

洪水条件下湿地植物的生存策略^{*}

罗文泊^{1,2,3} 谢永宏^{2,*} 宋凤斌¹

(¹中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012; ²中国科学院亚热带农业生态研究所, 长沙 410125;

³中国科学院研究生院, 北京 100093)

摘 要 洪水是自然界存在的一种普遍现象。湿地植物由于所处生境的特殊性, 会经常受到周期性或永久性的洪水胁迫。在长期的适应进化过程中, 湿地植物形成了一些特殊的生存策略, 以适应水文条件的大幅度变化。主要的生存策略如下: 1) 生活史方面, 植物可通过改变生长时间、繁殖方式、种子特征等避免洪水的直接伤害或利用洪水的流动起到传播扩散的作用; 2) 形态学特征方面, 植物可通过调整根系形态、分布等将根系生长到氧气相对充足的土壤表层或形成不定根增强根系通气功能; 3) 解剖学方面, 植物可通过改善组织孔隙度形成通气组织等改善空气传导到根系的“气体通道”; 4) 生理生化方面, 植物可通过增加碳水化合物含量以延长生存时间, 释放出一些生长激素(乙烯等)以调节植物缺氧条件下的生理活动或形态、解剖方面的变化。在今后的研究中, 不定根的形成机理、乙烯在通气组织形成中的作用及其过程、放射氧损失(ROL)的形成机理及其释放速率的调控等一些机理性的工作还需进一步加强。

关键词 洪水; 生存策略; 形态学; 组织结构; 生活史

中图分类号 Q142 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2007)09-1478-08

Survival strategies of wetland plants in flooding environments LUO Wen-bo^{1,2,3}, XIE Yong-hong², SONG Feng-bin¹ (¹Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130012, China; ²Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China; ³Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(9): 1478-1485.

Abstract: Flooding is a common phenomenon in the nature. Wetland plants, due to their special habitats, are usually stressed by periodical or permanent flooding. In the process of long-time adaptive evolution, wetland plants adopted a series of special survival strategies to fit the wide range changes of hydrological conditions, and the main strategies are: 1) adjusting their life history, e.g., changing growth time to escape direct damage and taking use of the movability of flooding to diffuse their seeds into new regions; 2) adjusting their root morphology and distribution depth of root into the top soil with relatively abundant oxygen content or grow adventitious roots to enhance the capacity of oxygen transportation; 3) changing their anatomical characteristics, e.g., the enhanced porosity and the formation of aerenchyma to ameliorate the “gas channels” from air to root system; and 4) changing their physiological and biochemical characteristics via enhancing the carbohydrate content to prolong survival time or releasing hormone (ethylene etc.) to regulate physiological activity or morphological and anatomical variations. In the further, the researches on the formation mechanisms of adventitious roots, the roles of ethylene in the formation of aerenchyma, the mechanisms of radial oxygen loss (ROL), and the regulation of ROL release should be strengthened.

Key words: flooding; survival strategy; morphology; tissue structure; life history

* 国家重点基础研究发展规划项目(2006CB403301)和国家自然科学基金资助项目(30670201)。

* * 通讯作者 E-mail: yonghongxie@163.com

收稿日期: 2006-11-17 接受日期: 2007-06-01

1 引言

洪水是自然界存在的一种普遍现象,也是调控湿地生态系统过程与功能的关键因子(Rosenzweig *et al*, 2002),可导致大量物种死亡,改变植被组成和结构(Voesenek *et al*, 2004)。氧气在水中的扩散速度很慢,约为空气中的万分之一(Amstrong & Drew, 2002),空气中的氧很难通过水层进入到土壤中。由于植物根系的呼吸作用和土壤微生物活动消耗了大量氧气,使土壤中的氧浓度迅速降低。洪水常导致土壤氧化还原电位的急剧下降而使植物根部环境的氧需求相应增加(van Wijck *et al*, 1992)。水淹条件下土壤厌氧微生物活动加剧,产生一些有害化合物,对植物根系产生毒害作用,如 Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 、有机酸、芳香族化合物等,而这种毒害效应的解除也需要大量的氧气。洪水条件下能否获得充足的氧气是植物存活的关键要素之一。大多数植物根系因不能获得充足的氧气进行呼吸代谢以维持正常的生理活动,尤其是根尖部细胞被水淹后几个小时将丧失正常生理功能,如有丝分裂受阻,导致植物死亡(Subbaiah & Sachs, 2003)。对大多数植物来说,植物根系缺氧是洪水带来的主要伤害之一(Voesenek *et al*, 2004)。土壤淹水也会使植株叶片中保护酶(SOD、POD等)活性迅速下降,加快膜脂过氧化作用,引起细胞内电解质外渗,叶绿素被降解,植株失绿,加快植株衰老(蒋明义等, 1991)。

由于生长环境的特殊性,湿地植物会经常受到周期性或永久性洪水的胁迫,在长期的适应进化过程中形成了一些特殊的生存策略以减少洪水的不利影响。了解湿地植物在洪水胁迫下的生存策略,对于更好的理解植被分布,组成及演替规律,维持湿地功能等方面有着重要的意义,也能为湿地资源保护、退化湿地植被恢复以及我国湿地的保护和管理提供理论依据。本文从生活史、形态、解剖和生理等4个方面深入分析了湿地植物的生存策略,指出了现阶段研究中存在的不足,并对今后的研究方向做了展望。

2 生存策略

2.1 生活史策略

2.1.1 生活史 很多湿地植物可通过改变生命周期的长短来避免洪水的直接伤害。在河滨带,主要分布着一些生命周期很短的植物,这些植物的共同特点是:生长迅速、萌芽和开花结实时间短(War-

wick & Brock, 2003),即在春天或早夏便完成了生殖生长,在洪水到来前就已完成了一个生命周期,以种子的形式存活在土壤中以躲避洪水的干扰。在外界环境条件适宜的情况下可迅速萌发(Karrenberg *et al*, 2002),如莎草科的 *Carex nubnum* (van der Sman *et al*, 1992)。而像蓼科的 *Rumex palustris* 等一些植物,甚至可改变生命循环中的某个过程,如推迟开花和结实时间达到避开洪水的目的(Blom *et al*, 1994)。

2.1.2 种子特征 繁殖分配是指植物一年所同化的资源中用于生殖的比例,即指总资源分配给生殖器官的比例。水淹后,一些植物可改变繁殖分配比,增加或减少种子的资源分配比达到促进种子扩散或繁衍后代的目的。蓼科 *Rumex arifolius* 可将更多的资源用于当年的生长,减少种子中的资源分配比,种子重量也相对较轻,利于随水漂移(Silvertown, 1984),而莎草科的 *Carex nubnum* 可以将更多的资源分配到种子中以利于实生苗的生长繁殖(van der Sman *et al*, 1992)。水淹后,有些植物还可改变种子的个体大小,如莎草科的 *Carex nubnum* 和 *C. albulum* 在水淹后可产生一些活性较高、个体较大的种子,在条件适宜的时候还可提早萌发(van der Sman *et al*, 1992)。此外,种子休眠也是一种重要的躲避机制(Bartley & Spence, 1987),种子休眠可以分成初级休眠和次级休眠。初级休眠指种子与植株母体分离以前进行的休眠,次级休眠主要指种子与植株母体分离后,由于外界条件不适而引起的休眠。湿地植物主要选择次级休眠策略,即通过萌发时间的选择达到躲避洪水的目的。还有些植物种子漂浮性好,可在水面长时间漂浮并随水的流动而传播到更广泛的地区,如落羽松(*Taxodium distichum*)和挪威槭(*Nyssa aquatica*)的种子可漂浮2~3个月(Boedeltje *et al*, 2004)。

2.1.3 繁殖方式 植物的繁殖方式包括有性繁殖和无性繁殖2种。植物的有性繁殖可以分为花蕾基形成、开花、受精、种子形成、结实等几个阶段。湿地植物由于受非周期性洪水的影响,其有性繁殖的某些阶段经常受到抑制而无法完成,故经常以无性生殖方式达到有利于物种生存和发展的目的,如疏花雀麦(*Arundinella hirta*) (Zeng *et al*, 2006)。

2.2 形态学特征

2.2.1 地上部分 在洪水到来后,植物可能被完全或部分淹没,此时植物通过调整冠部、茎部或叶部的

形态特征以适应水文条件的变化。例如南美裂颖雀稗 (*Paspalum dilatatum*), 通过增加叶片的数量达到增加叶面积, 增强光合能力的目的 (Insausti *et al.*, 2001)。水淹后, 某些植物叶片与茎间的夹角变小, 叶片长度会增加 (van der Sman *et al.*, 1991), 形状也会发生一些变化 (Insausti *et al.*, 2001; Voeselek *et al.*, 2003a), 叶倾向于直立生长, 即偏向上性生长, 这有利于植物将叶片伸出水面进行气体交换和光合作用 (van der Sman *et al.*, 1991)。叶片伸长的主要原因可能有两方面: 第一, 细胞吸水膨胀; 第二, 植物叶鞘中增加了许多较长的薄壁细胞 (Bleeker *et al.*, 1986)。叶片年龄也可能影响到伸长能力, 如在蓼科 *Rumex palustris* 中, 老叶和新生叶的伸长速度均不如中间年龄段的叶片 (Groeneveld & Voeselek, 2003)。在洪水到来后, 还有部分植物可改变茎部的结构, 使茎部伸长, 并产生新生叶片, 这种形态上的变化可快速增加植株高度, 使叶片迅速伸展到水面之上, 促进空气与植物体间的气体交换。如穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum*) 和黄丝草 (*Potamogeton maackianus*), 植物可通过节间距的伸长以适应水位深度的增加 (Yang *et al.*, 2004)。蓼科植物还可以产生具有强气体交换能力的新生叶片, 其叶柄和节间距也相应地变长 (Mommer & Visser, 2005), 而且比叶面积明显增加, 促进了与水体间的气体交换 (Mommer *et al.*, 2005a)。可见, 植物地上部分形态改变的实质是通过植物部分组织器官的伸长达到增加植物与外界气体交换的目的。

2.2.2 地下部分 1) 根系分布和形态。某些湿地或半水生的植物种类可通过调整根系分布的深度和根系形态以适应洪水缺氧环境。第一, 形成分布于土壤表层的根系统。氧气在土壤中的分布往往是随土壤深度的增加而减少, 故较多根系分布在氧气相对充足的表层土能部分缓解缺氧压力 (Jackson & Drew, 1984)。这些根往往是细而长, 分枝较多, 上面分布着大量根毛, 减少了氧气在细胞中的扩散阻力, 增加了根土壤接触表面积, 有利于吸收营养 (Xie & Yu, 2003); 第二, 改变了根系构型。生长在洪泛区的藜科可形成一种鲱骨状 (二叉分枝结构) 的根系。这种根系可以减少根长, 从而减少了根系分布的深度, 有利于减少根系氧气的损耗, 同时还可减少由厌氧微生物产生的有害物质对根部的伤害, 有利于植物生长 (Bouma *et al.*, 2001); 第三, 根系直径增加。洪水到来后, 有些植物可适当增加根的直

径, 提高根系内部气体的传导能力。在蓼科植物中, 可形成很粗的根系, 用以提高气体在根部的运输能力 (Visser *et al.*, 1996a)。可见, 根系形态和分布改变的实质是将根系分布在氧气相对充足的表层土或减少根系氧气损耗或增加氧气传导能力。

2) 不定根的形成。淹水可诱导植物茎基部产生不定根, 这是一种重要的生存和调节机制 (王文泉和张福锁, 2001; 陈鹭真等, 2006)。在淹涝严重的情况下, 不定根甚至可替代那些水淹死亡或缺氧窒息的原有根系, 维持根系正常功能 (Pezeski, 2001)。不定根大多分布在氧气相对充足的水体或土壤表层, 植物可通过不定根直接从环境中获取氧气, 并经通气组织向地下器官输送。这对于维持正常的生理代谢, 维持存活和发展具有不可替代的重要意义 (A schi-Smiti *et al.*, 2003)。

3) 根冠比。水淹后, 植物会调整其生物量分配模式, 即增加叶部的生物量分配比例, 减少根部的生物量 (Visser *et al.*, 2000a)。这种调整的重要意义在于, 通过扩大冠部而增加与空气的接触面积, 提高氧气的获得; 通过减少根部生物量而减少呼吸消耗, 从植株整体上对氧气获得和消耗进行了调控, 有利于生存和发展。

2.3 解剖学特征

通气组织是湿地植物皮层组织的一种特化形式, 植物可由此提高体内的气体运输能力 (Colmer, 2003), 将更多的气体从冠部输送到根部 (Visser & Bogenann, 2006)。通气组织的形成方式依植物种类而异。禾本科和莎草科的植物是通过溶源机制产生通气组织 (Evans, 2004), 即皮层细胞扩大生长, 然后自溶死亡, 形成从叶到根部的连续气体通道; 蓼科植物是采取离生的方式形成的 (Evans, 2004), 即皮层细胞相互分离, 细胞间留下较大的孔隙, 用于气体扩散, 这一过程无新细胞产生。一般而言, 洪水能诱导通气组织的形成和发展, 植物种类间的差异非常明显。适应型的物种如蓼科 (Laan *et al.*, 1989), 菊科 (Smimoff & Crawford, 1983) 及空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) (陶勇和江明喜, 2004) 等变化较小, 而敏感型物种如玉米 (*Zea mays*) 和小麦 (*Triticum aestivum*) 受洪水诱导, 会发生较大的变化 (Trough & Drew, 1980)。湿地植物受洪水诱导形成发达的通气组织是一种非常重要的生存机制, 为气体在体内运输提供了一条低阻力通道, 有利于植物器官间及植物和外部环境间的气体交换。很多植物

在洪水淹没后可通过茎部的通气组织提高水体与植物的气体交换能力,使更多的 O_2 和 CO_2 进入植物体内,如蓼科的 *Rumex palustris* (Mommer *et al.*, 2004)。这一“气体通道”的作用和意义表现为:第一, O_2 可从冠部经通气组织扩散传递到根部 (Comer, 2003);第二,无氧环境产生的一些衍生气体(如乙烯等)可以交换到土壤中 (Visser *et al.*, 1997);第三,把甲烷、硫化氢等土壤微生物无氧呼吸产生的气体从根部释放到空气中 (Butterbach-Bathl *et al.*, 1997)。

另外一个衡量植物组织气体扩散能力高低的重要综合指标是孔隙度,即组织中的孔隙体积占总体积的百分比。一般而言,植物组织间孔隙度的高低与其内部通气组织发达程度是高度一致的 (Malik *et al.*, 2002),因此,植物内部的气体运输能力与孔隙度密切相关。水淹后,多数湿地植物的孔隙度会迅速提高,并随直径的增加而增加 (Gibberd *et al.*, 2001)。

在水生植物中,由于体内的孔隙度很高,在植物体内储存了大量的氧气,可以保证植物正常生理代谢的需要 (Greve *et al.*, 2003)。孔隙度可限制组织内部氧气的扩散速度,控制呼吸作用所需氧气的供给量。植物根部孔隙度的提高也可增强气体交换能力,把有害气体(如乙烯、甲烷等)通过根部传递到冠部进而释放到空气中 (Visser *et al.*, 1997)。可以认为,高孔隙度对于植物适应洪水,维持正常的生理代谢具有重要意义。

2.4 生理生化特征

2.4.1 碳水化合物 水淹条件下湿地植物往往采用缺氧代谢代替有氧呼吸。毫无疑问,缺氧代谢能够使植物忍受短期的渍水,但消耗了大量的碳水化合物,如互花米草 (*Spartina alterniflora*),水淹可显著减少叶片中可溶性糖含量 (肖强等, 2005)。一般而言,持续缺氧呼吸能力与碳水化合物贮量密切相关 (Weber & Brandle, 1996; Li *et al.*, 2007)。湿地植物在受洪水干扰后,往往能形成更多的碳水化合物,尤其是淀粉,储存于体内,这可能是适应性反馈效应所致 (Crawford, 1996)。因此,提高植物体内碳水化合物含量有利于洪水条件下植物的短期存活与发展,但对于长期适应的意义仍不清楚。

2.4.2 植物激素 植物激素如乙烯 (C_2H_4)、脱落酸 (ABA)、生长素 (IAA) 等对植物适应水淹环境的重要作用越来越受到广泛关注。其中,乙烯是植物

对于淹水胁迫反应最敏感的激素之一 (利容千和王建波, 2002)。植物根部淹水后,乙烯的产量会迅速提高 (Visser & Voeselek, 2004),由于水淹导致土壤中氧气不足,植物相应增加了乙烯生物合成 (ACC) 途径,使 ACC 合成酶的活性增加,导致大量乙烯的产生 (Rieu *et al.*, 2005),而且洪水抑制了植物和外界的气体交换,产生的乙烯难以被交换出植物体外,因此在体内大量累积,浓度急剧升高。淹水期间,生长素向根部运输受阻,导致生长素浓度在茎基部迅速升高。高浓度的乙烯可增加植物组织对生长素反应的敏感性,刺激植物在水层面的茎节部形成皮孔和不定根 (Voeselek & van der Veen, 1994)。乙烯还可以增强纤维素酶、木葡聚糖内转葡萄糖基酶等的活力,使较弱的细胞质壁分离和分解 (李玉昌等, 1998),诱导植物皮层细胞死亡 (He *et al.*, 1996),控制植物通气组织的形成 (Comer *et al.*, 2006),诱使植物细胞延长 (Pierik *et al.*, 2004; Voeselek *et al.*, 2004; Millenaar *et al.*, 2005),提高叶面积和刺激茎部伸长 (Voeselek *et al.*, 2003b) 等多种功能。脱落酸是一种生长调节剂,在正常植株中,基本上是由地上部分合成的,特别是在老叶中合成,并向根系运送 (王文泉和张福锁, 2001)。研究表明,脱落酸与植物茎部器官的延长有关 (Benschop *et al.*, 2005),在洪水到来时,还可调节植物叶部气孔的开闭 (Jackson *et al.*, 2003),甚至诱导某些物种产生气生叶等 (柯学莎和李伟, 2006)。

2.4.3 放射氧损失 (ROL) 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,称为放射氧损失 (radial oxygen loss, ROL)。ROL 带来的直接影响就是减少了植物根尖的氧气供给,限制了植物根系生长或根系分布的最大深度 (Armstrong *et al.*, 1991)。植物根系表面存在着一种渗透性的膜系统,通过调整其渗透能力,可减少氧气从植物体扩散到土壤中的释放量,因此湿地植物可以通过在其上表皮、外表皮、下表皮等设置“障碍”以减少 ROL (Jackson & Drew, 1984)。ROL 会随外界环境的改变而改变,其释放情况受水体的静止程度影响 (Comer & Blom, 1998)。在一些适应型物种(如蓼科)中,根部存在大量可以释放氧气的位点,ROL 的效率很高 (Laan *et al.*, 1989)。那些生长在砂质环境中的植物,由于土壤有机质含量低,洪水到来后不会导致氧化还原电位的大幅下降,因此这类植物的根系中存在着较多的通气“孔洞”而

无“障碍”,故 O_2 释放效率很高 (Sorrell *et al*, 2000; Comer, 2003)。在某些特殊植物种类中,如喜盐草 (*Halophil*),“孔洞”和“障碍”可同时存在 (Connell *et al*, 1999)。

ROL 的存在对于湿生植物适应洪水有着积极的意义。第一,可适当提高土壤中的 O_2 浓度,增加与营养循环有关的好氧微生物存活的数量并提高其活性 (Visser *et al*, 2000b);第二,在根部建立起一种具有保护作用的氧化根际环境,将厌氧微生物产生的有害产物氧化,有利于保护根部渗透性膜系统,有利于其功能的发挥 (Amstrong *et al*, 1992)。因此,建立有效的根际环境对湿地植物的存活非常重要,但外部氧需求量太高,也会减少根尖 O_2 的获得,造成根部缺氧,进而引起根系死亡 (Amstrong *et al*, 1996),同时会引起根部 O_2 释放速率加快,不能形成具氧化能力的根际环境,使根部易受一些有毒物质的伤害,如硫化物、有机酸、重金属离子等 (Flessa & Fischer, 1992)。因此,适量的 ROL 是湿地植物适应洪水的客观需求。

3 存在问题及展望

3.1 不定根产生机制

不定根的产生对于湿地植物适应洪水胁迫是一种重要的生存策略,关于其产生机制,已有了大量工作。乙烯可以诱导不定根的产生 (Laan *et al*, 1989),不管是外源乙烯含量的提高,还是植物体内器官水淹后体内乙烯的少量积累都可以诱导形成不定根 (Visser *et al*, 1996b);但也有研究表明,乙烯含量的高低与不定根的产生并无直接关系 (Nordstrom & Eliasson, 1984);还有的研究表明,生长素在不定根的形成中起到了关键作用 (Visser *et al*, 1995)。产生这种不一致的原因可能就在于乙烯和生长素调控不定根产生的过程还不甚了解 (Pezeshki, 2001)。因此,乙烯和生长素在不定根形成中究竟起到了何种作用,何种激素可作为关键调控因子,相关信号的传导过程、方式等都有待进一步澄清。

3.2 通气组织的形成

由洪水诱导而形成发达的通气组织是湿地植物适应洪水的一种非常重要的生存机制。一般认为高浓度乙烯在通气组织的形成中有着重要的诱导作用 (Kozłowski & Pallardy, 1984; Gunawardena *et al*, 2001a)。研究表明,乙烯可以诱导植物细胞死亡,这

被认为是通气组织形成的开始。由于 O_2 不足诱使乙烯产生,进而诱导细胞死亡的一系列信号传导过程、方式以及控制细胞死亡基因的作用位点、表达等并不清楚,有待进一步研究。最近还有研究表明,在灯芯草 (*Juncus effuses*)中,通气组织的形成与乙烯的含量并无直接关系 (Visser & Bogenann, 2006)。因此,对更多的物种开展研究对于阐明乙烯在通气组织形成中的作用、意义及过程是有必要的。

3.3 放射氧损失速率

植物体内氧气运输过程中产生的 ROL 可适当提高土壤中氧浓度,对于建立起具保护作用的根际环境 (Bosse & Frenzel, 1997)有着重要意义。由于洪水造成的土壤氧需求过高,也会加快植物体内氧气的被动释放,不利于植物生长。植物既要采取合理的保护措施,以减少氧气的被动损失,又要调整 ROL 的释放速率,保证适量的氧气进入到土壤中,建立有效的根际环境,植物在“保护”与“释放”之间可能存在一种权衡,但仍需进一步的研究。另有研究表明,植物可以通过调整根部膜系统的渗透性,达到这种“保护”的目的 (Jackson & Drew, 1984),植物通过什么途径对这种“释放”进行控制,其方式、过程以及信号传递途径等还不清楚 (Visser *et al*, 2000b),既通过何种途径对 ROL 速率进行调控的研究开展较少。

3.4 根系功能的维持

植物适应洪水的关键,第一是如何有效利用环境中的 O_2 以缓解由洪水引发的缺氧伤害 (Laan & Blom, 1990);第二是如何维持根系的生理功能,保证水分和营养的正常获取。洪水到来后,植物根系直径增加,孔隙度提高,形成通气组织,增强了气体运输能力,减少了根系表面积,降低了水分和营养吸收的速率,不利于根系营养吸收功能的维持。洪水引起氧气浓度降低,抑制了植物体内部分有氧代谢途径,减少了用于水分和营养吸收所需能量供给,也就降低了水分,尤其是营养的吸收速率 (Jackson & Drew 1984)。植物需要在这 2 方面做出调整,达到一种权衡。可是植物是如何对根系形态、结构和生理进行调整,达到即可提高通气能力,又能维持正常水分和营养吸收功能,有待进一步研究。

参考文献

- 陈鹭真, 林 鹏, 王文卿. 2006 红树植物淹水胁迫响应研究进展. 生态学报, 26(2): 586-593.

- 利容千, 王建波. 2002. 植物逆境细胞及生理学. 武汉: 武汉大学出版社.
- 李玉昌, 李阳生, 李绍清. 1998. 淹涝胁迫对水稻生长发育危害与耐淹性机理研究的进展. 中国水稻科学, **12** (增刊): 70-76.
- 蒋明义, 荆家海, 王韶唐. 1991. 渗透胁迫对水稻光合色素和膜脂过氧化的影响. 西北农业大学学报, **19** (1): 79-83.
- 柯学莎, 李伟. 2006. 激素对水生植物生理生态的影响及其应用. 生态学报, **26** (5): 1543-1549.
- 陶勇, 江明喜. 2004. 空心莲子草茎的解剖结构对不同水湿生境的适应研究. 武汉植物学研究, **22** (1): 65-71.
- 王文泉, 张福锁. 2001. 高等植物厌氧适应的生理及分子机制. 植物生理学通讯, **37** (1): 63-70.
- 肖强, 郑海雷, 叶文景, 等. 2005. 水淹对互花米草生长及生理的影响. 生态学杂志, **24** (9): 1025-1028.
- Aschi-Smiti S, Chaibi W, Brouquise 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.
- Armstrong J, Armstrong W, Beckett PM. 1992. *Phragmites australis*: Venturi- and humidity-induced convections enhance rhizome aeration and rhizosphere oxidation. *New Phytologist*, **120**: 197-207.
- Armstrong J, Armstrong W, van der Putten W. 1996. *Phragmites* die-back: Bud and root death, blockages within the aeration and vascular systems and possible role of phytoalexins. *New Phytologist*, **133**: 399-414.
- Armstrong W, Beckett PM, Justin SHFW, et al. 1991. Modeling and other aspects of root aeration by diffusion// Jackson MB, eds. *Plant Life Under Oxygen Deprivation*. The Hague: Academic Publishing: 267-282.
- Armstrong W, Drew MC. 2002. Root growth and metabolism under oxygen deficiency// Waisel Y, eds. *Plant Roots: The Hidden Half*. New York: Marcel Dekker: 729-761.
- Bartley MR, Spence DHN. 1987. Dormancy and propagation in helophytes and hydrophytes. *Archiv fur Hydrobiologie, Beihefte Ergebnisse der Limnologie*, **27**: 139-155.
- Benschop JJ, Jackson MB, Gühl K, et al. 2005. Contrasting interactions between ethylene and abscisic acid in *Rumex* species differing in submergence tolerance. *Plant Journal*, **44**: 756-768.
- Bleecker AB, Schuette JL, Kende H. 1986. Anatomical analysis of growth and development patterns in the internode of deepwater rice. *Planta*, **169**: 490-497.
- Bloom CWM, Voeselek LACJ, Banga M, et al. 1994. Physiological ecology of riverside species: Adaptive responses of plants to submergence. *Annals of Botany*, **74**: 253-263.
- Boedeltje G, Bakker JP, Brinke AT, et al. 2004. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology*, **92**: 786-796.
- Bosse U, Frenzel P. 1997. Activity and distribution of methanoxidizing bacteria in flooded rice soil microcosms and in rice plants (*Oryza sativa*). *Applied and Environmental Microbiology*, **63**: 1199-1207.
- Bouma TJ, Nielsen L, Vanhal J, et al. 2001. Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency. *Functional Ecology*, **15**: 360-369.
- Buttenbach-Bathl K, Papen H, Rennenberg H. 1997. Impact of gas transport through cultivars on methane emission from rice paddy fields. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 1175-1183.
- Colmer TD, Bloom AJ. 1998. A comparison of NH_4^+ and NO_3^- net fluxes along roots of rice and maize. *Plant, Cell and Environment*, **21**: 240-246.
- Colmer TD. 2003. Long-distance transport of gases in plants: A perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant, Cell and Environment*, **26**: 17-36.
- Colmer TD, Cox MCH, Voeselek LACJ. 2006. Root aeration in rice: Evaluation of oxygen, carbon dioxide and ethylene signals for acclimation of roots in waterlogged soils. *New Phytologist*, **170**: 767-778.
- Connell EL, Colmer TD, Walker DI. 1999. Radial oxygen loss from intact roots of *Halophila ovalis* as a function of distance behind the root tip and shoot illumination. *Aquatic Botany*, **63**: 219-228.
- Crawford RMM. 1996. Whole plant adaptations to fluctuating water tables. *Folia Geobotanica Phytotaxon*, **31**: 7-24.
- Evans DE. 2004. Aerenchyma formation. *New Phytologist*, **161**: 35-49.
- Flessa H, Fischer WR. 1992. Redox processes in the rhizosphere of terrestrial and paludal plants. *Zeitschrift Pflanzenernahrung und Bodenkunde*, **155**: 373-378.
- Gibberd MR, Gray JD, Cocks PS, et al. 2001. Waterlogging tolerance among a diverse range of trifolium accessions is related to root porosity, lateral root formation and 'aerotropic rooting'. *Annals of Botany*, **88**: 579-589.
- Greve TM, Bonum J, Pedersen O. 2003. Meristematic oxygen variability in eelgrass (*Zostera marina*). *Limnology and Oceanography*, **48**: 210-216.
- Groeneveld HW, Voeselek LACJ. 2003. Submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris* is controlled by developmental stage and storage compounds. *Plant and Soil*, **253**: 115-123.
- Gunawardena A, Pearce DM, Jackson MB, et al. 2001a. Characterisation of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize (*Zea mays* L.). *Planta*, **212**: 205-214.
- He CJ, Morgan FW, Drew MC. 1996. Transduction of an ethylene signal is required for cell death and lysis in the root cortex of maize during aerenchyma formation induced by hypoxia. *Plant Physiology*, **112**: 463-472.
- Insausti P, Grimoldi AA, Chaneton EJ, et al. 2001. Flooding induces a suite of adaptive plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*. *New Phytologist*, **152**: 291-299.
- Jackson MB, Drew M. 1984. Effects of flooding on growth and

- metabolism of herbaceous plants// Kozłowski TT, ed
Flooding and Plant Growth London: Academic Press: 47-128
- Jackson MB, Saker LR, Crisp CM, *et al* 2003. Ionic and pH signaling from roots to shoots of flooded tomato plants in relation to stomatal closure *Plant and Soil*, **253**: 103-113.
- Karrenberg S, Edwards PJ, Kollmann J. 2002. The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains *Freshwater Biology*, **47**: 733-748
- Kozłowski TT, Pallardy SG. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate and mineral relations// Kozłowski TT, ed
Flooding and Plant Growth London: Academic Press: 165-193.
- Laan P, Blom CWFM. 1990. Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: The importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates *Journal of Experimental Botany*, **41**: 775-783.
- Laan P, Berrevoets MJ, Lythe S, *et al* 1989. Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flooded-tolerance of *Rumex* species *Journal of Ecology*, **77**: 693-703.
- Li Y, Xie Y, Ren B, *et al* 2007. Oxygen enhances the recovery of *Potamogeton macrocarpus* from prolonged exposure to very low irradiance *Aquatic Botany*, **86**: 295-299.
- Malik AI, Colmer TD, Lambers H, *et al* 2002. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat *New Phytologist*, **153**: 225-236.
- Millenaar FF, Cox MCH, de Jong van Berkel YEM, *et al* 2005. Ethylene-induced differential growth of petioles in Arabidopsis: Analyzing natural variation, response kinetics, and regulation *Plant Physiology*, **137**: 998-1008.
- Mommer L, Pedersen O, Visser EJW. 2004. Acclimation of a terrestrial plant to submergence facilitates gas exchange underwater *Plant, Cell and Environment*, **27**: 1281-1287.
- Mommer L, Visser EJW. 2005. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: A matter of leaf plasticity *Annals of Botany*, **96**: 581-589.
- Mommer L, de Kroon H, Pierik R, *et al* 2005a. A functional comparison of acclimation to shade and submergence in two terrestrial plant species *New Phytologist*, **167**: 197-206.
- Nordström AC, Eliasson L. 1984. Regulation of root formation by auxin-ethylene interaction in pea stem cuttings *Plant Physiology*, **81**: 298-302.
- Pezechki SR. 2001. Wetland plant responses to soil flooding *Environmental and Experimental Botany*, **46**: 299-312.
- Pierik R, Cuppens MLC, Voeselek LACJ, *et al* 2004. Interactions between ethylene and gibberellins in phytochrome-mediated shade avoidance response in tobacco *Plant Physiology*, **136**: 2928-2936.
- Rosenzweig C, Tubiello FN, Goldberg R, *et al* 2002. Increased crop damage in the US from excess precipitation under climate change *Global Environment Change Part A*, **12**: 197-202.
- Rieu I, Cristescu SM, Harren FJM, *et al* 2005. RP-ACS1, a flooding-induced 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene of *Rumex palustris*, is involved in rhythmic ethylene production *Journal of Experimental Botany*, **56**: 841-849.
- Silvertown JW. 1984. Phenotypic variety in seed germination behavior: The ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds *American Naturalist*, **124**: 1-16.
- Smimoff M, Crawford RMM. 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants *Annals of Botany*, **51**: 237-249.
- Sorrell BK, Mendelsohn A, Mckee KL, *et al* 2000. Eco-physiology of wetland plant roots: A modeling comparison of aeration in relation to species distribution *Annals of Botany*, **86**: 675-685.
- Subbaiah CC, Sachs MM. 2003. Molecular and cellular adaptations of maize to flooding stress *Annals of Botany*, **91**: 119-127.
- Trought MCT, Drew MC. 1980. The development of waterlogging damage in wheat seedling (*Triticum aestivum* L.). Shoot and root growth in relation to changes in the concentrations of dissolved gases and solutes in the soil solution *Plant and Soil*, **54**: 77-94.
- van der Sluis AJM, Voeselek LACJ, Blom CWFM, *et al* 1991. The role of ethylene in shoot elongation with respect to survival and seed output of flooded *Rumex maritimus* L. *Functional Ecology*, **5**: 304-313.
- van der Sluis AM, Blom CWFM, van der Steeg HM. 1992. Phenology and seed production in *Chenopodium rubrum*, *Rumex maritimus* and *Rumex palustris* as related to photoperiod in river flood plains *Canadian Journal of Botany*, **70**: 392-400.
- van Wijck C, de Groot CJ, Grillas P. 1992. The effect of anaerobic sediment on the growth of *Potamogeton pectinatus*: The role of organic matter, sulphide, and ferrous iron *Aquatic Botany*, **44**: 31-49.
- Visser EJW, Blom CWFM, Voeselek LACJ. 1996a. Flooding-induced adventitious rooting in *Rumex*; morphology and development in an ecological perspective *Acta Botanica Neerlandica*, **45**: 17-28.
- Visser EJW, Bogemann GM, Blom CWFM, *et al* 1996b. Ethylene accumulation in waterlogged *Rumex* plants promotes formation of adventitious roots *Journal of Experimental Botany*, **47**: 403-410.
- Visser EJW, Bogemann GM, van de Steeg HM, *et al* 2000a. Flooding tolerance of *Carex* species in relation to field distribution and aerenchyma formation *New Phytologist*, **148**: 93-103.
- Visser EJW, Bogemann GM. 2006. Aerenchyma formation in the wetland plant *Juncus effusus* independent of ethylene *New Phytologist*, **171**: 305-314.
- Visser EJW, Colmer TD, Blom CPWM, *et al* 2000b. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma *Plant, Cell and*

- Environment*, **23**: 1237-1245.
- Visser EJW, Heijink CJ, van Hout KJGM, *et al* 1995. Regulatory role of auxin in adventitious root formation in two species of *Rumex* species, differing in their sensitivity to waterlogging. *Physiologia Plantarum*, **93**: 116-122.
- Visser EJW, Nabben RHM, Blom CWJM, *et al* 1997. Elongation by primary lateral roots and adventitious roots during conditions of hypoxia and high ethylene concentrations. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 647-653.
- Visser EJW, Voeselek LACJ. 2004. Acclimation to soil flooding-sensing and signal-transduction. *Plant and Soil*, **254**: 197-214.
- Voeselek LACJ, van der Veen R. 1994. The role of phytohormones in plant stress: Too much or too little water. *Acta Botanica Neerlandica*, **43**: 91-127.
- Voeselek LACJ, Benschop JJ, Cox MCH, *et al* 2003a. Interaction between plant hormones regulate submergence-induced shoot elongation in the flooding tolerant dicot *Rumex palustris*. *Annals of Botany*, **91**: 205-211.
- Voeselek LACJ, Jackson MB, Toebes AHW, *et al* 2003b. De-submergence-induced ethylene production in *Rumex palustris*: Regulation and ecophysiological significance. *Plant Journal*, **33**: 341-352.
- Voeselek LACJ, Rijnders JHGM, Peeters AJM, *et al* 2004. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: From genes to communities. *Ecology*, **85**: 16-27.
- Wanwick NWM, Brock MA. 2003. Plant reproduction in temporary wetlands: The effects of seasonal timing, depth, and duration of flooding. *Aquatic Botany*, **77**: 153-167.
- Weber M, Brande R. 1996. Some aspects of extreme anoxia tolerance of the sweet flag, *Acanus calamus* L. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica*, **31**: 37-46.
- Xie Y, Yu D. 2003. The significance of lateral root in phosphorus (P) acquisition of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Aquatic Botany*, **75**: 311-321.
- Yang Y, Yu D, Li Y, *et al* 2004. Phenotypic plasticity of two submersed plants in response to flooding. *Journal of Freshwater Ecology*, **19**: 69-76.
- Zeng B, Fu TF, Schurr U, *et al* 2006. Different responses of sexual and asexual reproduction of *Anundinella hirta* to flooding. *Frontiers of Biology in China*, **1**: 46-49.

作者简介 罗文泊,男,1978年生,博士研究生。主要从事植物生态生理方面的研究。E-mail: oldluo_0000@sina.com
责任编辑 李凤芹

欢迎订阅 2008年《生态学杂志》

《生态学杂志》(1982年创刊)是由中国生态学学会主办、中国科学院沈阳应用生态研究所承办、科学出版社出版的学术期刊,是全国中文核心期刊,2002年入选中国期刊方阵。读者对象为从事生态学、生物学、地学、农林牧渔、海洋、气象、环保、经济、卫生和城建部门的科研、教学、科技工作者、有关决策部门的科技管理人员和大专院校师生。

本刊主要刊登具有创新性的生态学研究论文以及有关专题的综述和评论,研究方法和新技术的应用,学术讨论与争鸣;国外生态学研究(包括译文,但必须取得原著作权人的授权);国内外学术消息和动态;生态学新书刊介绍等。

《生态学杂志》为A4开本,月刊,144页,每册定价50元,全年600元。国内外公开发行。国内邮发代号:8-161,全国各地邮局均可订阅。如未能在当地邮局订到,可与编辑部直接联系订阅。

地址:化沈阳市文化路72号中国科学院沈阳应用生态研究所转《生态学杂志》编辑部

邮编:110016

电话:024-83970394

传真:024-83970394

E-mail: cje@iae.ac.cn

网址: <http://www.cje.net.cn>