

# 植物对淹水胁迫的响应机制研究进展\*

吴麟<sup>1</sup> 张伟伟<sup>2</sup> 葛晓敏<sup>1</sup> 唐罗忠<sup>1</sup>

(1 南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037;

2 江苏山水建设集团有限公司, 江苏镇江 212400)

**摘要:**我国是一个洪涝灾害比较严重的国家。土壤水分过多会对许多植物造成危害, 导致其成活率下降, 生产力降低; 而耐淹植物在淹水环境下能够产生不同的响应以适应淹水胁迫, 包括在生长、形态及解剖结构上产生明显变化, 在呼吸代谢、光合作用、抗氧化系统和内源激素等方面也发生相应变化。文中从植物形态学、生理学、生物化学和分子生物学等方面阐述植物对淹水胁迫的响应机制, 以期对植物抗性研究和农林业生产管理提供参考。

**关键词:**植物, 淹水胁迫, 响应机制, 研究进展

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

文章编号: 1001-4241(2012)06-0027-07

## A Review of the Response Mechanisms of Plants to Waterlogging Stress

Wu Lin<sup>1</sup> Zhang Weiwei<sup>2</sup> Ge Xiaomin<sup>1</sup> Tang Luozhong<sup>1</sup>

(1 School of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China;

2 Jiangsu Shanshui Construction Group Co., Ltd., Zhenjiang 212400, Jiangsu, China)

**Abstract:** China is a country which often suffers severe floodings. High water content in soil causes damages to many plants, leading to the decreased survival rate and lower productivity. However, waterlogging resistance plants can adapt to the submerged condition and show the evident changes in growth, morphology and anatomy in their response to the waterlogging stress. At the same time, their physiological and biochemical characteristics such as respiration metabolism, photosynthesis, antioxidant system and endogenous hormone of waterlogging resistance species are also changed. This paper reviewed the response mechanisms of plants to the waterlogging stress in terms of plant morphology, physiology, biochemistry and molecular biology. We hope to provide a reference for the research on the waterlogging resistance mechanism of plants and the production and management of agriculture and forest in the future.

**Key words:** plant, waterlogging stress, response mechanism, research advance

我国是一个洪涝灾害比较严重的国家<sup>[1]</sup>。土壤水分过多会对许多植物造成危害, 影响农林业生产。开展植物耐水机理和相关栽培技术研究具有十分重要的意义。

近年来, 虽然在植物淹水胁迫响应机制等方面的研究取得了一定的进展<sup>[2-3]</sup>, 但是到目前为止, 对植物耐淹的确切机制仍缺乏统一认识<sup>[4]</sup>。本文对植物淹水胁迫下的形态学和生理学响应机制进行了综述,

并探讨淹水对植物基因表达的影响状况, 以期对植物耐涝机理研究及培育耐涝品种提供参考。

## 1 淹水对植物生长的影响

研究表明, 淹水对许多植物的生长都会产生抑制作用, 美洲黑杨 (*Populus deltoides*)、银木 (*Cinnamomum septentrionale*) 等植物的高生长会因为淹水胁迫而降低<sup>[5-7]</sup>。唐罗忠<sup>[5,8]</sup>等研究显示, 土壤淹水胁迫

\* 收稿日期: 2012-04-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170566); 国际科技合作项目(2011DFA30490)

作者简介: 吴麟(1987-), 女, 江苏南通人, 在读研究生, 主要从事植物抗性理论研究, E-mail: wulin1015@gmail.com

通讯作者: 唐罗忠, E-mail: luozhongtang@njfu.edu.cn

能明显抑制杨树无性系的生物量积累,并促使冠根比降低。金晶等研究认为,随着淹水深度的增大,银木幼苗的成活率降低,淹水深度为0 cm,15 cm和30 cm的苗木死亡率分别为40%,80%和90%<sup>[7]</sup>。阮成江等研究表明,在土壤含水量为15%~30%时,沙棘(*Hippophae rhamnoides*)的成活率是100%;但在淹水条件下,沙棘的成活率会明显降低,而且苗木生长不良<sup>[9]</sup>。

淹水对耐淹植物的影响较小,柳树(*Salix matsudana*)在淹水条件下的高生长和生物量积累均比杨树大<sup>[5]</sup>;与对照相比,淹水条件下的落羽杉生物量差异并不明显,但是耐淹能力较弱的湿地松(*Pinus elliptii*)、美国山核桃(*Carya illinoensis*)的生物量则显著减小<sup>[10]</sup>。

虽然水分是植物生长所必需的要素,但是水分过多会严重影响植物的生长发育。初始淹水易导致植物根系缺氧,抑制其生长;如果将植株完全淹没,则氧胁迫进一步加剧,会对植物造成伤害,甚至导致死亡。也有不少植物能适应淹水缺氧环境,如水稻、芦苇等湿生植物。它们能够通过形态、生理和生化变化来适应淹水胁迫,维持其生存和生长。

## 2 淹水对植物形态的影响

在淹水逆境中,不同类型的植物形态会发生不同程度的变化。一般而言,不耐涝的植物形态变化较小,而耐淹植物则可以通过叶片、茎和根的形态变化来适应淹水环境。

### 2.1 叶片

长期淹水会使植物新叶的形成受阻,且叶色易发红或变黄,加速叶片脱落,导致植物生长减慢<sup>[11-12]</sup>。例如,长期淹水会导致毛桃(*Amygdalus persica*)幼苗的叶片出现萎蔫、枯黄和脱落<sup>[13]</sup>;纸皮桦(*Betula papyrifera*)在正常土壤水分条件下能很快形成新叶,并不断扩展,但在淹水胁迫下却难以形成新叶,总叶面积明显减小<sup>[11]</sup>。耐淹植物具有一定的适应机制,有的植物叶片会变薄或者形成气生叶、浮游叶或丝状叶等特化叶片,有助于植物与周围水体进行气体交换,并利于二氧化碳和无机营养物质渗入叶片<sup>[14-15]</sup>。例如,铺地黍(*Panicum repens*)在湿生环境下,植株直立生长,叶片成长条状<sup>[10]</sup>。一些耐涝植物在淹水条件下叶柄会偏上生长,以保持叶片与空气接触,有利于

气体交换和光合作用<sup>[14]</sup>。

### 2.2 茎

淹水处理往往会促使植物茎部皮孔膨大、茎基部变粗、树皮开裂。水翁(*Cleistocalyx operculatus*)在淹水处理30天左右时就会发生上述变化<sup>[16]</sup>。皮孔是气体交换的通道,其膨大增生可促使氧气扩散并进入到茎和根中,同时也有利于厌氧呼吸产生的有毒化合物排出体外<sup>[17-18]</sup>。汪贵斌等<sup>[19]</sup>研究表明,在渍水和淹水条件下,喜树(*Camptotheca acuminata*)茎在水面以下部位易出现许多皮孔,并随处理时间的延长皮孔不断增大增多。此外,一些植物通过茎伸长生长来接触空气,以适应淹水环境<sup>[14,18]</sup>;淹水也能促进某些耐淹植物形成地下茎<sup>[14]</sup>。

### 2.3 根

不耐淹的植物根系易受到伤害,主要表现为根系数量显著减少、根尖变色、根系活力下降<sup>[20-21]</sup>。张恩让等<sup>[22]</sup>研究表明,淹水胁迫下的辣椒(*Capsicum annuum*)幼苗根系长度、总表面积和体积都会明显下降。连洪燕等<sup>[23]</sup>研究结果显示,3种石楠属(*Photinia*)植物在全淹和半淹处理下的根系活力与对照相比都会明显下降,且淹水时间越长,根系活力下降幅度越大。

不定根的形成是耐淹植物适应淹水环境的重要表现。红树植物中的白骨壤属(*Avicennia*)和海桑属(*Sonneratia*)植物可产生背地性的气生根;木榄属(*Bruguiera*)和欆李属(*Lumnitzera*)植物会形成笋状根和表面根;红树属(*Rhizophora*)植物则会产生支柱根,这些根均有利于空气的输入,并促进根系内部的气体交换<sup>[18]</sup>。喜树在长期淹水下初生根大量死亡,不定根大量形成<sup>[19]</sup>;美洲榆(*Ulmus americana*)则产生有分枝和无分枝2种类型的不定根,前者通常深入土壤并靠近茎,后者常漂浮于水面<sup>[10,11]</sup>;落羽杉、池杉(*Taxodium ascendens*)和水松(*Glyptostrobus pensilis*)在低湿地条件下会产生气生根和膝状根,能吸收氧气供地下根利用<sup>[6,24]</sup>。此外,农作物玉米(*Zea mays*)在淹水初期能快速形成大量的不定根,以取代因缺氧窒息而死亡的初生根,使根系保持一定的活力和功能<sup>[4]</sup>;水稻(*Oryza sativa*)、水蓼(*Polygonum hydropiper*)在淹水条件下,茎基部能形成不定根,以维持地上部分的生长<sup>[25-26]</sup>。

有些植物会改变根系构型以适应淹水环境,如某些藜科植物的根系在淹水条件下会呈鲱鱼骨状,以缩

短根长,降低氧气消耗,减轻毒素对根部的伤害<sup>[14]</sup>。淹水胁迫可促进根系的木质化和栓质化,减少根内氧气的径向泄漏<sup>[12]</sup>。

### 3 淹水对植物解剖结构的影响

许多植物可以通过改变内部解剖结构来适应淹水环境,特别是在根、茎、叶中形成大量的通气组织,以促进氧气运输,排放有害气体,改善通气条件,最终提高植物的耐淹能力。

#### 3.1 通气组织

通气组织的形成是植物对淹水胁迫的重要适应机制,可降低氧气运输阻力并减少呼吸组织的数量,同时又维持着植物的组织结构<sup>[27]</sup>。通气组织是植物薄壁组织中的一些气室或空腔的集合,可以存在于根、茎和叶中<sup>[28]</sup>。

植物耐淹能力与根系通气组织的发达程度密切相关。通气组织可分为溶生性与裂生性2种<sup>[28]</sup>。溶生性通气组织是指皮层中某些细胞发生程序性死亡而形成的通气组织;裂生性通气组织是指根系在淹水缺氧条件下刺激纤维素酶的活性增强,导致细胞壁中果胶质分离和细胞分离,在皮层中形成发达的通气组织<sup>[18]</sup>。水稻的通气组织属于溶生性的<sup>[29]</sup>,红树的通气组织则属于裂生性的<sup>[18]</sup>。

通气组织的主要作用是:1)氧气的运输通道,为代谢提供氧气。例如,淹水使耐涝的垂柳(*Salix babylonica*)和落羽杉的根、茎、叶及不定根皮层形成发达的通气组织,使氧气可以从地上迅速扩散到地下器官,有助于维持有氧呼吸<sup>[30]</sup>。2)调节根际氧化势,并有利于排放废气<sup>[31]</sup>。例如,缺氧能诱导风车草(*Cyperus flabelliformis*)根系通气组织的大量形成,促使根尖区域泌氧率增加<sup>[32]</sup>。研究还表明,根际土壤中产生的90%以上的还原性物质甲烷是通过通气组织运输和释放到大气中的<sup>[33]</sup>。

#### 3.2 其他解剖结构

Yamamoto等<sup>[6]</sup>研究发现,淹水会使落羽杉树皮增厚,直径增大,这主要与韧皮部和胞间隙增大有关。淹水能增大管胞腔直径,减小管胞壁厚度,并刺激木质部中轴薄壁组织细胞的形成;此外,淹水会使叶绿体、线粒体、淀粉粒等超微结构发生变化。超微结构的变化状况有时可作为鉴定植物抗涝性的细胞学指标<sup>[10]</sup>。

## 4 淹水对植物生理的影响

长期淹水引起的水分失衡、O<sub>2</sub>及CO<sub>2</sub>供应不足、膜脂过氧化、有害产物的积累等都会对植物的各种生理过程造成不利影响,但是有些耐性植物则能形成一定的适应机制,通过一系列的生理生化反应来忍耐或改善缺氧所造成的损害。

#### 4.1 呼吸代谢

水涝造成土壤缺氧,使植物根系呼吸强度下降。陈强等<sup>[34]</sup>研究显示,淹水中的东北山樱桃(*Prunus serrulata*)和马哈利樱桃(*P. mahaleb*)根系呼吸强度均呈下降趋势,且东北山樱桃呼吸强度下降幅度大于马哈利樱桃,认为东北山樱桃对淹水更敏感。淹水会使植株根系内苹果酸脱氢酶活性降低,乙醇脱氢酶和乳酸脱氢酶活性升高<sup>[34-35]</sup>。苹果酸脱氢酶是有氧呼吸循环(三羧酸循环)的关键酶;乙醇脱氢酶和乳酸脱氢酶则是在低氧条件下诱导产生的,其与无氧呼吸有关。淹水导致根系无氧呼吸,进而对植物造成伤害,因为无氧呼吸产生的腺嘌呤核苷三磷酸比有氧呼吸少,容易导致能量供应不足,削弱根系主动吸收矿物质营养的能力<sup>[1]</sup>,致使植物难以正常生长;同时,无氧呼吸会产生大量的乙醇、乙醛等有毒物质,对植物细胞产生毒害作用。例如,玉米在缺氧条件下,主要通过糖酵解、乙醇发酵和乳酸发酵等途径获取能量,发酵产物乙醛会破坏细胞蛋白质结构<sup>[36]</sup>。

一些耐涝植物在淹水条件下除了具有乙醇发酵和乳酸发酵现象外,还通过磷酸戊糖代谢和苹果酸代谢作为能量供应的补充,减少发酵途径产生的乙醇、乳酸等物质的毒害作用<sup>[37]</sup>。李昌晓等<sup>[38-39]</sup>研究表明,淹水环境下池杉幼苗侧根中的苹果酸和莽草酸含量会明显增加。苹果酸是由磷酸稀醇式丙酮酸羧化产生草酰乙酸,再经还原而形成,莽草酸则是由磷酸稀醇式丙酮酸与4-P-赤藓糖缩合而成。苹果酸和莽草酸含量的增加,既可减轻乙醇等有毒物质对植物细胞的伤害,又可为代谢和合成提供资源。水稻、菖蒲(*Acorus calamus*)等耐涝能力比较强的植物在遭受缺氧胁迫时,能够通过磷酸戊糖途径、脂类代谢等获得ATP,抵御淹水胁迫所造成的危害<sup>[40]</sup>。

#### 4.2 光合作用

土壤淹水会导致不耐涝植物的光合速率迅速下降。淹水初期叶片气孔关闭,CO<sub>2</sub>扩散阻力增加,光

合速率下降。随着淹水时间的延长,叶绿素含量下降,叶片脱落,参与光合作用的相关酶活性降低,会进一步抑制植物的光合作用。此外,土壤淹水不仅降低光合作用速率,光合产物的运输也会受到明显抑制<sup>[1,10,14,21,37]</sup>。连洪燕等<sup>[23]</sup>对3种石楠属植物进行全淹处理和半淹处理后,净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均比对照低。涝渍胁迫下,浙江种源和福建种源的乌桕(*Sapium sebiferum*)叶片净光合速率和气孔导度均低于对照,但是浙江种源胞间CO<sub>2</sub>浓度随气孔导度的降低而降低,说明其净光合速率的下降主要是由气孔限制所致;而福建种源则相反,其光合速率的下降主要是由非气孔限制所致<sup>[41]</sup>。张晓平等<sup>[42]</sup>研究结果表明,淹水时间越长,鹅掌楸(*Liriodendron chinensis*)的光合作用和蒸腾作用越弱。

植物叶片被水淹没时,叶片所获得的光辐射强度降低,气体交换量也减少,从而影响光合作用;耐淹植物往往会产生一系列的形态和生理变化,使光合作用维持在一定水平。例如,叶柄伸长生长加快,出现偏上性生长,以利于叶片接触空气,增加气体交换和有氧呼吸;有些耐淹植物也会通过降低光补偿点来适应淹水下的低光强条件<sup>[14]</sup>。

#### 4.3 植物激素调节

土壤淹水会显著影响植物内源激素的合成和运输,从而导致不同器官的激素浓度发生明显变化。银杏(*Ginkgo biloba*)受淹后叶片的赤霉素、生长素和玉米素核苷含量明显下降,脱落酸(ABA)含量明显上升<sup>[43]</sup>。美洲黑杨受淹后叶片的ABA和茎的乙烯(C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>)含量明显高于对照植株,而玉米素核苷含量的变化趋势则相反<sup>[44]</sup>。

淹水环境下,许多植物体内可产生大量的乙烯。研究表明,在淹水胁迫下,植物根系中的甲硫氨酸会转化为S-腺苷蛋氨酸,在1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)合成酶作用下生成ACC,经ACC氧化酶作用形成乙烯<sup>[18]</sup>。乙烯的大量合成能够促使皮孔增生,刺激通气组织和不定根的发生和发展,并诱导叶柄偏上性生长,促进根系木质化和栓质化。淹水环境下植物叶片中的ABA含量往往也会明显提高<sup>[43-44]</sup>,致使气孔开度减小或关闭,蒸腾作用和呼吸作用下降<sup>[18]</sup>,并诱导Rad基因表达和逆境蛋白产生<sup>[45]</sup>。

此外,淹水还会抑制赤霉素在根系中的合成和向上运输,对湿地植物的根茎向下伸长生长具有重要影

响<sup>[14]</sup>。当然,植物内源激素之间存在着复杂的交互作用,如生长素似乎也能促进通气组织的发展<sup>[28]</sup>;在淹水条件下细胞分裂素含量降低,也可导致植物气孔关闭<sup>[30]</sup>。

#### 4.4 抗氧化机制

在淹水逆境下,植物活性氧(ROS)代谢易失衡,导致超氧阴离子自由基(O<sub>2</sub><sup>-</sup>)、羟自由基、过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)、一氧化氮等过度积累。过多的ROS会引起膜系统损伤和细胞氧化,从而对植物造成伤害。丙二醛(MDA)是植物细胞膜脂过氧化产物,它可与细胞膜上的蛋白质、酶等结合,使之失活,破坏生物膜结构与功能,影响细胞的物质代谢,其含量是衡量植物细胞膜脂过氧化和质膜损伤程度的重要指标<sup>[46-47]</sup>。Crawford和Brandle<sup>[48]</sup>研究认为,作物由于淹水缺氧使其细胞的抗氧化系统变得脆弱,而当恢复供氧后,氧自由基浓度升高,造成细胞膜伤害,导致离子渗漏和细胞死亡,从而影响植物的正常生理过程。淹水胁迫下烤烟(*Nicotiana tabacum*)叶中的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性下降,MDA含量和细胞膜相对透性增大,表明淹水胁迫后烤烟叶片ROS清除剂清除自由基的能力下降,引起自由基积累,代谢失调,对植株造成伤害<sup>[49]</sup>。

对于因ROS积累而形成的氧化胁迫,有些植物可以通过诱导酶和抗氧化剂这2种机制来维持氧化代谢平衡。酶类主要包括SOD、过氧化物酶(POD)、CAT以及和抗氧化物合成有关的脱氢抗坏血酸酶和单脱氢抗坏血酸还原酶等,抗氧化剂主要包括抗坏血酸、 $\alpha$ -生育酚和谷胱甘肽等。

超氧化物歧化酶在ROS清除系统中发挥着重要的作用,它可催化O<sub>2</sub><sup>-</sup>形成H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>和O<sub>2</sub>,而POD和CAT的主要作用则是催化H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>形成H<sub>2</sub>O和O<sub>2</sub>。这3种酶组成一个完整的抗氧化链,可有效地保护植物免受危害。红树植物的抗氧化系统酶具有较高的活性,且SOD和POD的活性会随淹水时间的增加而提高<sup>[18]</sup>。叶勇等<sup>[50]</sup>研究显示,秋茄(*Kandelia candel*)比木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)具有更高的POD和SOD活性,这可能是秋茄比木榄更耐水的主要原因。大量研究表明,在淹水初期,敏感植物体内超氧化物歧化酶等抗氧化酶活性会有所提高,而O<sub>2</sub><sup>-</sup>和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>等ROS及膜脂过氧化产物MDA含量会有所降低,这是植物对淹水的一种应激反应。但是,随着淹水时间的延长,抗氧化酶活性急剧下降,ROS和MDA含量

明显上升。造成这种现象的原因主要是长时间淹水胁迫导致抗氧化酶合成受阻<sup>[19,51]</sup>。

抗氧化剂既可直接与 ROS 反应使其还原,又可作为酶的底物在 ROS 清除中发挥重要作用<sup>[52]</sup>。细胞内过量的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 可以通过抗坏血酸—脱氢抗坏血酸—谷胱甘肽循环清除。该循环还需要抗坏血酸氧化酶、脱氢抗坏血酸还原酶和谷胱甘肽还原酶的参与。另外, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 也可以通过与谷胱甘肽反应使其由还原态转变为氧化态的方式清除。细胞内还原型与氧化型谷胱甘肽是否保持动态平衡,是表征细胞抗氧化能力的一个重要指标<sup>[53-54]</sup>。

## 5 淹水对植物基因表达的影响

长期淹水缺氧会导致植物蛋白质合成类型发生变化,原本在有氧状态下合成的蛋白质由于缺氧导致多核糖体解体而无法合成;但氧浓度的降低会使植物细胞作出快速响应,如通过植物体内存在的分子感受系统和信号转导系统调节细胞基因表达,促使某些厌氧蛋白的合成和相关酶活性的变化,从而完成相应的生理代谢,维持植物生长<sup>[55-56]</sup>。目前,能够分离出的诱导基因主要有以下几类。

### 5.1 与糖酵解和乙醇发酵相关的基因

乙醇脱氢酶是植物体内发酵过程中主要的末端酶,它与厌氧条件下辅酶 I 的再循环有关,表现为 2 个独立基因 *Adh<sub>1</sub>* 和 *Adh<sub>2</sub>* 的同时表达<sup>[55,57]</sup>。淹水胁迫时,在玉米<sup>[58]</sup>、拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)<sup>[59]</sup>、大豆 (*Glycine max*)<sup>[60]</sup> 等植物中均可观察到乙醇脱氢酶的存在,且活性增强。研究显示,当玉米根系在低氧条件下, *Adh1* 的转录被诱导,其转录调控与 *Adh1* 基因位于起始密码子上游 -140 ~ -100 区域的厌氧反应元件 (ARE) 以及 ARE 附近的启动子区 (AREF) 相关,它们决定了调节蛋白的结合与厌氧诱导的表达<sup>[57-58]</sup>。

此外,丙酮酸脱羧酶、葡萄糖-6-磷酸异构酶、淀粉合成酶、甘油醛-3-磷酸脱氢酶、果糖-1,6-二磷酸醛缩酶等也被证明是由厌氧条件下所诱导产生的厌氧蛋白<sup>[57]</sup>。

### 5.2 与结构、形态变异相关的基因

木葡聚糖转葡萄糖苷酶 (XET) 是细胞壁代谢酶,其功能是将构成细胞壁微纤丝木葡聚糖的  $\beta$ -1,4 糖苷键切断,再将切下的寡聚糖分子转移并重接到同类

分子末端<sup>[57,61]</sup>。它在低氧胁迫下表达,受乙烯的诱导调节,与细胞壁疏松化及通气组织形成有关。王文泉等<sup>[61]</sup>研究表明,在耐涝的芝麻 (*Sesamum indicum*) 品种和马卡小麦 (*Triticum aestivum*) 根中随厌氧处理时间延长, XET 表达量增强,而在非耐涝芝麻根中无表达或者表达量很低; XET 在芝麻和小麦根中的诱导表达状况与根中乙烯增生和根皮层通气组织的形成具有同步性。

### 5.3 与厌氧信号转导和激素调节相关的基因

这类基因主要包括与乙烯合成有关的编码 ACC 合成酶的基因以及与抗氧化体系有关的编码 SOD 的基因<sup>[57]</sup>。也有学者提出,乙烯含量增加可导致体内 *Sub1A* 基因编码的蛋白转录因子的积累,从而抑制与糖分解代谢和细胞伸展相关的基因表达<sup>[28,62]</sup>。

国内外研究者对植物的耐淹机制进行了广泛研究,在形态和部分生理适应机制方面已比较清楚。但是,植物种类繁多,生境各异,它们在淹水胁迫下的适应机制差异显著,今后还需要对各种植物的生长、形态和生理生化等基础知识进行全面而系统的研究和积累,为深入研究奠定基础。近年来,随着现代生物技术的不断发展和完善,对植物耐淹机制的研究更多地转向了分子生物学领域。例如,利用现代科学技术分离鉴定出了许多相关的厌氧蛋白和基因,但对基因结构以及转录因子应答淹水胁迫的信号系统仍然缺乏深刻的认识;而且对耐涝植物分子水平的相关研究多集中于农作物,对林木的研究极少。今后还应加强对林木耐涝性的分子机制研究,为耐涝树种的选择和改良奠定基础,为促进农林业生产提供优良的种质资源。

## 参 考 文 献

- [1] 赵可夫. 植物对水涝胁迫的适应[J]. 生物学通报, 2003, 38(12): 11-14.
- [2] Else M A, Tiekstra A E, Croker S J, et al. Stomatal closure in flooded tomato plants involves abscisic acid and a chemically unidentified anti-transpiration in xylem sap[J]. Plant Physiology, 1996, 112(1): 239-247.
- [3] Sachs M M, Subbaiah C C, Saab I N. Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(1): 1-15.
- [4] 魏和平, 利容千. 淹水对玉米不定根形态结构和 ATP 酶活性的影响[J]. 植物生态学报, 2000, 24(3): 293-297.
- [5] 唐罗忠, 徐锡增, 方升佐. 土壤渍涝对杨树和柳树苗期生长及生理性状影响的研究[J]. 应用生态学报, 1998, 9(5): 471-474.

- [6] Yamamoto F. Effects of depth of flooding on growth and anatomy of stems and knee roots of *Taxodium distichum* [J]. IAWA Bulletin, 1992, 13(1): 93–104.
- [7] 金晶, 陈桂桥, 朱芳, 等. 银木淹水后生长量及生理变化的研究[J]. 河北农业科学, 2011, 15(6): 25–26, 65.
- [8] 唐罗忠, 徐锡增, 程淑婉. 淹水胁迫对杨树生物量及生理性状影响的比较[J]. 南京林业大学学报, 1998, 22(2): 14–18.
- [9] 阮成江, 谢庆良. 土壤水分对沙棘成活率及抗逆生理特性的影响[J]. 应用与环境生物学报. 2002, 8(4): 341–345.
- [10] 高兰阳, 李洪泉, 陈涛, 等. 植物对涝渍响应的研究进展[J]. 草业与畜牧, 2010(2): 1–5.
- [11] 卓仁英, 陈益泰. 木本植物抗涝性研究进展[J]. 林业科学研究, 2001, 14(2): 215–222.
- [12] 潘澜, 薛晔, 薛立. 植物淹水胁迫形态学研究进展[J]. 中国农学通报, 2011, 27(7): 11–15.
- [13] 李翔, 赵金萍. 连续淹水对毛桃幼苗形态及部分生理指标的影响[J]. 现代农业科技, 2010, (15): 129–130, 133.
- [14] 卢妍. 湿地植物对淹水条件的响应机制[J]. 自然灾害学报, 2010, 19(4): 147–151.
- [15] Liesje M, Thijs L P, Mieke W A, et al. Submergence induced morphological, anatomical and biochemical responses in a terrestrial species affect gas diffusion resistance and photosynthetic performance [J]. Plant Physiology, 2005, 139(1): 497–508.
- [16] 靖元孝, 程惠青, 彭建宗, 等. 水翁 (*Cleistocalyx operculatus*) 幼苗对淹水的反应初报[J]. 生态学报, 2001, 21(5): 810–813.
- [17] Visser E J W, Voeseek L A, Vartapetian B B, et al. Flooding and plant growth [J]. Annals of Botany, 2003, 91(2): 107–109.
- [18] 陈鹭真, 林鹏, 王文卿. 红树植物淹水胁迫响应研究进展[J]. 生态学报, 2006, 26(2): 586–593.
- [19] 汪贵斌, 蔡金峰, 何肖华. 涝渍胁迫对喜树幼苗形态和生理的影响[J]. 植物生态学报, 2009, 33(1): 134–140.
- [20] Ahmed S, Nawata E, Hosokawa M, et al. Alterations in photosynthesis and some anti-oxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging [J]. Plant Science, 2002, 163(1): 117–123.
- [21] 张阳, 李瑞莲, 张德胜, 等. 涝渍对植物影响研究进展[J]. 作物研究, 2011, 25(2): 420–424.
- [22] 张恩让, 任媛媛, 胡华群, 等. 钙对淹水胁迫下辣椒幼苗根系生长和呼吸代谢的影响[J]. 园艺学报, 2009, 36(12): 1749–1754.
- [23] 连洪燕, 权伟, 芦建国. 淹水胁迫对石楠幼苗根系活力和光合作用影响[J]. 林业科技开发, 2009, 23(2): 51–54.
- [24] 刘刚, 张卓文, 崔鸿侠, 等. 浸水深度对池杉树干形态结构及生长的影响[J]. 东北林业大学学报, 2006, 34(4): 22–23, 60.
- [25] 李玉昌, 李阳生, 李绍清. 淹水胁迫对水稻生长发育危害与耐淹性机理研究的进展[J]. 中国水稻科学, 1998, 12(增刊1): 70–76.
- [26] 陈芳清, 李永, 郗光武, 等. 水蓼对淹水胁迫的耐受能力和形态学响应[J]. 武汉植物学研究, 2008, 26(2): 142–146.
- [27] Pezeszki S R. Root responses of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil redox conditions [J]. Trees, 1991, 5(3): 180–186.
- [28] 孔好, 王忠, 顾蕴洁, 等. 植物根内通气组织形成的研究进展[J]. 植物学通报, 2008, 25(2): 248–253.
- [29] Jackson M B, Armstrong W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence [J]. Plant Biology, 1999, 1(3): 274–287.
- [30] 刘春风. 淹水对15个树种苗木生长和形态特征的影响[D]. 南京: 南京林业大学, 2009.
- [31] 刘志宽, 马青兰, 牛快快. 湿地植物根系泌氧及其在湿地处理中的应用[J]. 海南师范大学学报: 自然科学版, 2010, 23(1): 84–86, 92.
- [32] 邓泓, 叶志鸿, 黄铭洪. 湿地植物根系泌氧的特征[J]. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2007, 2007(6): 69–76.
- [33] Wagatsuma T K, Jujo K, Tawaraya T, et al. Decrease of methane concentration and increase of nitrogen gas concentration in the rhizosphere by hydrophytes [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1992, 38(3): 467–476.
- [34] 陈强, 郭修武, 胡艳丽, 等. 淹水对甜樱桃根系呼吸强度和呼吸酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(7): 1462–1466.
- [35] 秦嗣军, 吕德国, 李志霞, 等. 水分胁迫对东北山樱幼苗呼吸等生理代谢的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(1): 201–209.
- [36] 姜华武, 张祖新. 玉米的厌氧代谢与耐涝性[J]. 湖北农学院学报, 1999, 19(1): 79–84.
- [37] 冯道俊. 植物水涝胁迫研究进展[J]. 中国水运, 2006, 6(10): 252–254.
- [38] 李昌晓, 钟章成, 陶建平, 等. 不同水分条件下池杉幼苗根系的苹果酸、莽草酸含量及生物量[J]. 林业科学, 2008, 44(10): 1–7.
- [39] Li C, Zhong Z, Geng Y, et al. Comparative studies on physiological and biochemical adaptation of *Taxodium distichum* and *Taxodium ascendens* seedlings to different soil water regimes [J]. Plant and Soil, 2010, 329(1/2): 481–494.
- [40] 胡田田, 康绍忠. 植物淹水胁迫响应的研究进展[J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2005, 34(1): 18–24.
- [41] 曹福亮, 蔡金峰, 汪贵斌, 等. 淹水胁迫对乌桕生长及光合作用的影响[J]. 林业科学, 2010, 46(10): 57–61.
- [42] 张晓平, 王沁峰, 方发明, 等. 淹水胁迫对浙江种源鹅掌楸光合特性的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2007, 31(3): 136–138.
- [43] 何嵩涛, 刘国琴, 樊卫国. 水涝胁迫对银杏内源激素和细胞溶质含量的影响[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(7): 1292–1294, 1318.
- [44] 徐锡增, 唐罗忠, 程淑婉. 涝渍胁迫下杨树内源激素及其它生理反应[J]. 南京林业大学学报, 1999, 23(1): 1–5.
- [45] 潘向艳, 季孔庶, 方彦. 淹水胁迫下杂交鹅掌楸无性系叶片内源激素含量的变化[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2008, 32(1): 29–32.
- [46] 赵天宏, 孙加伟, 付宇. 逆境胁迫下植物活性氧代谢及外源调

- 控机理的研究进展[J]. 作物杂志, 2008(3): 10-13.
- [47] 汤玉喜, 刘友全, 吴敏, 等. 淹水胁迫对美洲黑杨无性系保护酶系统的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2008, 28(3): 1-5.
- [48] Crawford R M M, Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(2): 145-159.
- [49] 宫长荣, 王耀富. 淹水胁迫对烤烟生理生化特性的影响[J]. 中国农业科学, 1995, 28(增刊1): 126-130.
- [50] 叶勇, 卢昌义, 谭凤仪. 木榄和秋茄对水渍的生长与生理反应的比较研究[J]. 生态学报, 2001, 21(10): 1654-1661.
- [51] 何嵩涛, 刘国琴, 樊卫国. 银杏对水涝胁迫的生理反应(I): 水涝胁迫对银杏膜脂过氧化作用及保护酶活性的影响[J]. 山地农业生物学报, 2000, 19(4): 272-275.
- [52] 王闯, 李中勇, 徐公义, 等. 植物涝害逆境研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2009(3): 132-134.
- [53] 徐新娟. 植物体内活性氧代谢及功能研究进展[J]. 河南科技学院学报: 自然科学版, 2007, 35(2): 10-12.
- [54] 何金环, 李存法, 梁月丽, 等. 植物细胞活性氧及其胞内信号转导[J]. 河南农业科学, 2005(8): 18-20.
- [55] 李绪行. 厌氧状态下植物蛋白质的功能、合成及调节[J]. 植物学通报, 1993, 10(3): 41-47.
- [56] 汪天, 王素平, 郭世荣, 等. 植物低氧胁迫伤害与适应机理的研究进展[J]. 西北植物学报, 2006, 26(4): 847-853.
- [57] 王文泉, 张福锁. 高等植物厌氧适应的生理及分子机制[J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(1): 63-70.
- [58] 邹锡玲. 玉米苗期根系淹水应答相关基因的筛选、克隆以及鉴定[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [59] 马丽娅. 水淹胁迫下拟南芥 NADPH 氧化酶 *AtrbohD* 的功能研究[D]. 河南开封: 河南大学, 2011.
- [60] 沙向红, 梁燕, 严建萍, 等. 淹涝胁迫对幼苗期大豆根系乙醇脱氢酶 1 基因和乙醛脱氢酶 7 基因表达的影响[J]. 广东农业科学, 2011, 38(18): 12-14.
- [61] 王文泉, 郑永战, 梅鸿献, 等. 厌氧诱导木葡聚糖转葡糖苷酶(XET)基因在芝麻和小麦根中的表达[J]. 农业生物技术学报, 2004, 12(3): 258-263.
- [62] 熊怀阳, 李阳生. 水稻的耐淹性状及其 *Sub1* 基因[J]. 遗传, 2010, 32(9): 886-893.