

高玉红, 闫生辉, 邓黎黎. 不同盐胁迫对甜瓜幼苗根系和地上部生长发育的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(3): 120-123.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.03.030

不同盐胁迫对甜瓜幼苗根系和地上部生长发育的影响

高玉红, 闫生辉, 邓黎黎

(郑州职业技术学院, 河南郑州 450121)

摘要:为探讨甜瓜幼苗对不同盐胁迫响应的差异性,以50、100、150、200 mmol/L KNO_3 、 K_2SO_4 和 $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 混合盐分对甜瓜幼苗进行模拟胁迫,比较其对甜瓜幼苗根系和地上部生长发育的影响。结果表明,3种盐胁迫均会抑制甜瓜幼苗根系和地上部的生长发育,低浓度胁迫抑制作用不显著,随盐浓度的增加,抑制作用逐渐增强;综合考虑3种类型盐分对各项生长指标的影响, $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 混合盐抑制作用最强, KNO_3 次之, K_2SO_4 相对较弱。从3种盐胁迫与各项生长指标的相关性分析可知,盐胁迫与地上部生长发育的5个指标均呈显著负相关性,与根系指标的相关性因盐种类而异,说明甜瓜幼苗地上部比根系对盐胁迫的反应敏感,受胁迫伤害的程度大。

关键词:甜瓜;盐胁迫;根系;地上部;生长发育

中图分类号: S652.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)03-0120-04

我国是世界上甜瓜种植面积最大的国家,2016年甜瓜栽培面积为48.19万 hm^2 ,产量1635万 $\text{t}^{[1]}$ 。近年来,随着我国农业结构的调整,保护地栽培面积逐步扩大,甜瓜种植已成为部分产区农民增产增收的主要渠道之一。但保护地栽培复种指数较高及化肥的大量集中使用,加重土壤的盐渍化,已成为制约我国设施甜瓜可持续高效发展的关键问题。盐胁迫可通过渗透胁迫、离子毒害、营养亏缺和氧化胁迫等多种机制抑制植物的生长发育,甚至造成植株死亡^[2]。植物对不同盐胁迫响应有很大差异,且不同器官间对盐胁迫敏感程度不同^[3]。国内外有关学者相继开展不同盐分胁迫对黄瓜^[4]、辣椒^[5]、番茄^[6]、西瓜^[7]等植物影响的研究,并将生长指标的变化作为评价植物耐盐性的重要指标。而有关盐胁迫对甜瓜影响的研究多集中在种质资源的评价方面^[8-9],关于其根系和地上部分生长发育对不同盐胁迫反应的系统研究较少。甜瓜生产上多施用 KNO_3 或 K_2SO_4 型复合肥, NO_3^- 和 SO_4^{2-} 已成引起土壤次生盐渍化的主要盐分^[10-11]。因此,本研究以 KNO_3 、 K_2SO_4 和 $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 混合盐分对甜瓜幼苗进行模拟胁迫,比较其对甜瓜幼苗根系和地上部生长影响的差异性,以期为

进一步研究不同盐胁迫对甜瓜伤害的生理机制奠定基础,并为科学施肥及耐盐性评价指标的筛选提供理论依据。

1 材料与与方法

1.1 试验材料

供试甜瓜品种为ZY20,均由河南省农业科学院园艺研究所选育。供试药剂为 KNO_3 、 K_2SO_4 ,均为分析纯,从市场试剂店购买。

1.2 试验方法

试验于2017年在河南省农业科学院的人工气候室内进行。选取籽粒饱满、大小一致的种子,浸种催芽后播种于盛有混合基质($V_{\text{蛭石}}:V_{\text{珍珠岩}}=1:1$)的32孔穴盘中育苗,昼温22~28℃,夜温16~18℃,每天光照时间14h,日光灯补光3000 lx。子叶展开后浇1/2剂量的山崎黄瓜配方营养液^[12],第2张真叶展开后,选整齐一致幼苗的穴盘放于装有1个剂量山崎黄瓜配方营养液的水培槽中。试验期间,每3d更换1次营养液。待幼苗长到3叶1心时,分别置于浓度梯度为0、50、100、150、200 mmol/L KNO_3 、 K_2SO_4 和 $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ (摩尔浓度为1:1)的日本山崎甜瓜营养液(硝酸钙826 mg/L,硝酸钾607 mg/L,硫酸镁370 mg/L,磷酸二氢铵153 mg/L)进行胁迫处理,每个处理3次重复。为防止盐刺激,胁迫处理以每天按设定浓度梯度的1/4的浓度梯度递增。

1.3 测定项目与方法

达到预定浓度后的第10天,胁迫症状比较明显时,每个

收稿日期:2018-07-23

基金项目:河南省科技攻关项目(编号:162102110099)。

作者简介:高玉红(1979—),女,河南尉氏人,硕士,副教授,主要从事作物生物技术等教学与研究工作。E-mail: gaoyuhong2008@163.com。

[J]. 山东林业科技, 2014(6): 88-95.

[5] 王春婷. 紫萼玉簪组织培养及离体再生体系的建立[D]. 四川农业大学, 2008: 98-99.

[6] 周玉迁, 潘杰, 李长海, 等. 玉簪属植物在哈尔滨地区的引种实验[J]. 防护林科技, 2013(5): 31-49.

[7] 高志慧, 岳桦. 五种玉簪在哈尔滨地区生长发育特征研究[J]. 北方园艺, 2008(7): 178-179.

[8] Han X, Han B, Liu S K. Evaluation of cold resistance of *Hosta species* in Harbin City [J]. Advanced Materials Research, 2011, 183/184/

185: 505-509.

[9] 石秉路, 周玉迁, 何林霞, 等. 2种玉簪属植物在大兴安岭地区引种及园林应用[J]. 黑龙江省森林植物园, 2012(4): 24-25.

[10] 于森. 紫花玉簪根中有效成分的提取及其抗菌能力的研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2015: 56-58.

[11] 杨丽, 王雅琪, 何军伟, 等. 民族药玉簪属植物的化学成分与生物活性研究进展[J]. 中药材, 2016(1): 216-222.

[12] 罗琼. 《本草纲目》中蔷薇科和百合科药物基原考[D]. 北京: 中国中医科学院, 2007: 66.

处理随机选取5株测定株高(根茎相交处到最高生长点的长度)、茎粗(根茎相交处上方约1 cm处)、地上部鲜质量和干质量、根部鲜质量和干质量、根长(从根基部量至根尖最长处)、根体积^[13]、根系活力^[14]、叶绿素含量^[15],并计算相对生长量,相对生长量=(处理前整株干质量-处理后整株干质量)/处理天数。

1.4 数据统计与分析

采用 Excel 2007 和 DPS 7.05 软件进行处理,利用 Duncan's 新复极差法进行同一品种不同处理之间的差异显著性检验($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同盐胁迫对甜瓜幼苗根系生长的影响

2.1.1 不同盐胁迫对根系生长量和生物量的影响 由表1

表1 不同盐胁迫对根系生长量和生物量的影响

盐类型	浓度 (mmol/L)	根长 (cm/株)	根体积 (mL/株)	根系生物量 (mg/株)	根系生长量 (mg/株)
KNO ₃	0	14.56a	0.89a	64.17a	1.83a
	50	14.62a	0.65b	62.33a	1.70a
	100	13.53b	0.64b	53.83b	1.09b
	150	13.17bc	0.63b	50.83b	0.88bc
	200	12.53c	0.59b	48.50b	0.71c
K ₂ SO ₄	0	14.56a	0.89ab	64.17a	1.83a
	50	13.63a	1.03a	64.67a	1.86a
	100	12.15bc	0.85ab	62.33ab	1.70b
	150	11.72c	0.72c	57.33b	1.34c
	200	11.49c	0.73c	51.17c	0.90c
KNO ₃ + K ₂ SO ₄	0	14.56a	0.89a	64.17a	1.83a
	50	10.83b	0.73b	54.83b	1.16b
	100	10.71b	0.55bc	47.83c	0.66c
	150	9.66bc	0.43cd	42.83cd	0.31d
	200	8.63c	0.26d	40.50d	0.14e

注:同列数据后不同小写字母表示同种盐处理不同浓度间差异显著($P<0.05$)。下表同。

2.1.2 不同盐胁迫对根系活力影响 植物根系活力水平直接影响地上部的营养状况。由图1可知,KNO₃、K₂SO₄、KNO₃+K₂SO₄3种盐胁迫下,甜瓜幼苗根系活力随盐浓度的增加呈现下降的趋势,且对不同盐分的敏感程度明显不同,KNO₃、KNO₃+K₂SO₄胁迫从50 mmol/L开始与对照间差异达显著水平,K₂SO₄胁迫处理从100 mmol/L开始与对照间差异达显著水平;3种盐分胁迫浓度越高对根系活力的抑制作用越明显,高浓度胁迫(200 mmol/L)分别比对照处理下降78.10%、77.76%、79.52%,且均与100 mmol/L处理间差异达显著水平。结果表明,3种盐分胁迫处理均会降低甜瓜幼苗根系活力,影响其对营养元素的吸收;其抑制程度的强弱顺序为KNO₃+K₂SO₄>KNO₃>K₂SO₄。

2.2 不同盐胁迫对甜瓜幼苗地上部生长的影响

2.2.1 不同盐胁迫对地上部生长及生物量的影响 由表2

可知,3种类型盐胁迫对甜瓜幼苗株高、茎粗、地上部生物量、地上部生长量的影响有明显差异。KNO₃盐胁迫下,甜瓜幼苗株高、茎粗从中浓度(100 mmol/L)胁迫开始与对照有明显差异,地上部生物量和地上部生长量从低浓度(50 mmol/L)胁迫开始与对照表现出显著性差异;高浓度(200 mmol/L)胁迫

可知,KNO₃、K₂SO₄、KNO₃+K₂SO₄3种盐胁迫下,随着盐浓度的增加,甜瓜幼苗根长、根体积、根系生物量和根系生长量整体呈现逐渐下降的趋势,且不同盐分对其影响程度有明显差异。KNO₃盐低浓度胁迫下甜瓜幼苗根长、根系生物量和根系生长量从100 mmol/L胁迫开始,与对照间显著差异;根体积对KNO₃盐胁迫较敏感,从50 mmol/L开始与对照间表现出明显差异,但其他盐浓度处理间差异不显著。K₂SO₄盐胁迫处理下,根长、根系生长量从100 mmol/L开始与对照间表现出显著差异,根体积、根系生物量从150 mmol/L开始与对照间有显著差异;KNO₃+K₂SO₄混合盐处理甜瓜幼苗根长、根体积、根系生物量和根系生长量均显著低于对照。试验表明,3种盐胁迫均会抑制甜瓜幼苗根系的生长,且盐浓度高抑制作用越强;从整体上来看,KNO₃+K₂SO₄抑制作用最强,KNO₃次之,K₂SO₄相对较弱。

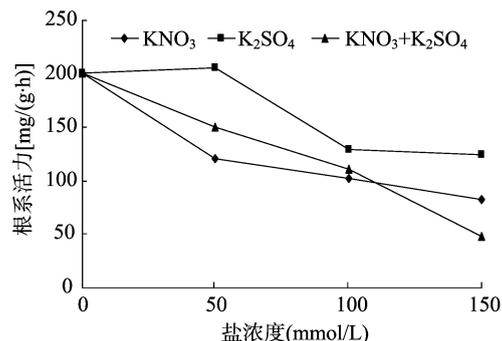


图1 不同盐胁迫对甜瓜幼苗根系活力的影响

胁迫下,分别比对照降低31.31%、21.17%、27.57%、75.07%;K₂SO₄盐胁迫下,甜瓜植株的株高、茎粗、地上部生物量和地上部生长量随着胁迫浓度增加呈逐渐下降的趋势,其中,株高、茎粗、地上部生长量从低浓度(50 mmol/L)胁迫开始与对照有显著差异,地上部生物量从中浓度(100 mmol/L)胁迫开始与对照有明显差异,高浓度(200 mmol/L)胁迫下,分别比对照下降43.19%、12.36%、25.65%、71.33%;KNO₃+K₂SO₄混合盐胁迫下,甜瓜幼苗株高、茎粗、地上部生长量显

著低于对照,地上部生物量从中浓度(100 mmol/L)胁迫开始与对照有明显差异,高浓度(200 mmol/L)胁迫下,分别比对照下降49.08%、17.19%、31.62%、82.91%。结果表明,3种

盐胁迫均能抑制甜瓜幼苗地上部的生长,且盐浓度高抑制作用越强;综合来看, $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 抑制作用最强, KNO_3 次之, K_2SO_4 相对较弱。

表2 不同盐胁迫对地上部生长及生物量的影响

盐类型	浓度 (mmol/L)	株高 (mm/株)	茎粗 (mm/株)	地上部生物量 (mg/株)	地上部生长量 (mg/株)
KNO_3	0	179.17a	4.77a	580.58a	21.42a
	50	182.83a	4.72a	479.17b	9.53b
	100	144.67b	4.42b	468.33b	8.76b
	150	135.00bc	4.18bc	431.00c	6.09c
	200	123.08c	3.76c	420.50c	5.34c
K_2SO_4	0	179.17a	4.77a	580.58a	21.42a
	50	131.59b	4.44b	546.80ab	14.36b
	100	131.02b	4.35bc	491.52b	10.42c
	150	129.43b	4.25c	460.50bc	8.20d
	200	101.78c	4.18c	431.67c	6.14e
$\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$	0	179.17a	4.77a	580.58a	21.42a
	50	143.04b	4.26b	548.00a	14.45b
	100	111.99c	4.25b	492.17b	10.46c
	150	101.82cd	4.13b	470.00b	8.88c
	200	91.24d	3.95b	397.00c	3.66d

2.2.2 不同盐胁迫对叶片叶绿素含量的影响 3种盐胁迫处理对甜瓜幼苗叶绿素含量的影响有明显差异。由图2可知,随 KNO_3 、 K_2SO_4 及 $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 混合盐胁迫浓度的增加,甜瓜幼苗叶片叶绿素含量呈现降低趋势,其中, KNO_3 胁迫处理从100 mmol/L开始与对照间差异达显著水平, K_2SO_4 及 $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 混合盐胁迫处理从150 mmol/L开始与对照间差异达显著水平;3种盐高浓度(200 mmol/L)处理分别比对照下降45.91%、24.55%、39.09%。结果表明,低浓度盐胁迫对叶绿素含量影响不明显,高浓度盐胁迫才是影响叶绿素合成或分解的主要限制因素;随胁迫浓度的增加,同样浓度的 KNO_3 盐对甜瓜幼苗叶片叶绿素含量的抑制作用更强, $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 混合盐次之, K_2SO_4 相对较弱。

2.3 不同盐胁迫下甜瓜幼苗根系和地上部生长指标相关性分析

将盐胁迫浓度与甜瓜幼苗生长指标进行相关性分析可知(表3), KNO_3 胁迫与茎粗、根系生物量、叶绿素含量和株高、地上部生物量、地上部生长量、根系生长量、根系活力等8个指标呈极显著或显著负相关; K_2SO_4 胁迫在与 KNO_3 胁迫具

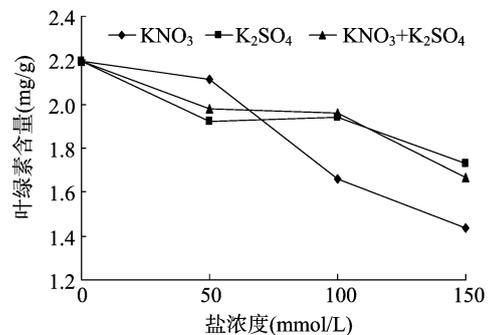


图2 不同盐胁迫对甜瓜幼苗叶绿素含量的影响

有共同显著相关性指标上增加了根长1个指标; $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 胁迫与所测的11个指标均呈极显著或显著负相关。结果表明,不同盐胁迫对甜瓜幼苗生长指标的影响不同, KNO_3 胁迫主要影响地上部的生长、叶片光合特性,而 K_2SO_4 胁迫除影响地上部的生长、叶片光合特性外,还影响根系的生长; $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 混合盐胁迫对甜瓜幼苗生长指标的抑制范围更广,且并非单盐胁迫作用的叠加,而是具有增强作用。

表3 不同类型盐胁迫下甜瓜幼苗根系和地上部生长特性指标的相关性分析

盐类型	相关系数									
	根长	根体积	根系生物量	根系生长量	根系活力	株高	茎粗	地上部生物量	地上部生长量	叶绿素含量
KNO_3	-0.773	-0.825	-0.971**	-0.817*	-0.956*	-0.946*	-0.971**	-0.917*	-0.918*	-0.984**
K_2SO_4	-0.958*	-0.612	-0.925*	-0.925*	-0.941*	-0.889*	-0.921*	-0.993**	-0.993**	-0.952*
$\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$	-0.918*	-0.998**	-0.975**	-0.975**	-0.981**	-0.961**	-0.918*	-0.987**	-0.987**	-0.965**

3 结论与讨论

盐胁迫会降低作物幼苗的生长能力,减少光合产物的积累,影响作物正常的生理代谢,最终使植物整体生长变慢甚至死亡^[16]。不同种类离子对同一植物的毒害程度随离子浓度的改变而变化^[4]。本研究表明, KNO_3 、 K_2SO_4 及 $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 混合盐胁迫均会抑制甜瓜幼苗根系和地上部生长,低

浓度胁迫抑制作用不显著,随盐浓度的增加,抑制作用逐渐增强,与郭文忠等利用不同盐胁迫对番茄幼苗影响的研究结果^[17-18]一致。古丽米热·海力力研究认为,植物对盐分的胁迫具有一定的耐受性,当介质中的盐离子浓度在阈值以下时不会对植和形成胁迫,随盐分浓度的升高,超出植物对盐离子承受的阈值范围才表现出抑制作用^[19]。而常蕊等研究认为,适当施钾肥对作物幼苗生长具有促进作用,可能是钾盐对幼

苗生长的促进和阴离子抑制作用间存在一个平衡点,随盐分浓度的升高,打破了这种平衡,阴离子抑制作用占主导,引起植株体内离子平衡及矿质营养失调^[20]。盐分对植物的抑制机制,是一系列非常复杂的生理生化作用的综合结果,受多种因素的影响和制约,其具体原因还有待进一步研究。

植物在盐胁迫下产生一系列生理生化反应,引起植物表观型指标的变化^[21]。植物生长指标受不同盐分胁迫响应具有一定的差异性,根据这种差异性可将筛选出盐分胁迫的评价指标。本研究将盐胁迫浓度与甜瓜幼苗生长指标进行相关性分析,结果显示,3种盐胁迫与甜瓜幼苗地上部等5个指标呈显著负相关; KNO_3 胁迫与根系生物量、生长量、根系活力等3个指标呈显著负相关, K_2SO_4 胁迫与根长、根系生物量、生长量、根系活力等4个指标呈显著负相关,而 $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 则与根系5个生长指标均呈显著负相关。说明盐分胁迫对地上部的影响较为显著,利用地上部这些指标的变化可直观判断受盐分危害与否;不同盐分胁迫对甜瓜幼苗根系生长有明显差异,利用这种差异可区分盐分种类。但在实际生产多种盐分胁迫可能会有相同表观型指标的变化,仅根据这些指标的区分盐分种类还有一定局限性。因此,还需进一步开展多种盐分胁迫对甜瓜幼苗生长指标相关性的研究,建立不同盐分胁迫与表观型指标的模拟方程,以提高评价的精度。

由于不同类型的盐对植物的作用机制不同,导致3种类型盐胁迫对植物的危害程度也不同。综合考虑甜瓜幼苗的根系和地上部各项生长指标,高浓度盐胁迫下, $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 混合盐对幼苗生长的抑制作用较强, KNO_3 次之, K_2SO_4 相对较弱,说明2种盐分混合对甜瓜幼苗生长的抑制作用具有叠加效应。这与姜伟等^[5]和李海云等^[22]研究不同阴离子肥对辣椒和黄瓜幼苗生长影响的结果不同,可能与作物间对不同盐分的耐受程度不同有关。根据这一结果,在甜瓜生产中追施钾肥应以 K_2SO_4 型复合肥为主,尽量避免 KNO_3 和 K_2SO_4 混合施用,以减少施肥过量造成盐害。

盐胁迫过程受植物生存的环境因素、生育时期等多种因素的制约,同一品种在不同生育期对盐分的敏感程度性存在差异^[22-24],本研究仅在甜瓜幼苗期依靠表型指标来评判3种类型盐胁迫的抑制程度,且人为设置了相同浓度 KNO_3 、 K_2SO_4 及 $\text{KNO}_3 + \text{K}_2\text{SO}_4$ 混合盐分,与实际生产还有一定差距。因此,在此后生产实践的基础上,应结合不同阴离子的价态设置浓度梯度,探讨不同生育时期盐分胁迫的相关性,以提高早期评价的精确性,为整个生育期甜瓜生产的合理施肥提供科学依据。

参考文献:

[1] 中华人民共和国农业部. 中国农业统计资料(2016)[M]. 北京: 中国农业出版社,2017.
[2] 陈晓亚,汤章城. 植物生理与分子生物学[M]. 北京:高等教育出版社,2007:533-551.
[3] 杨明锋,杨超,侯文莲,等. NaCl和KCl胁迫对碱蓬根和地上部

分生长的效应[J]. 山东师范大学学报(自然科学版),2002,17(1):68-72.
[4] 吕杰,王秀峰,魏珉,等. 不同盐处理对黄瓜幼苗生长及生理特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2007,13(6):1123-1128.
[5] 姜伟,崔世茂,张怡婷,等. KNO_3 、 K_2SO_4 及其混盐胁迫对辣椒幼苗生长和光合特性的影响[J]. 华北农学报,2011,26(2):192-197.
[6] 冒辛平,柯英,朱建宁,等. 不同钾源对设施番茄生长发育、品质及钾素吸收的影响[J]. 江苏农业科学,2016,44(12):186-189.
[7] 韩志平,郭世荣,王其传. 盐胁迫对小型西瓜幼苗生长的影响[J]. 北方园艺,2016(7):13-16.
[8] 朱春燕. 甜瓜品种资源耐盐性及其指标评价[D]. 上海:上海交通大学,2011.
[9] 赵卫星,常高正,高宁宁,等. 甜瓜种质资源芽苗期和幼苗期耐 NO_3^- 性评价及鉴定指标筛选[J]. 河南农业科学,2018,47(1):84-89.
[10] 童有为,陈淡飞. 温室土壤次生盐渍化的形成和治理途径研究[J]. 园艺学报,1991,18(2):159-162.
[11] 曾希白,白玲玉,苏世鸣,等. 山东寿光不同种植年限设施土壤的酸化与盐渍化[J]. 生态学报,2010,30(7):1853-1859.
[12] 任瑞珍. 黄瓜营养液育苗关键技术研究[D]. 南京:南京农业大学,2012.
[13] 王群,赵亚丽,张学林,等. 不同土层容重对玉米根系生长及土壤酶活性的影响[J]. 河南农业大学学报,2012,46(6):624-630.
[14] 李合生. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000.
[15] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社,2000.
[16] 王素平,李娟,郭世荣,等. NaCl胁迫对黄瓜幼苗植株生长和光合特性的影响[J]. 西北植物学报,2006,26(3):455-461.
[17] 郭文忠,秦垦,王学梅,等. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和NaCl不同浓度对番茄生长发育、产量和品质的影响[J]. 宁夏农林科技,2003(2):1-3.
[18] 高芸,程智慧,孟焕文. NaCl处理对番茄幼苗光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 干旱地区农业研究,2008,26(1):194-199.
[19] 古丽米热·海力力. 骆驼刺适应盐胁迫的生理生态学研究[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学,2014.
[20] 常蕊,苗丽,贺超兴,等. 施钾对亚适宜温光环境下黄瓜幼苗生长和生理特性的影响[J]. 中国蔬菜,2016(6):47-53.
[21] 董志刚,程智慧. 番茄品种资源芽苗期和幼苗期的耐盐性及耐盐指标评价[J]. 生态学报,2009,29(3):1348-1355.
[22] 李海云. 设施土壤阴离子种类对黄瓜生育障碍机理的研究[D]. 泰安:山东农业大学,2002.
[23] 陈水红,杨厚安,张剑云,等. NaCl胁迫对紫花苜蓿种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 塔里木大学学报,2009,21(1):23-26.
[24] Colmer T D. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots[J]. Plant, Cell and Environment, 2003, 26(1): 17-36.