

三峡库区河岸植物野古草(*Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng) 茎通气组织发生对水淹的响应

张小萍, 曾 波*, 陈 婷, 叶小齐, 罗芳丽, 刘 焱

(西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室, 西南大学三峡库区植物生态与资源重庆市重点实验室, 西南大学生命科学学院, 重庆 400715)

摘要:野古草(*Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng)在三峡库区长江及其支流江(河)岸有广泛分布,对水淹有很好的耐受能力。有研究表明许多植物在水淹时通气组织发生增强,通气组织的产生改善了植株通气状况,提高了植物对水淹的抵御能力。为了研究水淹是否会影响野古草的通气组织发生以及野古草通气组织发生对水淹的反应,考察了不同水淹深度、不同水淹时间和不同水淹方式处理时野古草茎中通气组织的发生情况。实验中共设置 3 个水淹深度:不进行水淹(对照)、植株地下部分淹没、植株完全淹没于水下 2m 深处;5 个淹没时间:植株被淹没的时间长度分别为 5、10、20、30d 和 60d;2 种水淹方式:连续水淹和间歇水淹。实验结果表明:(1)在无水淹情况下野古草茎中可以产生通气组织,通气组织产生随植株的生长而增强;水淹加快了野古草通气组织发生的进程,促进了野古草通气组织的提前发生。(2)野古草茎中通气组织并不会因为水淹的时间越长而产生越多,植株通气组织的大小达到一定程度后不再因水淹时间的增长而继续增大。(3)淹没深度对通气组织发生有一定影响,总的看来,地下部分淹没野古草植株的通气组织发生要强于完全淹没植株。(4)不同水淹方式对野古草通气组织发生的影响因水淹深度不同而有差异。在完全淹没情况下,连续水淹植株的通气组织比间歇水淹植株的通气组织发达;在地下部分淹没情况下,除水淹初期外,随水淹时间的延长,连续水淹植株通气组织发生与间歇水淹植株没有差异。

关键词:三峡库区;野古草(*Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng);通气组织;水淹

文章编号:1000-0933(2008)04-1864-08 中图分类号:Q143 文献标识码:A

The effects of flooding on aerenchyma formation in the stem of *Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng, a riparian plant in Three Gorges reservoir area

ZHANG Xiao-Ping, ZENG Bo*, CHEN Ting, YE Xiao-Qi, LUO Fang-Li, LIU Dian

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Key Laboratory of Plant Ecology and Resource Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1864 ~ 1871.

Abstract: *Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng, a graminoid species, distributes extensively at riversides of Yangtze and its tributaries in Three Gorges reservoir area, it is able to tolerate the river flooding every year and develop good plant community at the riversides. Some researchers have demonstrated that some plant species can form aerenchyma when flooding occurs, thereby ameliorating the gas transport within plant and enhancing the tolerance to flooding. To reveal

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30440035, 30500041 和 30770406);国家新世纪优秀人才支持计划资助项目(NCET-06-0773);国家科技支撑计划资助(2006BAC10B01);重庆市科技攻关资助项目(CSTC2007AB7049)

收稿日期:2007-01-31; **修订日期:**2008-01-07

作者简介:张小萍(1974~),女,重庆人,博士,副教授,主要从事植物生物学和细胞生物学研究. E-mail: zxpimmun@swu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bzeng@swu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30440035, 30500041, 30770406), Ministry of Education, China (No. NCET-06-0773), National Key Technology R&D Program of China (No. 2006BAC10B01) and Chongqing Science and Technology Committee (No. CSTC2007AB7049)

Received date: 2007-01-31; **Accepted date:** 2008-01-07

Biography: ZHANG Xiao-Ping, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant biology and cytobiology. E-mail: zxpimmun@swu.edu.cn

whether flooding may affect the aerenchyma formation in *A. anomala* var. *depauperata* and the responses of *A. anomala* var. *depauperata* to different flooding regimes, the aerenchyma formation in the stems of *A. anomala* var. *depauperata* subjected to various water submersion depths, submersion durations, and submersion modes were investigated. In the experiment, 3 submersion depths (non-submersion control, belowground submersion, complete submersion with 2m water depth), 5 submersion durations (5, 10, 20, 30, 60days), 2 submersion modes (continuous submersion and intermittent submersion) were included. It was found in the experiment that: (1) *A. anomala* var. *depauperata* can form aerenchyma in its stem under the condition of non-flooding and the aerenchyma size increased gradually as plant grew. Flooding accelerated the formation of aerenchyma in *A. anomala* var. *depauperata* plants, and advanced the aerenchyma formation in flooded plants. (2) The aerenchyma formation in *A. anomala* var. *depauperata* plants did not continuously increase with the time of submersion, when the aerenchyma reached to a certain size, the aerenchyma formation did not increase though the plants were still flooded. (3) Submersion depth had some effects on the aerenchyma formation of *A. anomala* var. *depauperata*, in general, belowground submerged plants had larger aerenchyma than completely submerged plants. (4) The effects of submersion modes on the aerenchyma formation of *A. anomala* var. *depauperata* were dependent on submersion depth. Under the condition of complete submersion, continuously flooded plants had larger aerenchyma than intermittently flooded plants. However, as to belowground submersion, except at the initial period of flooding, continuously flooded plants did not show any difference in aerenchyma size as compared to intermittently flooded plants.

Key Words: aerenchyma; *Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng; flooding; Three Gorges reservoir area

通气组织是植物体内一些气室或空腔的集合,这些空腔和孔道通常是由皮层细胞在酶的作用下细胞壁破裂、细胞裂解后形成的^[1, 2]。通气组织的存在有助于氧气在植物体内的运输,对降低氧气在植物体内运输和扩散的阻力非常有利^[3, 4]。在通气不畅植物处于缺氧状态时,一些植物具有在其根、茎内形成通气组织的特性以促进氧气的顺利运输,缓解植株的缺氧状态^[5~8]。

野古草(*Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng)是一种在三峡库区长江及其支流江(河)岸有广泛分布的禾草,常生长于沙质和砾石河岸上,能够适应长江及其支流水位变动的江岸环境,对由自然汛期引起的水淹有很好的耐受能力。由于受自然汛期水位不确定性的影响,生长于江岸不同位置的野古草一年之中被江水淹没的时间长短、淹没的深度和被淹没的次数是不同的。处于地势较高位置江岸的植株相对而言被淹没的深度要浅、被淹没的时间要短;同时,由于汛期中江水水位多次涨落的原因,地势较高江岸处生长的野古草植株会经历更多淹没-暴露的过程,而位于地势较低江岸上的植株相对而言在整个汛期中则暴露的时候少而处于被淹状态的时候更多。

当野古草植株被水淹没的时候,光合生产减少,同时,因淹没引起的通气不畅使植株缺氧,处于完全淹没状态下的植株更为明显。缺氧导致的有氧呼吸减弱而无氧呼吸增强使植株对碳水化合物的利用效率降低,植株因光合生产减弱和碳水化合物的大量消耗而更易“饥饿”,这对植株抵御水淹逆境是不利的。可以想象,如果植株的通气状况得到改善,那将有利于抵御水淹逆境。前期研究已经发现野古草具有形成通气组织的特性^[9],并且对水淹具有很好的耐受能力^[10]。那么,是否野古草在水淹发生时为改善植株的通气状况会增强通气组织的形成呢?再有,是否野古草通气组织的发生会因水淹深度、水淹历时和水淹方式的不同而表现出差异呢?

为了明确水淹对野古草通气组织形成的影响,本文考察了不同强度水淹情况下(包括不同水淹深度、不同水淹历时、连续或间歇水淹)野古草通气组织的大小,具体拟回答如下问题:

水淹是否会促进野古草植株体内通气组织的发生?

是否水淹历时长短会对野古草通气组织发生有影响?是否水淹时间越长越有利于野古草通气组织产生?

是否淹没深度对通气组织发生有影响?完全淹没的野古草植株是否比部分淹没植株产生的通气组织

更多?

处于连续淹没状态中的野古草植株是否比处于反复淹没-暴露状态条件下(即间歇淹没)的植株产生的通气组织更多?

1 材料和方法

1.1 实验材料

野古草(*A. anomala* var. *depauperata* Keng)为多年生禾本科野古草属植物,丛生禾草,根系发达。在自然条件下,株高可达 50~60cm,具有一定的耐旱、耐涝和耐瘠薄土壤条件等特点^[11]。该种植物在三峡库区长江和一些支流江岸有广泛分布。

1.2 实验处理方法

2006 年 5 月,从三峡库区嘉陵江江岸采集野古草当年生苗龄一致的分蘖苗,移栽入实验盆中。实验盆大小 25 cm × 15 cm,栽培用土为 4:1(体积比)壤土与腐殖土的混合土。所有野古草植株在西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室实验研究基地内培养,培养期间进行正常供水、除草等常规管理。

2006 年 7 月,对野古草进行水淹处理实验,水淹处理包括 3 个因素(水淹深度、水淹时间、水淹方式)。实验中设置 3 个水淹深度:不进行水淹(对照)、植株地下部分淹没、植株完全淹没于水下 2m 深处;5 个淹没时间:植株被淹没的时间长度分别为 5、10、20、30d 和 60d;两种水淹方式:连续水淹和间歇水淹。在连续水淹处理中,整个淹没期间植株均处于淹没状态;在间歇水淹处理中,整个淹没期间前 30d 植株每淹 2d 出水暴露 1 次(天),后 30d 每淹 10d 出水暴露 1 次(天)。由于出水暴露耗时的原因,同样长度的淹没时间处理间歇水淹实验结束要晚,比如 5、10、60d 的淹没时长处理,连续水淹在第 5 天、10 天、60 天后实验即结束,而间歇水淹需在第 7、14、77 天后实验才结束。实验设置不进行水淹处理的对照,每种处理中的植株重复数量为 6 株(实验总体设计见表 1)。水淹处理实验在西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室实验研究基地中进行。

1.3 通气组织测定及数据分析

在本实验中,通过分析野古草茎中的通气组织来确定水淹对野古草通气组织产生的影响。采用徒手切片法^[12]获得野古草植株茎基部(距根基部约 2cm 处)横切切片,用 Nikon E80i 显微镜观察并运用 ACT-2U 软件和 SimplePCI 软件进行图像捕捉,计算整个茎横切切片总面积($S_{\text{总横切面}}$)和切片中气道(或空腔)即通气组织面积($S_{\text{通气组织}}$)。茎通气组织大小以茎横切面中通气组织面积占整个茎横切面总面积的百分率($100\% \times S_{\text{通气组织}} / S_{\text{总横切面}}$)来度量。

由于实验意外事故,间歇水淹处理中水淹时长 5d 和 10d 处理的数据未能获得,仅有水淹时长 20、30d 和 60d 处理的数据参与数据分析。不同水淹时间、不同水淹深度和不同水淹方式处理野古草的通气组织大小差异采用单因素方差分析和 Duncan 多重比较进行检测。在方差分析时若方差不齐则进行数据变换保证方差齐性。

2 结果

2.1 水淹对通气组织发生的影响

研究表明,在没有水淹的情况下,野古草茎中可以产生通气组织,并且随着植株的生长,茎中通气组织产

表 1 水淹实验设计

Table 1 The design of the whole flooding experiment

水淹方式 Flooding mode	水淹深度 Flooding depth	
非水淹对照 Dontrol		
连续水淹 Continuous submergence	地下部分淹没 Belowground submerged	水下 2m 完全淹没 Fully submerged with 2m water depth
	5d	5d
	10d	10d
	20d	20d
	30d	30d
	60d	60d
间歇水淹 Intermittent submergence	5d	5d
	10d	10d
	20d	20d
	30d	30d
	60d	60d

生越来越多(见表2和图1中对照植株茎中通气组织随时间的变化)。

表2 不同水淹时间处理后野古草茎中通气组织面积占茎横切面积的百分比(mean ± 1SE)

Table 2 The proportion (%) (mean ± 1SE) of aerenchyma area to cross-sectional area of stem of *Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng subjected to flooding of various durations

水淹方式 Flooding mode	水淹时间(d) Flooding duration	水淹深度 Flooding depth		
		对照 Control	地下部分淹没 Belowground submerged	完全淹没 Whole plant submerged
连续水淹 Continuous submergence	5	0.46 ± 0.16 a	1.48 ± 0.13 a	1.65 ± 0.19
	10	0.75 ± 0.23 ab	2.33 ± 0.26 b	1.44 ± 0.25
	20	1.10 ± 0.22 b	2.52 ± 0.25 b	1.50 ± 0.19
	30	1.78 ± 0.15 c	2.20 ± 0.29 ab	2.25 ± 0.37
	60	2.03 ± 0.21 c	1.84 ± 0.32 ab	2.04 ± 0.50
		$p < 0.001$	$p < 0.05$	ns
间歇水淹 Intermittent submergence	20	1.18 ± 0.10 a	1.88 ± 0.19	1.09 ± 0.31
	30	1.64 ± 0.10 ab	2.02 ± 0.10	1.27 ± 0.26
	60	1.78 ± 0.26 b	2.27 ± 0.42	1.01 ± 0.11
		$p < 0.05$	ns	ns

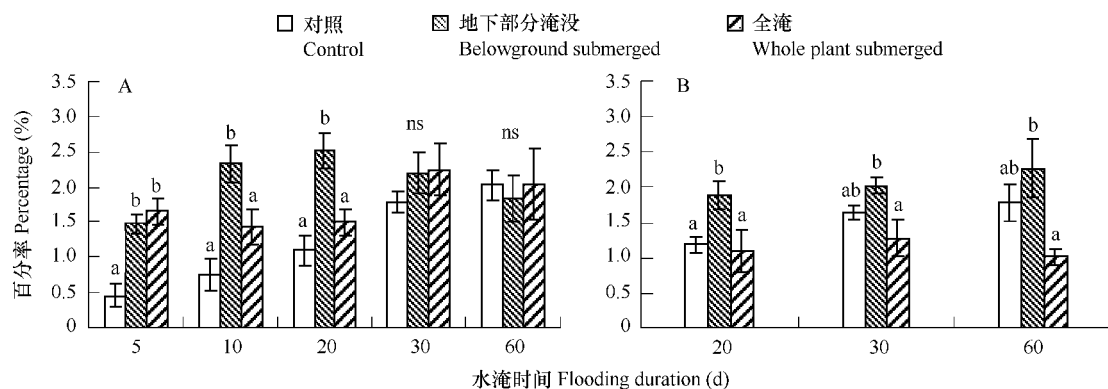


图1 连续水淹(A)与间歇水淹(B)时不同水淹深度处理野古草茎中通气组织大小(± 1SE)

Fig. 1 Magnitude of aerenchyma (mean ± 1SE) in the basal stems of *Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng submerged at various water-depth, when subjected to continuous and intermittent flooding

实验发现,水淹促进野古草通气组织提前发生。在连续水淹情况下,水淹5d后的地下部分淹没植株和完全淹没植株的通气组织比对照植株发达,水淹10d和20d后地下部分淹没植株通气组织比对照植株发达;在水淹60d后,不管是地下部分淹没植株还是完全淹没植株其通气组织大小与对照植株没有差异(图1A)。在间歇水淹情况下,水淹20d后地下部分淹没植株通气组织比对照植株发育更好,水淹60d后无论地下部分淹没植株还是完全淹没植株其通气组织大小与对照植株均无差异(图1B)。

2.2 水淹时间和水淹深度对通气组织发生的影响

从实验结果可以看出,野古草植株通气组织产生并不因水淹时间增多而表现出逐渐增强的趋势。在连续水淹中,地下部分淹没植株从水淹5、10d到20d,随着水淹时间增多通气组织发生逐渐增强,但之后随水淹时间的延长通气组织发生无明显变化(表2、图1A);全淹植株从水淹5d到60d,通气组织发生无明显差异(表2、图1A)。对于间歇水淹处理而言,从水淹20d到60d,不管是地下部分水淹植株还是完全水淹植株,通气组织发生在不同水淹时间处理之间都没有明显差异(表2、图1B)。

水淹深度对野古草通气组织发生的影响与水淹方式有一定关系。在间歇水淹情况下,地下部分水淹植株的通气组织发生比完全淹没植株更为明显(图1B);在连续水淹情况下,由于水淹前期地下部分水淹植株的通气组织产生更快,所以在10、20d水淹后地下部分水淹植株的通气组织产生比完全淹没植株更多,在30d和

60d 水淹后,地下部分水淹植株与完全水淹植株的通气组织大小没有差异(图 1A)。

2.3 水淹方式对通气组织发生的影响

在本实验中,对野古草采用了连续水淹和间歇水淹两种方式的处理。在植株地下部分水淹的情况下,20d 连续水淹后植株的通气组织比 20d 间歇水淹后植株发生更多,但在 30、60d 处理后,连续水淹与间歇水淹植株的通气组织发生没有明显差异(图 2A)。在完全淹没的情况下,随着水淹时间的延长,连续水淹植株的通气组织发生比间歇水淹植株多(图 2B)。

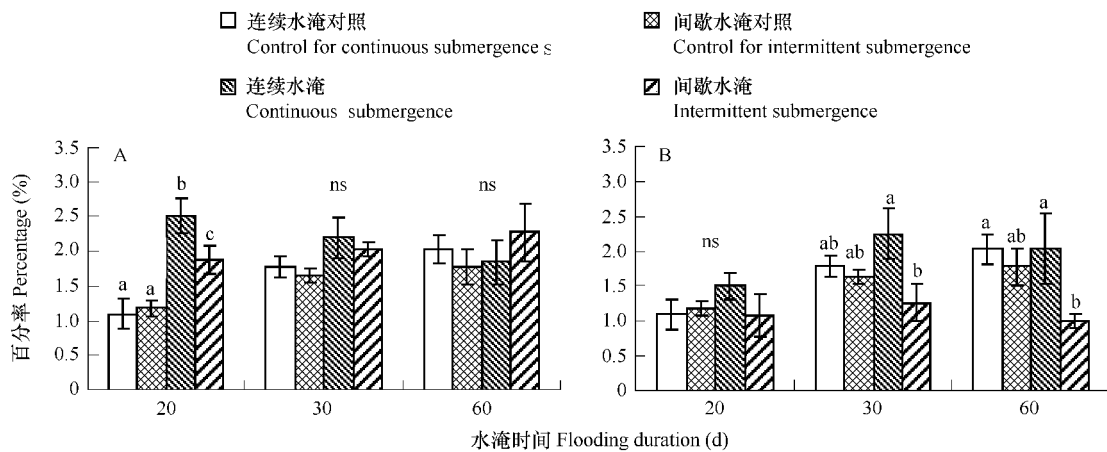


图 2 地下部分淹没植株(A)与整株完全淹没植株(B)在不同水淹方式处理野古草茎中通气组织大小($\pm 1SE$)

Fig. 2 Magnitude of aerenchyma (mean $\pm 1SE$) in the basal stems of belowground-submerged (A) and whole-plant submerged (B) *Arundinella anomala* var. *depauperata* Keng subjected to continuous and intermittent flooding

3 讨论

对众多的植物特别是陆生植物而言,水淹是一种严重的环境胁迫,对植物的生长和生存影响很大^[13~16]。在水淹情况下,由于部分或全部叶组织没入水中,植株光合生产会降低;同时,水淹使植株处于缺氧或无氧状态,导致植物对营养物质的利用效率降低,营养物质消耗增大。许多研究表明,耐淹植物对水淹环境具有很多适应机制^[17~24],产生通气组织改善植株的通气条件以提高植物的水淹耐受能力是其中一种重要的适应机制^[23,25,26]。

研究发现,野古草具有产生通气组织的特性,即使没有水淹,通气组织也会因植株生长而逐渐增多并达到相对稳定的大小,这一点从未受水淹的对照植株随时间的推移通气组织大小逐渐增大,但第 30d 和第 60d 后的通气组织大小无差异就可以说明(表 2)。既然野古草本来就具有产生通气组织的特性,那么水淹对野古草的通气组织产生是否有影响呢?从实验结果可以看出,水淹对野古草通气组织的产生是有影响的,它加快了野古草通气组织发生的进程,使野古草原本要生长到一定阶段之后才能达到的通气组织大小在水淹发生后的较短时间内就可以达到,也就是说,水淹促进了野古草通气组织的提前发生。从实验结果来看,连续水淹 5d 后,不管是地下部分淹没植株还是全淹植株,其通气组织均比未淹对照植株发达,在连续水淹 10d 和 20d 后这一现象在地下部分淹没植株中仍然存在。但是,在连续水淹 30d 和 60d 后,不管是地下部分淹没植株还是全淹植株,其通气组织与未淹对照植株均无差异(图 1A)。就间歇水淹植株而言,在间歇水淹 20d 后,也可以看见地下部分淹没植株的通气组织比未淹对照植株发达,但在 30d 和 60d 后却没有差异(图 1B)。而间歇全淹植株从 20d 开始就与对照植株没有差异(图 1B),很有可能在全淹情况下,早在 20d 之前植株的通气组织已经提前形成了。实际上,这一点从连续全淹植株的通气组织发生上已经表现出来:连续全淹植株水淹 5d 后通气组织发生就已达到一较高的水平,此后,随着水淹时间延长,通气组织发生没有明显增加(表 2,图 1A)。

野古草具有形成通气组织的能力,但其通气组织的形成不是无限的,通气组织的大小达到一定程度后就不会再继续增大了。由于水淹只是促进了野古草通气组织的提前形成,使其更早地达到通气组织可以达到的

最大值,因此,野古草的通气组织并不会因为水淹时间越长而产生越多(图 1)。通过本实验研究,可以作出这样的推测:野古草植株的年龄大小可能会在很大程度上影响通气组织形成对水淹的响应。由于野古草大龄植株的通气组织比幼龄植株发达,其通气组织大小已经达到较高的水平(从对照植株通气组织随时间的推移而增大可见(表 2)),因此水淹对野古草幼龄植株通气组织形成的促进作用可能会大于对大龄植株通气组织形成的促进,换言之,在水淹发生时,幼龄野古草植株可能能够更多地得益于通气组织发生增强对耐淹能力的促进而大龄野古草植株得益不多,因为大龄植株的通气组织发生继续增大的余地相对小得多。关于这一点,值得开展进一步的研究来加以论证。

已有学者研究证明,在通气组织的形成中,乙烯发挥了重要作用^[2, 27~29],乙烯浓度越高,越有利于通气组织形成^[30, 31]。通气组织的产生是因为皮层细胞破裂崩解后形成的,此过程与木葡聚糖内转移糖苷酶(xyloglucan endo-transglycosylase)的作用有关,而此酶基因的转录表达受乙烯的影响^[32, 33]。在缺氧条件下,乙烯的前体物 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)的产生增多,ACC 在氧参与的情况下形成乙烯^[34, 35]。乙烯的产生既需要缺氧的环境条件,同时也需要有一定氧的存在。因此可以推断,缺氧程度的大小对乙烯的产生以及与之相关的通气组织发生可能会有影响:当氧极度缺乏时,ACC 合成正常,但其会因为氧的缺乏而难以形成乙烯,从而导致在极度缺氧的情况下通气组织的发生受到阻碍;当氧缺乏但不是极度缺乏时,ACC 产生不会受到阻碍,乙烯能够正常产生,通气组织的发生可以进行。在本实验中,对野古草植株进行了植株地下部分淹没和植株完全淹没至水下 2m 的处理。明显地,尽管都处于缺氧状态,ACC 可能都能正常产生,但全淹植株缺氧程度比地下部分淹没植株缺氧程度要高很多,乙烯产生相对比地下部分淹没植株少,因此,实验结果表现出在很多情况下地下部分淹没植株的通气组织发生比全淹植株更为明显(图 1)。

在本实验中,对野古草进行了连续水淹和间歇水淹两种方式的水淹处理,实验结果表明连续水淹并不一定比间歇水淹更能促进通气组织的发生,具体情况因水淹深度不同而有差异。当植株仅地下部分受淹时,由于植株地上部分一直暴露于空气中,间歇水淹与连续水淹对植株通气状况的影响差别不是很大,在水淹初期连续水淹比间歇水淹导致植株缺氧更多一些的情况会随水淹时间的延长而逐渐减弱,这一点从连续水淹 20d 后植株的通气组织大于间歇水淹 20d 后植株,但连续水淹 30d 和 60d 后的通气组织与间歇水淹 30d 和 60d 后相比并无差异可以看出(图 2A)。当植株完全淹没时,情况就与植株地下部分淹没时不同了。在完全淹没时,连续水淹趋向于使植株产生更多的通气组织,实验结果中从水淹 20d 到 60d 随着水淹时间延长连续水淹植株通气组织逐渐大于间歇水淹植株就可以说明此点。值得注意的是,在本实验研究中,尽管在间歇水淹中植株有短暂时间的出水暴露,但似乎此短暂的出水暴露并未在一定程度上改善植株的缺氧状况,从而增进乙烯的产生以促进通气组织发生。本实验中间歇水淹处理植株每次出水暴露时间只有 1d,如果增长间歇水淹处理中植株出水暴露的时间以改善植株缺氧状况,那么是否有可能间歇水淹植株的通气组织发生会大于连续水淹植株呢?此问题有待于以后进一步的实验研究来加以回答。

通过本实验研究,就水淹对野古草通气组织发生的影响可以得出如下结论:(1)水淹可以促进野古草通气组织的提前发生;由于通气组织发生的数量是有限度的,因而野古草通气组织产生并不因为水淹时间越长而越多。(2)相对而言,地下部分淹没植株比完全淹没植株更有利于通气组织的产生,连续淹没情况下通气组织发生比间歇淹没相对要多一些;水淹深度和水淹方式对野古草通气组织发生的影响具有相互作用。

References:

- [1] Fan M S, Zhang F S. Aerenchyma formation in plant and its physiological and ecological significance. *Plant Physiology Communications*, 2002, 38 (6): 615—618.
- [2] Wang W Q, Zhang F S. The physiological and molecular mechanism of adaptation to anaerobiosis in higher plants. *Plant Physiology Communications*, 2001, 37(1): 63—70.
- [3] Colmer T D. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deep-water rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*, 2003, 91: 301—309.

- [4] Shiba H, Daimon H. Histological observation of secondary aerenchyma formed immediately after flooding in *Sesbania cannabina* and *S. rostrata*. *Plant and Soil*, 2003, 255: 209—215.
- [5] Thomson C J, Armstrong W, Waters I, *et al.* Aerenchyma formation and associated oxygen movement in seminal and nodal roots of wheat. *Plant, Cell and Environment*, 1990, 13: 395—403.
- [6] Zhang Y M, Liu X T, Sun C Z, *et al.* Study on ecological anatomy of vegetative organs of *Phragmites australis* in Sanjiang Plain. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2003, 25(2): 161—163.
- [7] Chu J H, Gao C G, Zhu Q G, *et al.* A contrast anatomy study of nutrient organs of three types of hydrophyte. *Songliao Journal (Natural Science Edition)*, 2001, 2: 47—49.
- [8] McDonald M P, Galwey N W, Colmer T D. Similarity and diversity in adventitious root anatomy as related to root aeration among a range of wetland and dryland grass species. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 441—451.
- [9] Chen T, Zeng B, Luo F L, *et al.* Effects of exogenous ethylene and α -naphthalene acetic acid on aerenchyma formation in the stem of two riparian plant species *Arundinella anomala* Steud. and *Salix variegata* Franch. in Three Gorges reservoir region of China. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(5): 919—922.
- [10] Luo F L, Wang L, Zeng B, *et al.* Photosynthetic responses of the riparian plant *Arundinella anomala* Steud. in Three Gorges reservoir region as affected by simulated flooding. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11): 3602—3609.
- [11] Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences. *Iconographia Cormophytorum Sinicorum*. Tomus V. Beijing: Science Press, 1976. 154.
- [12] Wang M S, Sun M, Bai Z C. *Experimental Guidance of Structural Botany*. Chongqing: The Southwest Normal University Publishing House, 2003. 4—5, 15—16.
- [13] Walls R L, Wardrop D H, Brooks R P. The impact of experimental sedimentation and flooding on the growth and germination of floodplain trees. *Plant Ecology*, 2005, 176: 203—213.
- [14] Stewart J R. Net photosynthesis and growth of three novel woody species under water stress: *Calycanthus occidentalis*, *Fraxinus anomala*, and *Pinckneya pubens*. *Hortscience*, 2007, 42(6): 1341—1345.
- [15] Lusk J M, Reekie E G. The effect of growing season length and water level fluctuations on growth and survival of two rare and at risk Atlantic Coastal Plain flora species, *Coreopsis rosea* and *Hydrocotyle umbellata*. *Canadian Journal of Botany*, 2007, 85(2): 119—131.
- [16] Dawe C E, Reekie E G. The effects of flooding regime on the rare Atlantic coastal plain species *Hydrocotyle umbellata*. *Canadian Journal of Botany*, 2007, 85(2): 167—174.
- [17] Visser E J W, Blom C W P M, Voesenek L A C J. Flooding-induced adventitious rooting in *Rumex*: morphology and development in an ecological perspective. *Acta Botanica Neerlandica*, 1996, 45: 17—28.
- [18] Rijnders J G H M, Barendse G W M, Blom C W P M, *et al.* The contrasting role of auxin in submergence-induced petiole elongation in two species from frequently flooded wetlands. *Physiologia Plantarum*, 1996, 96: 467—473.
- [19] Voesenek L A C J, Blom C W P M. Stimulated shoot elongation: a mechanism of semi-aquatic plants to avoid submergence stress. In: Lerner H R ed. *Plant Responses to Environmental Stresses: from Phytohormones to Genome Reorganization*. New York: Marcel Dekker, 1999.
- [20] Cox M C H, Millenaar F F, van de Jong B Y E M, *et al.* Plant movement. Submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris* depends on hyponastic growth. *Plant Physiology*, 2003, 132: 282—291.
- [21] Groeneveld H W, Voesenek L A C J. Submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris* is controlled by developmental stage and storage compounds. *Plant and Soil*, 2003, 253: 115—203.
- [22] Mommer L, Visser E J W. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. *Annals of Botany*, 2005, 96: 581—589.
- [23] Mommer L, Pons T L, Wolters-Arts M, *et al.* Submergence-induced morphological, anatomical and biochemical responses in a terrestrial species affect gas diffusion resistance and photosynthetic performance. *Plant Physiology*, 2005, 139: 497—508.
- [24] Mommer L, Pons T L, Visser E J W. Photosynthetic consequences of phenotypic plasticity in response to submergence: *Rumex palustris* as a case study. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57: 283—290.
- [25] Aschi-Smiti S, Cha bi W, Brouquisse R, *et al.* Assessment of enzyme induction and aerenchyma formation as mechanisms for flooding tolerance in *Trifolium subterraneum* Park'. *Annals of Botany*, 2003, 91: 195—204.
- [26] Laan P, Berrevoets M J, Lythe S, *et al.* Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. *Journal of Ecology*, 1989, 77: 693—703.
- [27] Bragina T V, Rodionova N A, Grinjeva G M. Ethylene production and activation of hydrolytic enzymes during acclimation of maize seedlings to partial flooding. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2003, 6: 886—890.
- [28] Justin S H F W, Armstrong W. Evidence for the involvement of ethylene in aerenchyma formation and adventitious root of rice. *New Phytologist*,

1991, 118: 49—62.

- [29] Wang G H, Wang H, Huang J C. Ethylene induced formation of maize cortex Aerenchyma is involved to Programmed Cell Death. *Journal of Central China Normal University*, 2000, 34(4): 463—467.
- [30] Clark L H, Harris W H. Observations on the root anatomy of rice (*Oryza sativa* L). *American Journal of Botany*, 1981, 68: 154—161.
- [31] Jackson M B, Fenning T M, Drew M C, *et al.* Stimulation of ethylene production and gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. by small partial pressures of oxygen. *Planta*, 1985, 165: 486—492.
- [32] Saab I N, Sachs M N. A flooding-induced xyloglucan endo-transglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. *Plant Physiology*, 1996, 112: 385—391.
- [33] Wu Y J, Cosgrove D J. Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 1543—1553.
- [34] Zhao K F. Adaptation of the plants in the waterlogging. *Bulletin of Biology*, 2003, 38(12): 11—14.
- [35] Pan R C. *Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 2004. 186—188.

参考文献:

- [1] 樊明寿, 张福锁. 植物通气组织的形成过程和生理生态学意义. *植物生理学通讯*, 2002, 38(6): 615~618.
- [2] 王文泉, 张福锁. 高等植物厌氧适应的生理及分子机制. *植物生理学通讯*, 2001, 37(1): 63~70.
- [6] 张友民, 刘兴土, 张长占, 等. 三江平原芦苇营养器官的生态解剖学研究. *吉林农业大学学报*, 2003, 25(2): 161~163.
- [7] 初敬华, 高晨光, 朱秋广, 等. 三种水生植物营养器官的比较解剖学研究. *松辽学刊(自然科学版)*, 2001, 2: 47~49.
- [9] 陈婷, 曾波, 罗芳丽, 等. 外源乙烯和 α -萘乙酸对三峡库区岸生植物野古草和秋华柳茎通气组织形成的影响. *植物生态学报*, 2007, 31(5): 919~922.
- [10] 罗芳丽, 王玲, 曾波, 等. 三峡库区岸生植物野古草(*Arundinella anomala* Steud.) 光合作用对水淹的响应. *生态学报*, 2006, 26(11): 3602~3609.
- [11] 中国科学院北京植物研究所. *中国高等植物图鉴* V. 北京: 科学出版社, 1976. 154.
- [12] 王明书, 孙敏, 白志川主编. *结构植物学实验指导*. 重庆: 西南师范大学出版社, 2003. 4~5, 15~16.
- [29] 王高鸿, 王辉, 黄久常. 乙烯利诱导玉米根皮层通气组织的形成与程序化细胞死亡的关系. *华中师范大学学报*, 2000, 34(4): 463~467.
- [34] 赵可夫. 植物对水涝胁迫的适应. *生物学通讯*, 2003, 38(12): 11~14.
- [35] 潘瑞炽. *植物生理学*. 北京: 高等教育出版社, 2004. 186~188.