢复。

根系是植物吸水的主要器官, 当根区土壤干旱时, 根系导水率显著降低。采用分根区交替灌溉技术使根区两侧根系始终处于干湿反复交替的非均一环境体系下, 根系两侧土壤存在明显的水势梯度, 这种条件势必影响根系的导水率。胡田田和康绍忠^[65]以玉米为材料的研究表明, 局部根区灌溉(交替和固定灌溉)的灌水侧根系导水率具有明显的补偿效应, 均超过了常规灌溉的根系导水率。杨启良等^[66-67]以苹果幼树为材料的研究表明, 在相同的土壤水分和盐分处理下, 分根区交替灌溉技术均提高了根系导水率, 增大了叶水流阻力, 这一结果很好地解释了分根区交替灌溉技术不仅提高了水分利用效率, 而且提高了调控水分平衡的能力、抗干旱和盐分胁迫能力。王燕等^[68]采用无压灌、滴灌与沟灌 3 种灌水方式对比研究了番茄根系导水能力, 结果表明与滴灌与沟灌 2 种灌水方式相比, “少量多次”的无压灌通过调节作物根区土壤水分状况, 使作物根区土壤水分保持在最适宜作物生长的范围内, 具有提高植物根系导水率的功能。

4 展望

农田土壤水分的转化利用及调控以 SPAC 系统为基础, 以植物为核心, 其中水分在植物体内的传输及调控研究一直是国内外学术研究的前沿性热点课题。通过对植物导水率的研究, 不仅可充实 SPAC 系统水分传输理论, 而且有助于明确植物高效用水的潜力及其对环境的适应机制。较早的研究表明, 植物根系导水率的提高使得蒸腾速率增大。与常规灌溉相比, 部分根区交替灌溉下根系导水率得到明显提高, 但叶水流阻力增大, 气孔开度和蒸腾速率均减小。这一结论可以用气孔限制理论来解释, 这也从根系导水率角度为解释部分根区交替灌溉提高水肥利用效率和调控植物体内水分平衡能力提供了

理论依据。受水分胁迫的影响, 植物根源化学信号和水力信号中哪一种最先对气孔传递信息, 适时调节气孔开度大小? 本文认为在干旱环境中, 引起 ABA 浓度增加的可能原因是根系分泌的 ABA 量增多或蒸腾速率增大, 根系吸收速率满足不了植物的蒸腾需水要求而快速消耗植物体内贮存的水分, 使得运输给叶片的 ABA 浓度增大, 导致气孔关闭。关于这一点值得更深入的研究和探讨。

大量的研究表明, 植物通过气孔调节使气孔开度、蒸腾和光合速率能够对植物导水率的动态变化特性做出积极响应, 也通过植物的水容、贮水、水孔蛋白和木质部气穴等方面进行实时调节, 但对引起这种响应的最佳生理调控机制和对环境的适应机制还需更深入研究。在较早的研究中, 国内外众多学者集中于均一环境体系下围绕土壤水分、养分、盐分、温度和光照等环境因素对植物导水率的影响, 但对太阳辐射和 CO₂ 浓度等大气因素、根区土壤呼吸和土壤微环境(土壤微生物等)变化对植物导水率的影响以及土壤导水率和植物导水率的变化关系如何尚少见报道。虽然已经在非均一环境下, 如分根区交替灌溉和土壤水分、养分、盐分处理下对苹果幼树和玉米导水率的影响进行了研究, 但并没有对土壤温度、土壤呼吸及土壤微环境对植物导水率的影响进行研究, 也未对成年果树的导水率与产量及品质之间关系进行研究。因此, 在未来研究中, 力求将众多环境因素结合起来(如根信号传递和根构型、水力结构和与土壤环境的相互作用联系起来)探索环境因素改变时植物的水分消耗特征和植物自身的水分调控机制, 以及根区土壤湿润方式改变对植物根构型和水力结构的影响及其节水调控效应。

参考文献

- [1] Martre P, North G B, Nobel P S. Hydraulic conductance and mercury-sensitive water transport for roots of *Opuntia acanthocarpa* in relation to soil drying and rewetting[J]. *Plant Physiology*, 2001, 126(1): 352-362
- [2] Lovelock C E, Ball M C, Feller I C, et al. Variation in hydraulic conductivity of mangroves: Influence of species, salinity, and nitrogen and phosphorus availability[J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127(3): 457-464
- [3] Veselova S V, Farhutdinov R G, Veselov S Y, et al. The effect of root cooling on hormone content, leaf conductance and root hydraulic conductivity of durum wheat seedlings (*Triticum durum* L.)[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162(1): 21-26
- [4] 李凤民, 王俊, 郭安红. 供水方式对春小麦根源信号和水分利用效率的影响[J]. *水利学报*, 2000(1): 23-27
- [5] Scholander P F, Hammel H T, Bradstreet E D, et al. Sap pressure in vascular plants[J]. *Science*, 1965, 148(3668):

- 339-346
- [6] Cohen Y, Fuchs M, Cohen S. Resistance to water uptake in a mature citrus tree[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1983, 34(4): 451-460
- [7] Steudle E. Water transport across roots[J]. *Plant Soil*, 1994, 167: 79-90
- [8] Sperry J S, Donnelly J R, Tyree M T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem[J]. *Plant Cell Environment*, 1998, 11(1): 35-40
- [9] 刘晚苟, 山仑, 邓西平. 压力室测定根系导水率方法探讨[J]. *西北植物学报*, 2001, 21(4): 761-765
- [10] Granier A, Breda N, Claustres J P, et al. Variation of hydraulic conductance of some adult conifers under natural conditions[J]. *Ann Sci For*, 1989, 46: 357-360
- [11] Tyree M T, Sinclair B, Lu P, et al. Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter[J]. *Ann Sci For*, 1993, 50(5): 417-423
- [12] 亓立云, 马履一, 张迎辉, 等. 六个木本植物木质部栓塞脆弱性及其水容调节作用的研究[J]. *山东农业大学学报: 自然科学版*, 2005, 36(4): 495-500
- [13] Running S W. Field estimates of root and xylem resistance in *Pinus contorta* using root excision[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1980, 31(2): 555-569
- [14] Kramer P J, Boyer J S. *Water relation of plant and soils*[M]. Orlando: Academic Press, 1995
- [15] Passioura J B, Tanner C B. Oscillations in apparent hydraulic conductance of cotton plants[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1985, 12(5): 455-461
- [16] Fiscus E L. The interaction between osmotic- and pressure-induced water flow in plant roots[J]. *Plant Physiology*, 1975, 55(5): 917-922
- [17] Steudle E. Water flow in plants and its coupling to other processes: An overview[J]. *Methods Enzymology*, 1989, 174: 183-225
- [18] Daniels M J, Mirkov T E, Chrispeels M J. The plasma membrane of *Arabidopsis thaliana* contains a mercury-insensitive aquaporin that is a homologue of the tonoplast water channel protein TIP[J]. *Plant Physiology*, 1994, 106(4): 1325-1333
- [19] Tyerman S D, Bohnert H J, Maurel C, et al. Plant aquaporins: Their molecular biology, biophysics and significance for plant water relations[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(Special Issue): 1055-1071
- [20] Passioura J B. Root signals control leaf expansion in wheat seedlings growing in drying soil[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988, 15(5): 687-693
- [21] Munns R, Passioura J B, Milborrow B V, et al. Stored xylem sap from wheat and barley in drying soil contains a transpiration inhibitor with a large molecular size[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16(7): 867-872
- [22] Beck E, Wagner B M. Quantification of the daily cytokinin transport from the root to the shoot of *Urtica dioica* L.[J]. *Botanica Acata*, 1994, 107(5): 342-348
- [23] Hose E, Hartung W. The effect of abscise acid on water transport through maize roots[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(supplement): 40-51
- [24] 康绍忠. 土壤-植物-大气连续体水流阻力分布规律的研究[J]. *生态学报*, 1993, 13(2): 157-163
- [25] Philip J R. Plant water relations: Some physical aspects[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1966, 17: 245-268
- [26] Lo Gullo M A, Nardini A, Salleo S, et al. Changes in root hydraulic conductance (K_R) of *Olea oleaster* seedlings following drought stress and irrigation[J]. *New Phytologist*, 1998, 140(1): 25-31
- [27] 刘晚苟, 山仑. 土壤机械阻力对玉米根系导水率的影响[J]. *水利学报*, 2004(4): 114-117
- [28] 刘晚苟, 山仑, 邓西平. 干湿条件下土壤容重对玉米根系导水率的影响[J]. *土壤学报*, 2003, 40(5): 779-782
- [29] Rieger M, Litvin P. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(331): 201-209
- [30] North G B, Nobel P S. Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* (agavaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1991, 78(7): 906-915
- [31] Zhang J H, Zhang X P, Liang J S. Exudation rate and hydraulic conductivity of maize roots are enhanced by soil drying and abscisic acid treatment[J]. *New Phytologist*, 1995, 131(3): 329-336
- [32] North G B, Nobel P S. Drought-induced changes in hydraulic conductivity and structure in roots of *Ferocactus acanthodes* and *Opuntia ficus-indica*[J]. *New Phytologist*, 1992, 120(1): 9-19
- [33] Carvajal M, Cooke D T, Clarkson D T. Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water-channel function[J]. *Planta*, 1996, 199(3): 372-381
- [34] Quintero J M, Fournier J M, Benlloch M. Water transport in sunflower root system: Effects of ABA, Ca^{2+} status and $HgCl_2$ [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(339): 1607-1612
- [35] 慕自新, 张岁岐, 杨晓青, 等. 氮磷亏缺对玉米根系水流导度的影响[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2003, 29(1): 45-51
- [36] 沈玉芳, 曲东, 王保莉, 等. 干旱胁迫下磷营养对不同作物苗期根系导水率的影响[J]. *作物学报*, 2005, 31(2): 214-218
- [37] 谭勇, 梁宗锁, 王渭玲, 等. 氮、磷、钾营养胁迫对黄芪幼苗根系活力及根系导水率的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2007, 15(6): 69-72
- [38] Karmoker J L, Clarkson D T, Saker L R, et al. Sulphate deprivation depresses the transport of nitrogen to the xylem and the hydraulic conductivity of barley (*Hordeum vulgare* L.) roots[J]. *Planta*, 1991, 185(2): 269-278
- [39] Radin J W, Matthews M A. Water transport properties of cortical cells in roots of nitrogen- and phosphorus- deficient cotton seedlings[J]. *Plant Physiology*, 1989, 89(1): 264-268
- [40] Guo S, Brück H, Sattelmacher B. Effects of supplied nitrogen form on growth and water uptake of French bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants[J]. *Plant and Soil*, 2002, 239(2): 267-275
- [41] Apostol K G, Zwiazek J J, MacKinnon M D. Naphthenic acids affect plant water conductance but do not alter shoot Na^+ and Cl^- concentrations in jack pine (*Pinus banksiana*) seedlings[J]. *Plant and Soil*, 2004, 263(1): 183-190
- [42] Suárez N, Sobrado M A. Adjustments in leaf water relations of mangrove (*Avicennia germinans*) seedlings grown in a sa-

- linity gradient[J]. *Tree Physiol*, 2000, 20(4): 227–282
- [43] Sobrado M A. Leaf photosynthesis of the mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl[J]. *Photosynthetica*, 1999, 36(4): 547–555
- [44] Martínez-Ballesta M C, Aparicio F, Carvajal M, et al. Influence of saline stress on root hydraulic conductance and PIP expression in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, 2003, 160(6): 689–697
- [45] Czerniawska-Kusza I, Kusza G, Dużyński M. Effect of deicing salts on urban soils and health status of roadside trees in the Opole region[J]. *Environmental Toxicol*, 2004, 19(4): 296–301
- [46] Franklin J A, Zwiazek J J. Ion uptake in *Pinus banksiana* treated with sodium chloride and sodium sulfate[J]. *Physiol Plant*, 2004, 120(3): 482–490
- [47] Barrett-Lennard E G. The interaction between waterlogging and salinity in higher plants: Causes, consequences and implications[J]. *Plant and Soil*, 2003, 253(1): 35–54
- [48] Redfield E, Croser C, Zwiazek J J, et al. Responses of red-osier dogwood (*Cornus stolonifera*) to oil sands tailings treated with gypsum and aluminum[J]. *Journal of Environment Quality*, 2003, 32(3): 1008–1014
- [49] Haeussler S, Kabzems R. Aspen plant community response to organic matter removal and soil compaction[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 35(8): 2030–2044
- [50] Mariani L, Chang S X, Kabzems R. 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[J]. *Soil Biology Biochemistry*, 2006, 38(7): 1734–1774
- [51] Zhang W H, Tyerman S D. Effect of low O₂ concentration and azide on hydraulic conductivity and osmotic volume of the cortical cells of wheat roots[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1991, 18: 603–613
- [52] Salim M. Effects of salinity and relative humidity on growth and ionic relations of plants[J]. *New Phytologist*, 1989, 113(1): 13–20
- [53] Apostol K G, Zwiazek J J. Hypoxia affects root sodium and chloride concentrations and alters water conductance in salt-treated jack pine (*Pinus banksiana*) seedlings[J]. *Trees*, 2003, 17(3): 251–257
- [54] Mansour M M F. Cell permeability under salt stress[M]//Jaiwal P K, Singh R P, Gulati A. Strategies for improving salt tolerance in higher plants. Science Publishers, Inc, 1997: 87–110
- [55] Verkman A S, van Hoek A N, Ma T H, et al. Water transport across mammalian cell membranes[J]. *American Journal of Physiol*, 1996, 270(1): 12–30
- [56] Maurel C. Aquaporins and water permeability of plant membranes[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1997, 48: 399–429
- [57] Kammerloher W, Fischer U, Piechottka G P, et al. Water channels in the plant plasma membrane cloned by immunoselection from a mammalian expression system[J]. *Plant Journal*, 1994, 6(2): 187–199
- [58] Maggio A, Joly R J. Effects of mercuric chloride on the hydraulic conductivity of tomato root systems[J]. *Plant Physiol*, 1995, 109(1): 331–335
- [59] Jiang Y W, Huang B R. Effects of calcium on antioxidant activities and water relations with heat tolerance in two cool-season grasses[J]. *J Exp Bot*, 2001, 52(355): 341–349
- [60] Shabala S N. Leaf temperature kinetics measure plant adaptation to extreme high temperature[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1996, 23(4): 445–452
- [61] BassiriRad H, Radin J W. Temperature-dependent water and ion transport properties of barley and sorghum roots. II. Effects of abscisic acid[J]. *Plant Physiol*, 1992, 99(1): 34–37
- [62] 康绍忠, 张建华. 不同土壤水分与温度条件下土根系统中水分传导的变化及其相对重要性[J]. *农业工程学报*, 1997, 13(2): 76–81
- [63] Cochard H, Martin R, Gross P, et al. Temperature effects on hydraulic conductance and water relation of *Quercus robur* L.[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(348): 1255–1259
- [64] Morales D, Rodríguez P, Dell'Amico J, et al. High-temperature preconditioning and thermal shock imposition affects water relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato[J]. *Biologia Plantarum*, 2003, 47(2): 203–208
- [65] 胡田田, 康绍忠. 局部灌水方式对玉米不同根区土-根系统水分传导的影响[J]. *农业工程学报*, 2007, 23(2): 11–16
- [66] 杨启良, 张富仓, 刘小刚, 等. 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[J]. *植物生态学报*, 2009, 33(4): 824–832
- [67] 杨启良, 张富仓. 根区不同灌溉方式对苹果幼苗水流阻力的影响[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(1): 128–134
- [68] 王燕, 蔡焕杰, 陈新明, 等. 不同灌水方式下番茄节水高产机理研究[J]. *中国生态农业学报*, 2009, 17(2): 261–265