

离子吸收分布与几种荒漠植物适应性的关系

柏新富, 朱建军, 王仲礼, 卞佃侠, 刘林德

(鲁东大学生命科学学院, 烟台 264025)

摘要: 用压力室灌流挤压法结合原子吸收分光光度计测定了胡杨、沙枣、柽柳、梭梭和花棒等 5 种荒漠优势植物组织以及细胞内和质外体溶液中 K^+ 、 Na^+ 含量, 并用 TPS-1 型光合蒸腾测定系统和露点微压计测定了叶片(同化枝)的蒸腾速率和组织渗透势, 以分析荒漠植物离子吸收特点与其适应性的关系。结果表明: 5 种植物叶片(同化枝)中 K^+ 含量差异较小, 但 Na^+ 含量却有极显著差异, 其中梭梭 Na^+ 含量最高、胡杨和柽柳次之、花棒和沙枣相对较低, 且梭梭和柽柳的根系和组织细胞膜对 Na^+ 也具有更高的透性。另外, 实验结果还显示组织 Na^+ 含量与组织渗透势和蒸腾失水率均呈显著负相关, 即 Na^+ 的吸收、积累可能在渗透调节和减少水分散失中具有重要作用。由此可见, 梭梭和柽柳能够通过大量吸收和积累无机离子来降低渗透势、增强吸水力, 同时减少蒸腾失水, 具有很强的荒漠环境适应能力; 而胡杨蒸腾耗水量较大、花棒和沙枣生理吸水的动力不足, 与梭梭和柽柳相比, 其荒漠环境适应能力相对较弱。

关键词: 荒漠植物; 离子吸收; 渗透势; K^+ ; Na^+

Ion uptake and distribution in relation to the adaptability of several desert species

BAI Xinfu, ZHU Jianjun, WANG Zhongli, BIAN Dianxia, LIU Linde

College of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264025, China

Abstract: Because the evaporational water loss is far beyond the water supply by rainfall in desert areas, desert plants often suffer from simultaneous drought and saline stresses. Under desert conditions, the increase in ion concentration in soil solution forces the plants to take more salt due to the elevated salt concentration gradient between the soil solution and the solution in root xylem on the one hand, and makes the absorption of water more difficult for plants on the other. So the different features in salt absorption in different desert plants may be closely associated with their drought adaptability. It is in this sense that the study of the ion absorption feature in desert plants are important in understanding the desert adaptability of plants. However, little attention has been paid to this issue up to now. In this study, the capability of adapting to desert environment in 5 desert plants in terms of their ion absorption, transportation and redistribution was investigated with modified liquid perfusion technique with the aid of a pressure bomb. The experiments involve the measurement of K^+ and Na^+ content in solutions of cells and intercellular spaces in 5 typical desert plants, namely *Populus euphratica* Oliv., *Elaeagnus angustifolia* L., *Tamarix chinensis* Lour., *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge and *Hedysarum scoparium* Fisch. with an atomic spectrophotometer, the solutions of cells and intercellular spaces were collected with pressure perfusion method, in which the solutions perfused into plant tissues were pressed out with the pressure bomb and the ion content in solutions was then analysed. In parallel to the ion content measurements, the transpiration and tissue osmotic potential were measured with a TPS-1 photosynthesis system (PP systems, UK) and an HR-33 vapour pressure osmometer (Wescor Inc. USA), respectively, in order to analyse the feature of ion absorption in desert plants and its relation to desert adaptability. The results showed that the difference in K^+ content in the measured species was not significant, but the difference in Na^+ content was very significant. *H. ammodendron* showed the highest Na^+ content, followed by *P. euphratica*, *T. chinensis*, *H. scoparium* and *E. angustifolia* having the lowest Na^+ content. Accordingly,

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助项目(2009CB421303)

收稿日期: 2009-12-02; **修订日期:** 2010-03-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bxf64@163.com

the cell membrane in *H. ammodendron* and *T. chinensis* exhibited higher permeability to Na^+ . Additionally, the experiments showed that both the tissue Na^+ content and tissue osmotic potential was negatively correlated to the transpiration rate of the plants, implying that the Na^+ absorption and accumulation may have played an important role in reducing and regulating the water loss in plants. It is therefore concluded that *H. ammodendron* and *T. chinensis* can lower their tissue osmotic potential and enhance the driving force for water absorption, at the same time reduce their transpirational water loss by morphological modifications and physiological adaptations, thus was able to retain a high adaptability to desert. On the other hand, due to higher transpirational water dissipation in *P. euphratica*, and due to smaller driving force for water absorption in *H. scoparium* and *E. angustifolia*, the adaptability to desert environment in these three plants is lower compared with that in *H. ammodendron* and *T. chinensis*.

Key Words: desert plant; ion uptake; osmotic potential; K^+ ; Na^+

荒漠环境往往由于蒸发量远大于降水量以及植物根系的吸水作用而导致近地表层土壤溶液浓缩造成盐分浓度升高,导致干旱和盐渍的双重胁迫。由于环境中的离子是在溶解于水分后被植物吸收的,因此,植物对离子和水分的吸收是相互耦合的。在干旱条件下,土壤溶液的离子浓度升高一方面使得土壤溶液的离子更容易被植物吸收,另一方面使土壤溶液的水势降低导致植物水分吸收更加困难,引起植物根内外离子和水分相应的吸收动力和耦合关系的改变。由于水分和离子的吸收都要经过细胞膜的过滤,不同植物细胞膜对水和离子的通透性的差异使其水分和离子吸收有不同的耦合关系。在正常生理条件下,植物细胞质 K^+ 浓度相对较高(100—150 mmol/L),而 Na^+ 浓度相对较低(1—10 mmol/L),有较高的 K^+/Na^+ 比^[1-2]。在盐渍环境中,植物细胞质膜内负外正的膜电势和胞外 Na^+ 浓度升高建立起的 Na^+ 电化学势梯度,有利于 Na^+ 从外界环境到植物细胞内的被动运输^[1]。然而,无论是盐生植物还是非盐生植物细胞质的酶都对 Na^+ 非常敏感,因此高等植物一般利用质膜 H^+ -ATPase 水解 ATP 产生能量把 Na^+ 逆电化学势梯度排出到细胞外^[3],或将 Na^+ 区隔化入液泡降低植物细胞的水势增强植物的吸水动力^[2]。这样,细胞内、外的 K^+ 、 Na^+ 水平就与植物的耐旱、耐盐性相关。同时,干旱条件下植物细胞的离子和水分吸收动力和模式的改变还将导致质外体即细胞微环境的改变。植物细胞的质外体由于溶液体积小,微小的化学或物理变化就能引起它的显著改变。当植物受到干旱胁迫时,如果植物通过主动运输将 Na^+ 运输到细胞外,将导致质外体溶液浓度升高,反过来进一步影响植物的水分吸收。因此不同植物的细胞对钠离子的排斥或区域化能力也与植物的抗旱抗盐的适应性密切相关。

除了上述的生理适应性,不同荒漠植物在长期的进化过程中还形成了形态解剖结构上的不同适应机制^[4],这些差别也使不同植物在水分和离子吸收、运输等方面形成一些差异,这些差异与植物忍耐、抵抗恶劣的荒漠条件及其生物量的积累有直接的关系。但是,目前有关荒漠植物生理生态适应性的研究多集中在荒漠植物的光合作用、蒸腾作用、水分利用效率与干旱环境的关系等方面^[5-8],而关于不同的荒漠植物在水分和离子吸收平衡以及离子区域化等方面的研究目前很少看到相关的报道。因此,分析胡杨、花棒、沙枣、梭梭和怪柳等荒漠优势植物在荒漠干旱环境条件下组织的离子吸收、分配及其在植物水分吸收中的作用,将有利于人们对荒漠植物适应机制的了解。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

本试验在中国科学院寒区旱区环境与工程研究所临泽试验站进行。研究区在甘肃省河西走廊中部、巴丹吉林沙漠南缘,位于北纬 $39^{\circ}20'$,东经 $100^{\circ}08'$,海拔 1380 m。属温带干旱荒漠气候类型,多年平均降水量 117 mm,年潜在蒸发量 2390 mm,为降水量的 20 多倍。

1.2 材料

试验以 5 种荒漠优势植物胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)、沙枣(*Elaeagnus angustifolia* L.)、怪柳(*Tamarix chinensis* Lour.)、梭梭(*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge) 和花棒(*Hedysarum scoparium* Fisch.) 为材

料。剪取生长环境基本相同的上述 5 种植物树冠外围、粗细基本一致的健壮枝条作为测试样枝(长约 20 cm)。

1.3 实验方法

1.3.1 细胞液和细胞外液的区分及 Na^+ 、 K^+ 浓度的计算

区分细胞液和细胞外液(质外体溶液)参考压力槽灌流挤压法^[9],即将枝条的切口端放入加有内套的压力室中,压力室内套事先充满蒸馏水,加压使水由枝条切口端进入枝叶,使细胞间隙充满水,然后从压力室取出枝条,立即用与测定水势相同的方式加压将细胞间隙的水溶液压出,重复操作 2 次,收集压出液即为质外体溶液的稀释液;细胞间隙被冲刷后的枝叶烘干、称重后按 1:50 的比例加入蒸馏水抽提,分别测定质外体溶液稀释液和细胞间隙被冲刷后的枝叶提取液的 Na^+ 、 K^+ 含量,得到质外体和细胞内溶液的离子总含量。根据枝叶含水量和质外体溶液占组织溶液的比例约 5%^[10]计算出细胞液和质外体溶液中 Na^+ 、 K^+ 的相应浓度。

1.3.2 植物材料及土壤 Na^+ 、 K^+ 含量的测定

将植物材料在 70℃ 下烘干,参照王宝山和赵可夫^[11]的方法提取 Na^+ 、 K^+ 。土壤样品为供试植物冠幅内地表下 50—150 cm 的混合土样(“品”字形设置 3 个取样点,0—50 cm 为干沙土),烘干、磨碎后按 1:5 土水比浸提 K^+ 、 Na^+ 。溶液中 Na^+ 、 K^+ 含量用原子吸收分光光度计(GBC-932B 型,澳大利亚)测定。

1.3.3 蒸腾失水率的测定

利用光合蒸腾测定系统(TPS-1,英国)测定蒸腾速率。为了便于不同植物之间的比较,测定后立即称量叶室中叶片(同化枝)的鲜重,再将单位转换为每克鲜重每小时蒸腾失水量,即蒸腾失水率($\text{mg}/(\text{g} \cdot \text{h})$)。

1.3.4 渗透势的测定

采用露点微压计(HR-33T, 美国)测定组织或细胞外溶液的渗透势。叶片(同化枝)先在冰箱冷冻,然后挤压出组织液测定。

以上测定均设 3 次重复,结果以“平均数 ± 标准差”计,利用 Excel 作图、SPSS13.0 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 5 种荒漠植物 K^+ 、 Na^+ 含量和 K^+/Na^+ 比值的比较

对 5 种荒漠植物叶片(同化枝)中 K^+ 、 Na^+ 含量的测定结果发现,胡杨、花棒、沙枣、柽柳组织 K^+ 含量远高于 Na^+ ,梭梭同化枝的 K^+ 、 Na^+ 含量则较为接近(图 1, a);且不同植物叶片(同化枝)中 K^+ 含量虽有一定差异($P < 0.05$),但变化幅度较小,除梭梭同化枝中 K^+ 含量较高外,其它植物之间差异不显著;但 Na^+ 含量却有极

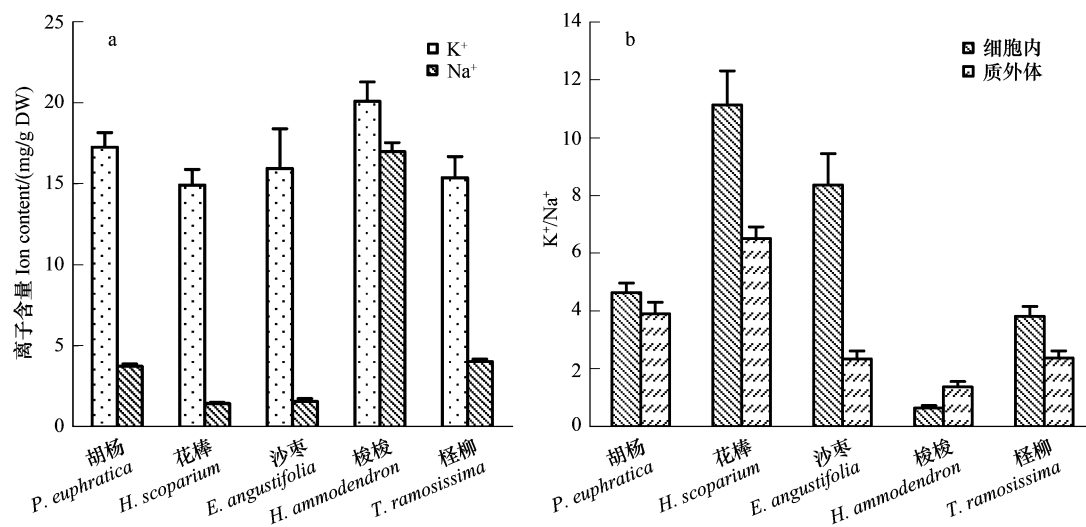


图 1 几种荒漠植物组织 Na^+ 、 K^+ 含量及 K^+/Na^+ 比值的比较

Fig. 1 Sodium and potassium content and the accumulated K^+/Na^+ ratio in tissues of several desert plants

显著差异($P < 0.001$),其中梭梭 Na^+ 含量是胡杨和柽柳的 4—5 倍、是花棒和沙枣的约 11 倍。进一步分析 K^+/Na^+ 比值发现,不同种类植物细胞内和质外体的 K^+/Na^+ 比值差异均达极显著水平($P < 0.001$) (图 1, b)。其中,花棒、沙枣细胞内的 K^+/Na^+ 比值最高,胡杨和柽柳次之,梭梭最低;质外体的 K^+/Na^+ 比值也有同样趋势。值得注意的是,梭梭细胞内的 K^+/Na^+ 比值低于质外体,说明梭梭将更多的 Na^+ 积累到细胞内,即梭梭细胞膜具有更高的 Na^+ 选择透性。

2.2 K^+ 、 Na^+ 吸收、分配与组织渗透势和蒸腾失水量的关系

2.2.1 K^+ 、 Na^+ 在细胞内和质外体的分配

将吸收的无机离子区域化至液泡中是许多植物抵抗渗透胁迫的有效方式之一^[12-14]。通过对胡杨、花棒、沙枣、梭梭和柽柳细胞内和质外体中 K^+ 、 Na^+ 的测定分析可见,它们吸收的 K^+ 、 Na^+ 也主要分布于细胞内(表 1),但不同种类的植物在 K^+ 、 Na^+ 分配上却存在较大差异。其中胡杨、花棒和沙枣的细胞内 K^+ 浓度是质外体的 25 倍以上,柽柳为 15.35 倍,而梭梭仅 4.29 倍;细胞内 Na^+ 浓度胡杨是质外体的 28.16 倍,花棒和沙枣为 10—20 倍,梭梭和柽柳则不足 10 倍,即梭梭和柽柳不仅组织含有较高的 Na^+ ,且在质外体中 Na^+ 也有较多的分布。

表 1 不同植物 K^+ 、 Na^+ 在细胞内与质外体中的分配
Table 1 The distribution of K^+ and Na^+ within and outside cells in several desert plants

植物种类 Plant species	K^+ 浓度 K^+ content / (mg/g)			Na^+ 浓度 Na^+ content / (mg/g)		
	细胞内 Intracellular	质外体 Apoplasmic	细胞内/质外体 Intracellular/ Apoplasmic	细胞内 Intracellular	质外体 Apoplasmic	细胞内/质外体 Intracellular/ Apoplasmic
胡杨 <i>P. euphratica</i>	12.38 ± 0.65a	0.37 ± 0.02C	33.56	2.68 ± 0.15C	0.10 ± 0.01C	28.16
花棒 <i>H. scoparium</i>	8.51 ± 0.14d	0.35 ± 0.11C	25.64	0.83 ± 0.27D	0.05 ± 0.02D	16.68
沙枣 <i>E. angustifolia</i>	9.15 ± 0.15c	0.21 ± 0.03D	43.66	1.11 ± 0.12D	0.09 ± 0.00C	12.21
梭梭 <i>H. ammodendron</i>	10.69 ± 1.06b	2.54 ± 0.46A	4.29	17.62 ± 1.45A	2.04 ± 0.37A	8.86
柽柳 <i>T. ramosissima</i>	13.72 ± 1.16a	0.89 ± 0.02B	15.35	3.60 ± 0.14B	0.38 ± 0.33B	9.55

注:同列中数据后字母相同表示无显著差异,小写字母不同表示差异显著($P < 0.05$),大写字母不同表示差异极显著($P < 0.01$)

2.2.2 K^+ 、 Na^+ 吸收、分配与组织渗透势的关系

在渗透胁迫下,植物多积累有机渗透调节物质或无机离子来降低组织渗透势,以利于水分吸收^[15-16],其中又以积累无机离子较为经济^[17-18]。对胡杨、花棒、沙枣、梭梭和柽柳组织渗透势的测定结果(表 2)显示,在 5 种植物中梭梭的组织渗透势最低,柽柳次之,胡杨、花棒和沙枣则较高,与其组织 Na^+ 含量具有明显的一致性(相关系数 $r = 0.9318$, $P < 0.01$,为极显著相关),而与组织 K^+ 含量无明显相关性($r = 0.7596$, $P > 0.05$),即 Na^+ 的吸收和积累可能在其渗透调节中具有重要作用。

表 2 K^+ 、 Na^+ 积累与组织渗透势和蒸腾失水率的关系

Table 2 The amount of K^+ and Na^+ accumulation in relation to osmotic potential and transpirational water loss in plants

植物种类 Plant species	组织离子含量 Ion content / (mg/gDW)		组织渗透势 Osmotic potential /(MPa)	蒸腾速率 Transpiration rate /(mg/(g·h))
	Na^+	K^+		
胡杨 <i>P. euphratica</i>	3.73 ± 0.17B	17.27 ± 0.90b	-2.27 ± 0.20C	119.3 ± 9.5A
花棒 <i>H. scoparium</i>	1.46 ± 0.08C	14.92 ± 0.97d	-2.13 ± 0.34CD	67.7 ± 1.5B
沙枣 <i>E. angustifolia</i>	1.57 ± 0.18C	15.94 ± 2.46c	-1.92 ± 0.07D	68.7 ± 1.5B
梭梭 <i>H. ammodendron</i>	17.00 ± 0.55A	20.09 ± 1.17a	-3.71 ± 0.17A	50.3 ± 1.5D
柽柳 <i>T. ramosissima</i>	4.04 ± 0.16B	15.38 ± 1.29cd	-2.87 ± 0.13B	57.7 ± 4.5C

注:同列中数据后字母相同表示无显著差异,小写字母不同表示差异显著($P < 0.05$),大写字母不同表示差异极显著($P < 0.01$)

2.2.3 K^+ 、 Na^+ 吸收、分配与蒸腾失水量的关系

离子积累量与吸水总量(蒸腾失水总量)的比值可以代表植物根系对水分和离子吸收的耦合关系,通过

对 5 种荒漠植物 K^+ 、 Na^+ 在细胞内和质外体的含量与蒸腾失水率的比值的计算发现,胡杨、花棒、沙枣质外体和细胞内 K^+ 、 Na^+ 含量与蒸腾失水率的比值较为接近,而梭梭、柽柳的这 4 项指标均较高,其中又以梭梭最为突出(表 3)。可见梭梭、柽柳的根系和组织细胞膜对 K^+ 、 Na^+ 的透性均明显高于其它 3 种植物,且梭梭根系和细胞膜对 Na^+ 的透性又显著高于柽柳。

表 3 离子含量与叶片蒸腾失水量的关系
Table 3 Ion content in leaves in relation to transpiration ratio

植物种类 Plant species	离子含量/蒸腾速率(相对单位) Relative ion/ transpiration ratio			
	质外体 K^+ K^+ in apoplastic	质外体 Na^+ Na^+ in apoplastic	细胞内 K^+ K^+ in intracellular	细胞内 Na^+ Na^+ in intracellular
胡杨 <i>P. euphratica</i>	3.11 ± 0.89C	0.80 ± 0.11C	103.78 ± 7.79C	22.42 ± 1.85C
花棒 <i>H. scoparium</i>	5.21 ± 0.73C	0.81 ± 0.25C	125.70 ± 3.74B	12.21 ± 3.22D
沙枣 <i>E. angustifolia</i>	3.09 ± 0.60C	1.32 ± 0.17C	133.19 ± 6.79B	16.11 ± 1.49CD
梭梭 <i>H. ammodendron</i>	50.54 ± 6.12A	40.59 ± 4.44A	212.46 ± 12.68A	350.05 ± 17.42A
柽柳 <i>T. ramosissima</i>	15.49 ± 1.98B	6.56 ± 0.41B	237.97 ± 13.89A	62.35 ± 1.63B

进一步分析 5 种荒漠植物的蒸腾失水率与组织离子含量的关系发现,具有较高组织 K^+ 、 Na^+ 浓度的植物,其蒸腾失水率也较低(表 2,胡杨例外),其中除胡杨外,质外体 Na^+ 浓度与蒸腾失水率呈显著负相关(相关系数 $r=0.8979, P<0.05$),这可能与质外体 Na^+ 的积累增强了保水能力有关。

2.3 K^+ 、 Na^+ 吸收与土壤离子含量的关系

环境溶液中的离子进入根系首先要通过根系的过滤,根系过滤作用的强弱决定着离子在木质部及与其相连的其它质外体中的含量。通过测定、分析不同植物质外体 K^+ 、 Na^+ 浓度与土壤溶液 K^+ 、 Na^+ 浓度,发现所观测的 5 种植物质外体 K^+ 、 Na^+ 浓度均显著低于土壤溶液中的 K^+ 、 Na^+ 浓度(图 2)。其中,花棒、胡杨和沙枣显示出较强的根系过滤作用,使木质部溶液的离子浓度(以质外体溶液离子浓度表示)低于根外 10—50 倍,特别是对 Na^+ 的阻挡作用更强,木质部溶液的 Na^+ 浓度仅相当于根外溶液的 1/50—1/40;而梭梭和柽柳则在木质部和其它质外体部位积累较多的离子,显示出根系对离子具有较高的通透性。

3 讨论

通过对胡杨、花棒、沙枣、梭梭和柽柳等 5 种荒漠植物的离子吸收、分配及其与植物渗透调节、蒸腾耗水等的测定分析,发现它们虽然都具有适应荒漠干旱缺水的能力,但机制上可能存在明显差异。在同样的生境下,梭梭、柽柳和胡杨体内能够积累更多的 Na^+ 离子,特别是梭梭,而花棒和沙枣则较少。陈成升等^[18]认为,植物在较低能耗的前提下吸收、积累 Na^+ 以维持膨压,可以减少渗透调节耗能,从而有利于植物的生长。通过对组织渗透势的测定也发现,5 种植物组织渗透势排序为梭梭 < 柽柳 < 胡杨 < 花棒 < 沙枣。因此,在离子积累和渗透调节方面,梭梭、柽柳更具优势。

同时,对细胞内和质外体 K^+ 、 Na^+ 分配的测定结果显示,两种离子均主要分布于细胞内,但梭梭和柽柳的质外体也具有较高的 K^+ 、 Na^+ 浓度。进一步分析质外体(包括木质部导管)与土壤溶液离子浓度的关系,发现梭梭和柽柳木质部溶液 Na^+ 、 K^+ 浓度与土壤溶液中差异较小,说明梭梭和柽柳根系对离子具有较高的通透性,从而使体内能够维持较高的离子浓度,以利于渗透调节。另外,在质外体中维持较高的离子浓度,可能还与保持较低的渗透势、减少蒸腾失水量有关。对不同植物蒸腾失水量与质外体 Na^+ 浓度的关系分析显示,质

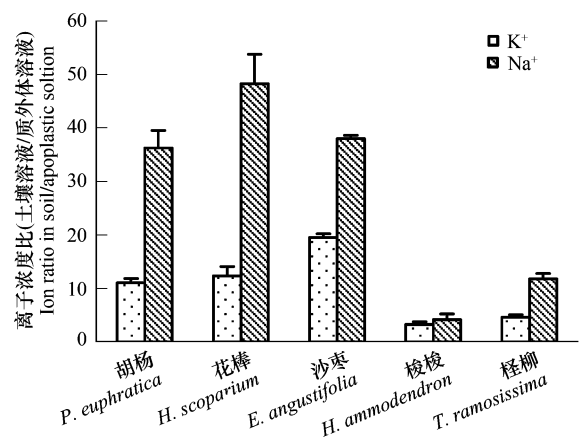


图 2 土壤溶液与木质部溶液 Na^+ 、 K^+ 浓度比

Fig. 2 Ratio of Na^+ and K^+ concentrations in soil vs. xylem solutions

外体 Na^+ 浓度与蒸腾失水率呈显著负相关(胡杨例外)。

有实验显示,在干旱条件下,盐分的加入使植株能够以较少的能量吸收盐离子,从而降低渗透势,增强渗透调节能力,提高根系从外界吸收水分的能力^[18-19]。而荒漠植物一方面需要在提高吸水能力的同时尽可能地减少水分的消耗,另一方面又需要在水分供应有限的条件下最大限度地生长和累积有机物,以增加个体大小、增强对不利环境的抵抗力^[20]。因此,在荒漠干旱环境条件下,植物以消耗尽可能少的能量吸收和积累较多的 Na^+ 等无机离子参与渗透调节,增强水分吸收能力和减少水分消耗量,无疑是其适应荒漠干旱、高温以及盐渍化环境的最佳选择。当然, Na^+ 等离子的吸收、积累有产生离子毒害的危险,植物需要协调离子吸收、排出以及区域化之间的关系,在发挥无机离子在渗透调节和水分吸收中的作用的同时又能维持细胞质内的离子处于非毒害水平。在环境盐分超过植物自身调节能力所能达到的水平时,将影响植物的生长发育,甚至导致植物无法在此环境中生存。

综合本实验和已有的实验结果可见,梭梭和怪柳一方面通过大量吸收和积累无机离子来降低渗透势、增强吸水力,另一方面又通过形态结构和生理生态方面的适应来减少水分的散失,具有很强的荒漠环境适应能力。胡杨虽然也能够吸收和积累较多的离子来增强生理吸水动力,但其耗水量较大;而花棒和沙枣虽然蒸腾失水较少,但生理吸水的动力不足,因此,与梭梭和怪柳相比,胡杨、花棒和沙枣的荒漠环境适应能力相对较弱。

另外,许多实验证明,较高的 K^+/Na^+ 比值有利于植物维持正常代谢和提高抗逆性^[21-23]。本试验结果表明,梭梭和怪柳虽然具有多方面的适应荒漠干旱环境的优点,但其组织 K^+/Na^+ 比值却较低。究其原因,可能是梭梭和怪柳将更多的 Na^+ 区域化到液泡所至。

References:

- [1] Niu X, Bressan R A, Hasegawa P M, Pardo J M. Ion homeostasis in NaCl stress environments. *Plant Physiology*, 1995, 109: 735-742.
- [2] Li P H, Zhang H, Wang B S. Ionic homeostasis of plant under salt stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, 23(10): 1810-1817.
- [3] Quintero F J, Blatt M R, Pardo J M. Functional conservation between yeast and plant endosomal Na^+/H^+ antiporters. *FEBS Letters*, 2000, 471: 224-228.
- [4] Shi Z Y, Wang F Y, Wei Y L. Adaptive strategies of desert plants. *Journal of Anhui Agriculture Sciences*, 2007, 35(17): 5222-5224.
- [5] Pyankov V I, Artyusheva E G, Voznesenskaya E V, Ku M S B, Edwards G E, Black C C J. Features of photosynthesis in *Haloxylon* species of Chenopodiaceae that are dominant plants in central Asian deserts. *Plant and Cell Physiology*, 1999, 40: 125-134.
- [6] Su P X, Zhang L X, Du M W, Bi Y R, Zhao A F, Liu X M. Photosynthetic character and water use efficiency of different leaf shapes of *Populus euphratica* and their response to CO_2 enrichment. *Journal of Plant Ecology*, 2003, 27(1): 34-40.
- [7] Wang C L, Guo Q S, Tan D Y, Shi Z M, Ma C. *Haloxylon ammodendron* community patterns in different habitats along southeastern edge of Zhunger basin. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(7): 1224-1229.
- [8] Su P X, Yan Q D. Photosynthetic characteristics of C4 desert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 76-82.
- [9] Jachetta J J, Appleby A P, Boersma L. Use of the pressure vessel to measure concentrations of solutes in apoplastic and membrane-filtered symplastic sap in sunflower leaves. *Plant Physiology*, 1986, 82: 995-999.
- [10] Tyree, M T, Jarvis P G. Water in tissues and cells//Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, Ziegler H eds. *Physiological Plant Ecology II: Water Relations and Carbon Assimilation* (Encyclopedia of Plant Physiology, new series, vol. 12B). Berlin: Springer, 1982: 35-77.
- [11] Wang B S, Zhao K F. Comparison of extractive methods of Na and K in wheat leaves. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31(1): 50-52.
- [12] Zhao K F, Fan H, Zhou S, Song J. Study on the salt and drought tolerance of *Suaeda salsa* and *Kalanchoe daigremontiana* under iso-osmotic salt and water stress. *Plant Science*, 2003, 165(4): 837-844.
- [13] Ma L Q, Han Z H, Zhou E F, Xu X F. Na^+ Compartmentalization in the leaves of *Malus zumi* and *Malus baccata* under salt stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(7): 1378-1383.
- [14] Shi G W, Song J, Gao B, Yang Q, Fan H, Wang B S, Zhao K F. The comparison on seedling emergence and salt tolerance of *Suaeda salsa* L. from different habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(1): 138-143.
- [15] Wu M, Xue L, Li Y. Review of adaptation mechanism of plants to salt stress. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(8): 111-117.

- [16] Dong Y C, Liu Y Q. Soil water influences on protective enzymes and osmolytes of *Urtica dioica* and their correlations with leaf photosynthesis and biomass. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(6): 2845-2851.
- [17] Yu W W, Cao B H, Cao F L. Effects of drought and drought-NaCl stresses on the growth and Ionic absorption and distribution of *Robinia pseudoacacia* clones. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2007, 31(3): 68-72.
- [18] Chen C S, Xie Z X, Liu X J. Interactive effects of drought and salt stresses on winter wheat seedlings growth and physiological characteristics of stress-resistance1. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(4): 811-816.
- [19] Slama I, Ghnaya T, Messedi D, Hessini K, Labidi N, Savoure A, Abdelly C. Effect of sodium chloride on the response of the halophyte species *Sesuvium portulacastrum* grown in mannitol-induced water stress. *Journal of Plant Research*, 2007, 120: 291-299.
- [20] Bai X F, Zhu J J, Zhao A F, Su P X, Bu Q M, Zhao X. Comparison of physiological adaptabilities of several desert plants to drying stress. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2008, 14(6): 763-768.
- [21] Zhu J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6: 441-445.
- [22] Chen H Z, Natalia L, Zhu D F, Lin X Q, Zhang Y P, Sun Z X. Absorption and distribution of Na^+ and K^+ in rice seedling under salt stress. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(5): 937-945.
- [23] Zhao X, Wang L Q, Zhou C J, Shang HB. Effects of salt stress on the absorption and accumulation of Na^+ and K^+ in seedlings of four winter wheat (*Triticum aestivum*) genotypes. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(1): 205-213.

参考文献:

- [2] 李平华, 张慧, 王宝山. 盐胁迫下植物细胞离子稳态重建机制. *西北植物学报*, 2003, 23(10): 1810-1817.
- [4] 石兆勇, 王发园, 魏艳丽. 荒漠植物的适应策略. *安徽农业科学*, 2007, 35(17): 5222-5224.
- [6] 苏培玺, 张立新, 杜明武, 毕玉蓉, 赵爱芬, 刘新民. 胡杨不同叶形光合特性、水分利用效率及其对加富 CO_2 的响应. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 34-40.
- [7] 王春玲, 郭泉水, 谭德远, 史作民, 马超. 准噶尔盆地东南缘不同生境条件下梭梭群落结构特征研究. *应用生态学报*, 2005, 16(7): 1224-1229.
- [8] 苏培玺, 严巧娣. C4 荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征. *生态学报*, 2006, 26(1): 76-82.
- [11] 王宝山, 赵可夫. 小麦叶片中 Na、K 提取方法的比较. *植物生理学通讯*, 1995, 31(1): 50-52.
- [13] 马丽清, 韩振海, 周二峰, 许雪峰. 盐胁迫下珠眉海棠与山定子叶片 Na^+ 区域化的研究. *西北植物学报*, 2006, 26(7): 1378-1383.
- [14] 史功伟, 宋杰, 高奔, 杨青, 范海, 王宝山, 赵可夫. 不同生境盐地碱蓬出苗及幼苗抗盐性比较. *生态学报*, 2009, 29(1): 138-143.
- [15] 吴敏, 薛立, 李燕. 植物盐胁迫适应机制研究进展. *林业科学*, 2007, 43(8): 111-117.
- [16] 董伊晨, 刘悦秋. 土壤水分对异株荨麻 (*Urtica dioica*) 保护酶和渗透调节物质的影响及其与叶片光合和生物量的相关性. *生态学报*, 2009, 29(6): 2845-2851.
- [17] 郁万文, 曹帮华, 曹福亮. 干旱、早盐胁迫对刺槐生长及离子吸收分配的影响. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2007, 31(3): 68-72.
- [18] 陈成升, 谢志霞, 刘小京. 早盐互作对冬小麦幼苗生长及其抗逆生理特性的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(4): 811-816.
- [20] 柏新富, 朱建军, 赵爱芬, 苏培玺, 卜庆梅, 赵雪. 几种荒漠植物对干旱过程的生理适应性比较. *应用与环境生物学报*, 2008, 14(6): 763-768.
- [22] 陈惠哲, Natalia Ladatko, 朱德峰, 林贤青, 张玉屏, 孙宗修. 盐胁迫下水稻苗期 Na^+ 和 K^+ 吸收与分配规律的初步研究. *植物生态学报*, 2007, 31(5): 937-945.
- [23] 赵旭, 王林权, 周春菊, 尚浩博. 盐胁迫对四种基因型冬小麦幼苗 Na^+ 、 K^+ 吸收和累积的影响. *生态学报*, 2007, 27(1): 205-213.