

植物对水淹胁迫的响应与适应*

谭淑端^{1,2,3,4} 朱明勇^{1,2,4} 张克荣^{1,2,4} 党海山^{1,2} 张全发^{1,2,*}

(¹ 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074; ² 中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; ³ 湖南农业大学生物科学技术学院, 长沙 410128; ⁴ 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 水淹是植物遭受的主要的非生物胁迫之一。水淹胁迫使植物处于周期或长期的厌氧或缺氧状态, 限制植物的需氧呼吸和维持生命活动所需的能量产生, 导致土壤还原势的降低和有毒物质的积累, 从而对植物的生存构成严重威胁。在长期的进化过程中, 一些植物能够忍耐短期或长期的水淹生境而存活下来。目前分析植物感知水淹胁迫的主要途径为感知体内氧浓度的降低和感知体内乙烯浓度的增加。淹水胁迫下植株的适应策略主要包括: 1) 茎的伸长生长、不定根和通气组织的形成等形态学方面的适应; 2) 代谢途径的改变, 淹水植物主要通过厌氧代谢获得维持生命的能量; 3) 通过体内乙烯、赤霉素和脱落酸等激素含量水平的改变来调节生理活动或形态、解剖等方面的变化; 4) 抗氧化酶系统对厌氧胁迫植株体内有毒的活性氧自由基的清除。运用分子生物学和生物信息学等手段找出由水淹胁迫诱导的相关基因并对其进行克隆、繁殖与培育具有耐水淹能力强的植物种类、品种和生态型, 将是从事植物抗水淹胁迫研究的科研人员的目标和方向。

关键词 植物; 水淹胁迫; 缺氧; 适应策略

中图分类号 S963 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2009)09-1871-07

Response and adaptation of plants to submergence stress. TAN Shu-duan^{1,2,3,4}, ZHU Ming-yong^{1,2,4}, ZHANG Ke-rong^{1,2,4}, DANG Hai-shan^{1,2}, ZHANG Quan-fa^{1,2} (¹Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; ²Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; ³College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; ⁴Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2009 28(9):1871-1877.

Abstract: Submergence stress is one of the major abiotic stresses for plant survival. Plants under submergence are in the state of hypoxia or anoxia which limits aerobic respiration and energy productivity, leading to the decrease in soil redox potential and the accumulation in toxicants and threatening plant survival. Through adaptive evolutionary processes, many plant species can survive after a long- or short-term submergence. There are two major approaches to analyze the plant response and adaptation to submergence stress, one is to study the decrease of plant oxygen concentration, and the other is to investigate the increase of plant ethylene. The main adaptation strategies employed by the plants under submergence stress are 1) morphological adaptation via stem elongation and forming adventitious roots and aeration tissues, 2) change in metabolic pathways and energy production through anaerobic metabolism, 3) regulation of physiological activities by changing the hormone levels of ethylene, gibberellin, and abscisic acid or variation in morphology and anatomy, and 4) elimination of poisonous active oxygenic free radical by antioxidant system under anaerobic condition. Molecular biology and bioinformatics techniques can be used to study the mechanisms of plant adaptation to submergence at gene level.

Key words: plant; submergence stress; anoxia; adaptation strategy.

* 国务院三峡建设委员会资助项目(SX2008-005)。

* * 通讯作者 E-mail: qzhang@wbgeas.cn

收稿日期: 2009-02-23 接受日期: 2009-05-14

水淹是植物遭受的主要的非生物胁迫之一。它与干旱、盐碱和极端气温等非生物因子一起共同决定物种的组成和分布(van Bodegom *et al.*, 2008)。水淹可以在全世界许多的生态系统中发生,包括江河漫滩、盐沼、沼泽和沼泽林等(Jackson *et al.*, 1991)。这些环境的典型特征是周期性或长期的处于厌氧或缺氧状态。但是,植物需要分子氧来合成维持生存和生长发育所需的能量(ATP)。因此,厌氧或缺氧被认为是遭受水淹胁迫的植物生长的主要的负面影响因子,从而严重影响植物的生物量和生存力。此外,水淹会导致土壤还原势的降低,还原性物质(包括 NO_2^- 、 Mn^{2+} 、 Fe^{2+} 、 H_2S 以及微生物碳代谢的中间产物乙酸和丁酸等)的积累(Drew & Lynch, 1980),当这些物质积累到植物性毒素水平时,会对植物产生伤害。同时,植物在完全水淹的生境中,可利用光源削减,光合作用受阻,限制植物生长所需能量的生产。尽管水淹对植物的伤害作用是巨大的,但还是有相当多的植物能够在这种生境中生存和生长发育,如水稻(*Oryza sativa*) (Rzewuski & Sauter, 2008; Panda *et al.*, 2008)、芦苇(*Phragmites australis*) (Mauchamp *et al.*, 2001)等。本文评述了植物是如何对水淹逆境的到来产生响应并采取积极的应对措施。

1 植物对水淹胁迫的响应

植物运用外部和内部信号对环境的改变产生响应。这些信号是引起植物代谢途径的下调,减少氧消耗的第一步,最终导致植物形态结构等的调整和改变来改善或忍耐植株所遭受到的胁迫。通常认为,乙烯和氧两种气体与植株对水淹的响应有关。由于气体在水体中的扩散速度低于空气中的1万倍(Armstrong & Drew, 2002),因此水淹对这两种气体在植株体内的浓度具有显著的影响。非光合器官(如根)氧的含量,在水淹条件下由于植株的持续呼吸耗氧,但又得不到空气中氧分子的及时足量供给而快速下降。另一方面,植株在水淹生境中,乙烯几乎会在每个器官中产生,但由于其向大气中的扩散受阻,使得其在植株体内积累到生理活性水平。然而,持续乙烯生产的先决条件是分子氧的存在。因为乙烯的前身1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)转变成乙烯需要ACC氧化酶的催化,ACC氧化酶催化ACC转化成乙烯需要分子氧作为其底物参与乙烯的合成。因此,生物对水淹胁迫的响应主要是通过

两条途径来实现的:一是通过感知体内氧浓度的降低;二是通过感知体内乙烯含量的升高(Visser & Voeselek, 2005)。

1.1 乙烯

水淹植株体内乙烯含量快速上升到与生理活性有关的水平,诱导植株形态和解剖特征的改变(Jackson, 2008)。最近几十年,从膜结构上的激素感知到细胞核上的转录调节,在水淹植株的乙烯响应途径的研究方面已取得巨大的进步。这些工作主要是从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)突变体干扰乙烯响应和信号传递的遗传和分子方面的分析上获得的(Chen *et al.*, 2002)。植物对乙烯分子的感知主要是通过位于内质网上的受体分子家族实现的(Chen *et al.*, 2002)。乙烯通过结合在二聚体分子的氮末端横跨膜体上,破坏受体分子的功能活性,使其处于关闭状态。乙烯受体与蛋白质形成的复合体被成为构成性三倍体响应CONSTITUTIVE TRIPLE RESPONSE(CTR)蛋白。CTR蛋白与内质网上的受体一起被激活,抑制乙烯响应的下调。据推测,乙烯存在时,受体蛋白可能发生结构上的改变,使其处于失活状态。在这种条件下,CTR也从内质网上释放出来,变成失活状态(Gao *et al.*, 2003)。上述反应共同引起厌氧条件下植株对其体内乙烯含量变化的响应。OsERS1、OsERS2、OsETR2、OsERL1、OsETR3和OsETR4认为是水稻(*Oryza sativa*)乙烯的受体(Rzewuski & Sauter, 2008)。

1.2 氧

植株在水淹的生境下,氧是另外一种发生巨大改变的内部气体信号。低氧诱导的胁迫不仅发生在水淹胁迫环境,而且也会在具有快速代谢特征的组织中发生,如根分裂组织、韧皮组织等。因为氧在其内部的扩散太慢而不能满足器官的耗氧所需(Geigenberger, 2003)。植物感知到体内氧含量的下降后,会快速抑制呼吸作用,将信使核糖核酸转变成腺苷酸的能力下降,TCA循环和糖酵解下调(Geigenberger, 2003)。这些改变与参与低氧条件下,拟南芥细胞壁、脂质物质和黄酮类化合物的合成、防卫响应和蛋白质降解译码酶等基因的下调是一致的(Klok *et al.*, 2002)。对经过低氧胁迫处理的拟南芥根系进行基因芯片研究表明,低氧除了导致一些基因下调外,也导致很多基因的上调。这些上调的基因可以分为3类:1)参与乙醇和乳酸发酵的基因;2)潜在的对厌氧胁迫后伤害起作用的基因;3)与乙烯合

成, 乙烯信号传输、程序性细胞死亡和细胞壁松弛有关的基因(Klok *et al.*, 2002)。前两类可以解释为植物适应厌氧前所表达的基因。它们的表达为植株忍耐接下来的厌氧生境提供维持生存的能量保障, 从而在恢复供氧后提高植株的存活率。第3类基因与植株体内通气组织的形成有非常密切的关系。通气组织可以通过提高外界氧进入植株体内, 来延长植株对低氧的适应时间。植株体内的活性氧分子可以看成细胞对胁迫响应的指示器, 并作为第二信使参与植物对厌氧胁迫响应的信号传导途径(Mittler, 2002)。

1.3 其他

研究表明 Ca^{2+} 、pH 和 H_2O_2 作为第二信使参与植物对低氧的响应(Baxter-Burrell *et al.*, 2002)。氧气缺乏条件下, 其中一个可以监测到的改变是细胞溶质中 Ca^{2+} 的升高, 其原因可能是由于线粒体中钙动员所引起的(Subbaiah *et al.*, 1998), 表明线粒体位于氧感应系统的中心(Subbaiah & Sachs, 2003)。

2 植物对水淹胁迫的适应

2.1 形态结构方面的适应

2.1.1 叶片形态改变和植株的伸长生长 水淹植物对光的需求与其自身的形态紧密相关(Middelboe & Markager, 1997)。反过来, 水淹胁迫对植物的形态和生长发育会产生一定的影响。适应水淹环境生长的植物随着光强的减弱, 会产生响应, 如叶片形态的改变。叶片形态(如叶片厚度、特定的叶面积等) 通过改变光学路径来调节植物的吸光效率(Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005), 同时植物根据周围的光环境改变叶片形态使其更有利于光合作用的进行(Ruiz & Romero, 2001)。通常形态改变建立在组织结构变化的基础上, 而这些又取决于植物自身的生长和叶片的周转率。由光照减弱造成叶片形态的改变包括叶片的伸长(Gordon *et al.*, 1994; 罗文泊等, 2007)、增宽(Lee & Dunton, 1997) 以及叶面积的改变(Campbell & Miller, 2002) 等。在低光照的条件下, *Posidonia sinuosa* 叶片的尺寸通常是减少而不是增加的(Gordon *et al.*, 1994), 这样会降低对光的需求和叶片的光合能力(Campbell & Miller, 2002)。叶片的尺寸有时候也会增加, 当叶长(如 *Halodule pinifolia*) Longstaff & Dennison, 1999) 和叶宽增加时, 会增大植株捕获光的面积。由此看来, 淹水植株叶片形态的改变会因植物种类的不同有所差

别。此外, 水淹胁迫可以诱导植物叶柄和茎的伸长生长, 研究对象主要是深水稻(Kawano *et al.*, 2008; Jackson, 2008)。

2.1.2 不定根和通气组织的形成 一般说来, 植物长期水淹, 细胞排列疏松, 组织间隙增大, 茎基变粗并在地表形成不定根, 有的甚至形成纺锤状茎基(Physiol, 2001)。这些变化与植物改善体内氧的运输和扩散有关。研究表明, 通气组织的形成是植物耐淹的重要机制(Colmer *et al.*, 2006)。一些耐水淹的陆生植物, 在受淹条件下, 也可在茎、根的皮层中产生大量的融生性或裂生性通气组织(Insausti *et al.*, 2001; Vasellati *et al.*, 2001), 使得不定根与茎叶的空腔和细胞间隙相通。通气组织和体内孔隙度决定了植物对水淹胁迫的忍耐能力(Visser & Bögemann, 2003)。水稻的根和茎有发达的通气组织, 能把地上部吸收的氧输送到根部, 所以对水淹胁迫的适应能力强(Colmer *et al.*, 2006); 而小麦(*Triticum aestivum*) 的茎和根缺乏通气组织, 所以其适应水淹的能力弱。如果小麦、玉米(*Zea mays*) 等根部缺氧, 也可诱导形成通气组织。其原因是厌氧刺激乙烯的生物合成, 乙烯的增加刺激纤维素酶活性加强, 于是把皮层细胞的胞壁溶解, 从而导致通气组织的形成和发展; 乙烯还能阻断生长素的下输使之局部积累于接近水面的茎部, 从而导致不定根的形成和皮孔组织的增生(张福锁, 1993)。气体在向下运输过程中存在着一种潜在的不利因素, 即气体会扩散到土壤中被消耗掉, 称为放射性氧损失(radial oxygen loss, ROL)。ROL 带来的直接影响就是减少了根生长点氧气的获得, 限制了植物根系生长或根系分布的最大深度(Armstrong *et al.*, 1991)。水稻根韧皮部能够形成 ROL 结构, 限制氧在传递过程中被扩散, 从而得以传递到生长点, 而小麦体内的氧向地下传递过程中很快损失, 从而影响了其对水淹胁迫的耐受能力。

2.2 代谢方面的适应

因为有氧呼吸需要氧作为其终端电子受体, 因此, 在缺氧生境中, 此代谢途径几乎被中断。植物为了逃脱水淹胁迫会加快茎的伸长生长和不定根的形成来获取外界的氧, 这些过程会消耗大量储能。研究表明, 植株体内的碳水化合物含量被发现与植株的耐淹和耐淹后的恢复生长呈显著正相关(Panda *et al.*, 2008; Kawano *et al.*, 2008)。经历长时间水淹胁迫后, 植物最终处于能量饥饿状态(Huang *et al.*,

2008)。耐淹植物维持活力的能源主要靠厌氧代谢途径,如通过糖酵解、氧化磷酸化、乙醇发酵途径、磷酸戊糖途径、硝酸盐还原作用、胞质 pH 的维持与加强或植株保持休眠状态降低能耗等,来提供维持植物在低氧环境下各项正常生理功能与内部环境所必要的能量(Crawford & Braendle, 1996)。

2.3 植物激素含量变化方面的适应

除了前面提到的乙烯在植物对水淹胁迫的响应方面起到很大的作用外,水淹植株通气组织和不定根的形成与植株体内乙烯含量的增加有关(Fukao & Bailey-Serres 2008; Jackson 2008; Rzewuski & Sauter 2008)。赤霉素(GA)、生长素和脱落酸(ABA)在植物耐淹方面起着不可磨灭的作用。乙烯通过调节植株体内的GA和ABA的动态稳定来促进植株的伸长生长,保证部分植株与空气接触,获取生存所需要的氧(Rzewuski & Sauter 2008)。植物生长素在启动水淹植株的快速伸长生长方面起着重要作用,赤霉素负责植株保持长时间的快速伸长生长(Ridge, 1987)。生长素主要在茎尖和展开的幼嫩叶片部位产生(Ljung *et al.* 2001)。植物激素通过极端运输从茎尖输送到叶柄、茎和根部,此过程受位于细胞膜上的输入或输出运输蛋白的调节(Muday & de Long 2001)。Rumex palustris 的GA含量和其叶柄组织对赤霉素的敏感性受水淹胁迫的调节;其受24 h的水淹处理后,GA1和其前身GA20的浓度都增加了(Rijnders *et al.* 1997),从而诱导了Rumex叶柄对GA的敏感性。ABA在种子的成熟和发芽以及对非生物胁迫的适应上发挥着重要的作用(Buchanan *et al.* 2000)。由水淹诱导的,在深水中生长的水稻和Scirpus micronatus的茎伸长生长受ABA的抑制;另一方面,当植物处于水淹条件或乙烯含量升高的环境中时,其内源ABA的含量迅速下降(Rzewuski & Sauter 2008; Fukao & Bailey-Serres, 2008)。因此,普遍认为ABA会降低水淹植株对GA的敏感性,而乙烯可以诱导ABA下调增加植株对GA的敏感性。从这个角度出发,ABA可以被看作GA活性的负面调节者(Fukao & Bailey-Serres, 2008)。与厌氧相关的程序性细胞死亡有利于形成和扩大植株根或茎的孔隙度,从而促进体内的气体交换,增加O₂和CO₂的供应。通气组织的形成和程序性细胞死亡受乙烯的调控。GA可以促进水淹植株的程序性细胞死亡,但此过程必须有乙烯的存在(Jackson 2008)。以上研究表明,乙烯调节ABA

的下调,保证组织对GA的敏感性是植株在受到水淹胁迫后,其叶柄、茎和根等组织或器官作出迅速反应,减少或逃脱水淹胁迫的前提(Rzewuski & Sauter 2008; Fukao & Bailey-Serres 2008)。此外,ABA还能够通过促进叶片的气孔关闭,降低受水淹胁迫的绿豆的光合作用(Ahmed *et al.* 2006)。

2.4 酶系统方面的适应

2.4.1 抗氧化酶系统 水淹对植物的胁迫作用最主要的是缺氧。植物周期性或长期性的缺氧会在电子传递水平上干扰植物正常的呼吸作用(Panda *et al.* 2008)。根系内活性氧产生和清除的平衡受到破坏,体内分子态氧还原成有毒的活性氧自由基如超氧阴离子自由基(O₂⁻)、单线态氧(¹O₂)、羟氧基([•]OH)和过氧化氢(H₂O₂)等并在细胞内积聚(Blokhina *et al.* 2003);植株体内产生并积累大量活性氧引发膜脂过氧化反应。为抵御水淹胁迫条件下活性氧自由基的毒害作用,植物在长期的进化过程中形成了复杂的抗氧化防御系统,如活性氧清除酶类(SOD、POD、CAT、GR等)和非酶清除剂(如抗坏血酸、谷胱甘肽、维生素E等)以及使还原态抗氧化剂再生的酶的活化等(Blokhina *et al.* 2003),从而减轻水淹胁迫下活性氧积累对植物的伤害。SOD活性的增加对植株有效抵御厌氧胁迫非常关键。它是过氧化物O₂⁻的主要清除剂,能将O₂⁻转化成H₂O₂和O₂,过氧化氢酶能催化过氧化氢分解,产生水及分子氧,而过氧化物酶能催化过氧化氢释出新生氧以氧化某些酚类物质和胺类物质。GR在保持高还原型谷胱甘肽和氧化型谷胱甘肽的比例方面起着重要的作用,而且植株体内一种重要的抗氧化剂抗坏血酸的再生必须要求高的还原型谷胱甘肽和氧化型谷胱甘肽比例。此外,GR也能清除植株体内的过氧化氢(Peters *et al.* 1989)。大量研究表明,抗氧化酶含量的升高,如SOD、POD、GR、CAT、APX等对水稻(Boamfa *et al.* 2003)、玉米(Zea mays)(Yan *et al.* 1996)、大麦(Hordeum vulgare)(Zhang *et al.* 2007)、大豆(Glycine max)(Shi *et al.* 2008)、树木(Arbona *et al.* 2008)、西红柿(Solanum lycopersicum)(Lin *et al.* 2004)等受不同程度水淹胁迫后的存活非常重要。

2.4.2 糖酵解酶系统 糖酵解被认为是植物对厌氧胁迫适应的基本功能(Kennedy *et al.* 1992)。水稻胚芽鞘在厌氧条件下的糖酵解速率是通气条件的2.7倍(Gibbs & Greenway 2003)。由于从呼吸(完全氧化)所得的能量,远大于等量糖发酵所得的能

量,即巴斯德效应。巴斯德效应本身与植物对厌氧的忍耐与否没有联系,而糖酵解酶系统在其中起着重要的作用。

丙酮酸脱羧酶(PDC)位于厌氧代谢的重要枝点,催化丙酮酸盐去碳酸基,产生 CO_2 和乙醛(乙醇的前身)。玉米在厌氧条件下PDC活性增加了5~9倍,PDC的mRNA增加了20倍(Kelley,1989)。乳酸脱氢酶(LDH)能催化丙酮酸盐转变成乳酸。许多物种在厌氧下能诱导LDH。乳酸发酵常常发生在厌氧的根部和发芽的种子中。LDH酶活的诱导可以维持厌氧植株的乳酸发酵过程,与乙醇发酵一起在不损失碳的情况下维持植物体内的氧化还原平衡。水淹胁迫下由于供氧不足或缺氧会引起植株体内酒精发酵产生乙醇的毒害作用,导致有毒代谢物的积累、氰苷的水解引发细胞质内的酸毒症,醇脱氢酶(ADH)在防止其对植物的毒害作用方面起到了至关重要的作用(Panda *et al.* 2008)。Aschi-smiti等的研究表明,厌氧条件下三叶草(*Trifolium subterraneum*)ADH酶活性较含氧量正常条件下的高(Aschi-Smiti *et al.* 2003)。Zaidi等(2003)试验结果表明,在所有研究的玉米基因型中,ADH酶活性都随着厌氧胁迫的增加而明显增大。ADH还可以缓解水稻遭受厌氧胁迫后的伤害(Meguro *et al.* 2006)。

2.4.3 α -淀粉酶 维持厌氧条件下植株的糖酵解代谢必须有源源不断的呼吸底物可溶性糖的供应。由于植株体内可溶性糖的含量是有限的,加上水淹条件下,植株的能量代谢处于需大于供的状态,因此增加植株体内可溶性糖的含量,对于提高植株抗厌氧胁迫的能力至关重要。厌氧胁迫下, α -淀粉酶被认为在将储存的碳水化合物降解成易被利用的可溶性糖的过程中起着主要作用(Guglielminetti *et al.*, 1995),从而保证植株在水淹等厌氧条件下维持生命所需的能力供应。Kato-Noguchi等(2008)的研究表明,厌氧处理后,水稻幼苗胚芽鞘的可溶性糖含量和乙醇的产生速率与胚乳中的 α -淀粉酶活性具有相关性,同时发现, α -淀粉酶与厌氧忍耐有关的胚芽鞘伸长和胚芽鞘中ATP含量具有很好的相关性。表明胚乳内 α -淀粉酶将淀粉降解为可溶性糖的能力对于保证水稻胚芽鞘的厌氧忍耐能力是重要的(Kato-Noguchi *et al.* 2008)。

3 存在问题及展望

3.1 植物对水淹胁迫的响应

水淹胁迫从多方面限制植物的生长,包括气体

扩散速率剧烈下降,光照减少,温度恒定和土壤养分的有效性降低等(Fukao & Bailey-Serres 2008)。水淹改变了植物正常生长的环境因子,从而影响呼吸作用、光合作用、氧化还原稳态和胞质的pH等生化活动(Fukao & Bailey-Serres 2008)。水淹组织中 O_2 和 CO_2 浓度的降低,会抑制组织的好氧呼吸和光合作用,最终导致植株遭受致命的“能源危机”。然而,耐淹植物在水淹胁迫到来的时候,会产生积极的响应和适应对策,从而生存下来。迄今,有关植物对水淹胁迫信号的响应方面,众多研究表明植物是通过感知体内氧浓度的降低和乙烯浓度的升高实现的,但植物细胞对淹涝胁迫的感知过程和机理是怎样,目前仍缺乏深入的了解。

3.2 植物对水淹胁迫的适应

植物在形态结构、能量代谢、激素水平及有关酶活力动态变化等对水淹胁迫的适应方面,人们已有较清晰的认识,但研究对象主要以湿地植物,水稻、小麦、玉米等主要粮食作物和模式植物拟南芥为主。因此,扩大耐淹植物筛选和研究范围,如在已有研究获得的耐淹植物的耐淹特征基础上,选择具有这些特征的陆地植物进行耐淹试验,同时运用分子学、蛋白质组学和生物信息学等手段找出由水淹胁迫诱导的相关基因并对其进行克隆,繁殖与培育具有耐水淹能力强的植物种类、品种和生态型,提高物种的丰富度和生产力将是从事植物抗水淹胁迫研究的科研人员的工作目标和方向。

参考文献

- 罗文泊,谢永宏,宋凤斌. 2007. 洪水条件下湿地植物的生存策略. 生态学杂志, **26**(9): 1478-1485.
- 张福锁. 1993. 环境胁迫与植物根际营养. 北京:北京农业大学出版.
- Ahmed S, Nawata E, Sakuratani T. 2006. Changes of endogenous ABA and ACC, and their correlations to photosynthesis and water relations in mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczak cv. KPS1) during waterlogging. *Environmental and Experimental Botany*, **57**: 278-284.
- Arbona V, Hossain Z, López-Climent MF, *et al.* 1999. Antioxidant enzymatic activity is linked to waterlogging stress tolerance in citrus. *Physiologia Plantarum*, **132**: 452-466.
- Armstrong W, Beckett PM, Justin SHFW, *et al.* 1991. Modeling and other aspects of root aeration by diffusion// Jackson MB, ed. *Plant Life Under Oxygen Deprivation*. The Hague: Academic Publishing: 67-282.
- Armstrong W, Drew MC. 2002. Root growth and metabolism under oxygen deficiency// Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U, eds. *Plant roots: The hidden half* (3rd ed.). New York:

- Marcel Dekker : 729–761.
- Aschi-Smiti S , Chaibi W , Brouquisse R , *et al.* 2003. Assessment of enzyme induction and aerenchyma formation as mechanisms for flooding tolerance in *Trifolium subterraneum* ' Park '. *Annals of Botany* , **91** : 195–204.
- Baxter-Burrell A , Yang ZB , Springer PS , *et al.* 2002. Rop-GAP4-dependent Rop GTPase rheostat control of *Arabidopsis* oxygen deprivation tolerance. *Science* , **296** : 2026 – 20288.
- Blokhina O , Virolainen E , Fagerstedt KV. 2003. Antioxidants , oxidative damage and oxygen deprivation stress : A review. *Annals of Botany* , **91** : 179–194.
- Buchanan BB , Gruissem W , Jones RL. 2000. Biochemistry and molecular biology of plants. Rockville , MD : American Society of Plant Physiologists : 260–310.
- Campbell SJ , Miller CJ. 2002. Shoot and abundance characteristics of the seagrass *Heterozostera tasmanica* in Westernport estuary (south-eastern Australia). *Aquatic Botany* , **73** : 33 –46.
- Chen YF , Randlett MD , Findell JL , *et al.* 2002. Localization of the ethylene receptor ETR1 to the endoplasmic reticulum of *Arabidopsis*. *Journal of Biological Chemistry* , **277** : 19861–19866.
- Colmer TD , Cox MCH , Voesenek L. 2006. Root aeration in rice (*Oryza sativa*) : Evaluation of oxygen , carbon dioxide , and ethylene as possible regulators of root acclimatizations. *New Phytologist* , **170** : 767–777.
- Crawford RMM , Braendle R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany* , **47** : 145–159.
- Drew MC , Lynch JM. 1980. Soil anaerobiosis , microorganisms , and root function. *Annual Reviews in Phytopathology* , **18** : 37–66.
- Enríquez S , Pantoja-Reyes NI. 2005. Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Oecologia* , **145** : 235–243.
- Fukao T , Bailey-Serres J. 2008. Ethylene : A key regulator of submergence responses in rice. *Plant Science* , **175** : 43–51.
- Gao ZY , Chen YF , Randlett MD , *et al.* 2003. Localization of the raf-like kinase CTR1 to the endoplasmic reticulum of *Arabidopsis* through participation in ethylene receptor signaling complexes. *The Journal of Biological Chemistry* , **278** : 34725–34732.
- Geigenberger P. 2003. Response of plant metabolism to too little oxygen. *Current Opinion in Plant Biology* , **6** : 247–256.
- Gibbs J , Greenway H. 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth , survival and anaerobic catabolism. *Functional Plant Biology* , **30** : 1–47.
- Gordon DM , Grey KA , Chase SC , *et al.* 1994. Changes to the structure and productivity of a *Posidonia sinuosa* meadow during and after imposed shading. *Aquatic Botany* , **47** : 265 –275.
- Guglielminetti L , Perata P , Alpi A. 1995. Effect of anoxia on carbohydrate metabolism in rice seedlings. *Plant Physiology* , **108** : 735–741.
- Huang SB , Colmer TD , Millar AH. 2008. Does anoxia tolerance involve altering the energy currency towards Ppi. *Trends in Plant Science* , **13** : 221–227.
- Jackson MB , Davies DD , Lambers H. 1991. Plant Life under Oxygen Deprivation : Ecology , Physiology and Biochemistry. The Hague , The Netherlands : SPB Academic.
- Jackson MB. 2008. Ethylene-promoted elongation : An adaptation to submergence stress. *Annals of Botany* , **101** : 229–248.
- Kato-Noguchi H , Sasaki R , Yasuda Y. 2008. Anoxia tolerance and alpha-amylase activity in four rice cultivars. *Plant Growth Regulation* , **55** : 35–41.
- Kawano N , Ito O , Sakagami JI. 2008. Relationship between shoot elongation and dry matter weight during submergence in *Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud. rice cultivars. *Plant Production Science* , **11** : 316–323.
- Kelley PM. 1989. Maize pyruvate decarboxylase mRNA is induced anaerobically. *Plant Molecular Biology* , **13** : 213–222.
- Kennedy RA , Rumpho ME , Fox TC. 1992. Anaerobic Metabolism in Plants 1. *American Society of Plant Biologist* , **100** : 1–6.
- Klok EJ , Wilson IW , Wilson D , *et al.* 2002. Expression profile analysis of the low-oxygen response in *Arabidopsis* root cultures. *The Plant Cell* , **14** : 2481–2494.
- Lee KS , Dunton KH. 1997. Effect of in situ light reduction on the maintenance , growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* Banks ex König. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* , **210** : 53–73.
- Lin KHR , Weng CC , Lo HF , *et al.* 2004. Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions. *Plant Science* , **167** : 355–365.
- Ljung K , Bhalerao RP , Sandberg G. 2001. Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth. *The Plant Journal* , **28** : 465–474.
- Longstaff BJ , Dennison WC. 1999. Seagrass survival during pulsed turbidity events : The effects of light deprivation on the seagrasses *Halodule pinifolia* and *Halophila ovalis*. *Aquatic Botany* , **65** : 105–121.
- Malik A , Colmer TD , Lambers H , *et al.* 2001. Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. *Australian Journal of Plant Physiology* , **28** : 1121–1131.
- Mauchamp A , Blanch S , Grillas P. 2001. Effects of submergence on the growth of *Phragmites australis* seedlings. *Aquatic Botany* , **69** : 147–164.
- Meguro N , Tsuji H , Tsutsumi N , *et al.* 2006. Involvement of aldehyde dehydrogenase in alleviation of post-anoxic injury in rice// Rai AK , ed. Abiotic Stress Tolerance in Plants : Toward the Improvement of Global Environment and Food. Springer Netherlands : 111–119.
- Middelboe AL , Markager S. 1997. Depth limits and minimum

- light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, **137** : 553–568.
- Muday GK , de Long A. 2001. Polar auxin transport :controlling where and how much. *Trends in Plant Science* , **6** : 535–542.
- Panda D , Sharma SG , Sarkar RK. 2008. Chlorophyll fluorescence parameters ,CO₂ photosynthetic rate and regeneration capacity as a result of complete submergence and subsequent re-emergence in rice (*Oryza sativa* L.). *Aquatic Botany* , **88** : 127–133.
- Peters JL , Castillo FJ , Heath RL. 1989. Alteration of extracellular enzymes in Pinto Bean leaves upon exposure to air pollutants , ozone and sulfur dioxide. *Plant Physiology* , **89** : 159–164.
- Ridge I. 1987. Ethylene and growth control in amphibious plants// Crawford RMM , ed. *Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats*. Oxford : Blackwell Scientific Publications : 53–76.
- Rijnders JGHM , Yang YY , Kamiya Y , et al. 1997. Ethylene enhances gibberellin levels and petiole sensitivity in flooding-tolerant *Rumex palustris* but not in flooding-intolerant. *R acetosa*. *Planta* , **203** : 20–25.
- Ruiz JM , Romero J. 2001. Effects of in situ experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series* , **215** : 107–120.
- Rzewuski G , Sauter M. 2008. Ethylene biosynthesis and signaling in rice. *Plant Science* , **175** : 32–42.
- Shi F , Yamamoto R , Shimamura S , et al. 2008. Cytosolic ascorbate peroxidase 2 (cAPX 2) is involved in the soybean response to flooding. *Phytochemistry* , **69** : 1295–1303.
- Subbaiah CC , Bush DS , Sachs MM. 1998. Mitochondrial contribution to the anoxic Ca²⁺ signal in maize suspension-cultured cells. *Plant Physiology* , **118** : 759–771.
- Subbaiah CC , Sachs MM. 2003. Molecular and cellular adaptations of maize to flooding stress. *Annals of Botany* , **91** : 119–127.
- van Bodegom PM , Sorrell BK , Oosthoek A , et al. 2008. Separating the effects of partial submergence and soil oxygen demand on plant physiology. *Ecology* , **89** : 193–204.
- Vasellati V , Oosterheld M , Medan D , et al. 2001. Effects of flooding and drought on the anatomy of *Paspalum dilatatum*. *Annals of Botany* , **88** : 355–360.
- Visser EJW , Voeseenek L , Vartapetian BB , et al. 2003. Flooding and plant growth :Preface. *Annals of Botany* , **91** : 107–109.
- Visser EJW , Voeseenek L. 2005. Acclimation to soil flooding-sensing and signal-transduction. *Plant and Soil* , **274** : 197–214.
- Yan B , Dai QJ , Liu XZ , et al. 1996. Flooding-induced membrane damage , lipid oxidation and activated oxygen generation in corn leaves. *Plant and Soil* , **179** : 261–268.
- Zaidi PH , Rafique S , Singh NN. 2003. Response of maize (*Zea mays* L.) genotypes to excess soil moisture stress : Morpho-physiological effects and basis of tolerance. *European Journal of Agronomy* , **19** : 383–399.
- Zhang GP , Tanakamaru K , Abe J , et al. 2007. Influence of waterlogging on some anti-oxidative enzymatic activities of two barley genotypes differing in anoxia tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum* , **29** : 171–176.

作者简介 谭淑端,女,1979年生,博士研究生。主要从事植物抗逆生理生态研究。E-mail : tanshuduan2002@ yahoo.com.cn

责任编辑 王伟
