

三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应

谭淑端^{1,2,3}, 朱明勇^{1,3}, 党海山¹, 王 勇¹, 张全发^{1,*}

(1. 中国科学院武汉植物园, 湖北 武汉 430074; 2. 湖南农业大学生物科学技术学院, 湖南 长沙 410128;

3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:选取三峡库区自然消落带野生狗牙根(XC)和非消落带野生狗牙根(FC)为研究对象,采用三重复裂区设计试验,主区为两品种,副区为6个不同深度水淹处理(0,1,2,5,10m和15m),分析了各处理植株几种酶活性和碳水化合物含量的变化情况。结果显示:①不同生境狗牙根受深淹胁迫后,丙二醛(MDA)都呈递增趋势,表明狗牙根在深淹胁迫下受到了不同程度的膜脂过氧化伤害,且随胁迫程度的增加受伤害增大。②超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、谷胱甘肽还原酶(GR)活性和醇脱氢酶(ADH)活性较对照都有所增加;XC处理POD和SOD的最大值出现在5m深水淹处理,而FC出现在2m深处理,且XC 5米深淹处理GR值较对照和其他处理明显大;各受淹处理地下茎可溶性糖含量和淀粉含量都保持在较高水平。③从抗氧化酶活性和ADH活性的变化规律,以及淹水胁迫下植株的能量代谢情况,初步得出XC与FC都具有一定的耐淹性,且XC较FC具更耐深淹的能力,表明狗牙根作为禾本科植物遗传上具有一定的耐淹性,自然消落带狗牙根因长期生长于水淹胁迫环境,耐淹能力得到了进一步强化。从狗牙根对深淹胁迫的生理响应上,证明狗牙根是宜用于三峡水库消落带植被恢复的物种。

关键词:深淹;狗牙根;抗氧化酶;碳水化合物含量

文章编号:1000-0933(2009)07-3685-07 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Physiological responses of Bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) to deep submergence stress in the Three Gorges Reservoir Area

TAN Shu-Duan^{1,2,3}, ZHU Ming-Yong^{1,3}, DANG Hai-Shan¹, WANG Yong¹, ZHANG Quan-Fa^{1,*}

1 Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074 China

2 College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128 China

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049 China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3685 ~ 3691.

Abstract: A submergence experiment was conducted on Bermudagrasses originally distributed in the water-level-fluctuation zone (XC) and non-water-level-fluctuation zone (FC) of the Three Gorges Reservoir Area. Six treatments with respective submerged depth of 0, 1, 2, 5, 10, 15m were carried out to investigate the physiological responses of Bermudagrasses. The results indicated that: ①Malondialdehyde (MDA) content increased significantly with the increase of submergence depth, indicating that Bermudagrass suffered the damage of membrane lipid peroxidation under the submergence condition;. ②The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxide (POD), glutathione reductase (GR) and alcohol dehydrogenase (ADH) in the roots of Bermudagrass were higher than that of un-submerged control. The maximum of POD, SOD and GR activities of XC appeared at 5 meters in submergence depth, and FC at 2 meters. There were relative higher soluble sugar and starch contents by the submergence treatment. ③Bermudagrasses originally growing in the natural water-level-fluctuation zone (XC) could endure much deeper submergence than FC by the characteristics of antioxidative enzymatic activities, ADH activity and energy metabolism. The results implies that Bermudagrass has submergence-tolerant instinct, and the submergence-tolerant ability of XC was strengthened by the long-time periodic submergence in its natural habitats.

基金项目:国务院三峡建设委员会资助项目(SX2008-005)

收稿日期:2008-04-08; 修订日期:2008-12-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qzhang@wbgeas.cn

Bermudagrass could be a promising species for revegetation of the water-level-fluctuation zone in the Three Gorges Reservoir Area.

Key Words: deep submergence; *Cynodon dactylon* (L.) Pers.; antioxidative enzyme; carbohydrate content

三峡工程是当今世界最大的水利工程,竣工后将形成一座长 600 余 km,最宽处达 2km,面积达 1 万 km² 的峡谷型水库。根据水库“蓄清排浊”的运行方案,三峡水库将在库区形成一个最高水位 175m、最低水位 145m,垂直落差达 30m 的消落带。消落带内原陆地生境迅速变为冬水夏陆交替型生境,绝大多数种类植物因难以适应生境的变化而死亡,从而严重影响库区生态环境和三峡水库的安全运行。通过人工构建植被是改善消落带生态环境的重要措施之一。目前,一些研究找出了适宜于不同水淹深度生长的本土物种^[1-6]。原生长于三峡库区自然消落带的狗牙根(*Cynodon dactylon* (L.) Pers.)被认为是宜用于水库消落带植被恢复的物种之一^[6]。

淹水胁迫对植物的危害主要是由于水分过多所诱导的次生胁迫如低氧或缺氧造成的^[7-9]。据观察,狗牙根能耐深淹主要是其在休眠状态下能保持活力,且植株随水库水位次年的逐渐下降,露出水面后能迅速恢复生长,并且其生活史与未来水库水位运行节律比较一致。但到目前为止,有关狗牙根耐淹机理方面的研究国内外从未见报道。本研究以原生长于三峡地区自然消落带的狗牙根(XC)和非消落带的狗牙根(FC)为研究对象,经过不同深度的水淹处理后,对其抗氧化酶活性和碳水化合物含量的变化情况进行研究,比较不同生境生长狗牙根不同深度水淹胁迫后抗氧化酶活性和碳水化合物含量及其变化,了解并比较其耐淹能力;试图论证狗牙根是遗传上具耐淹性还是仅自然消落带狗牙根因适应自然水位涨落而形成的独有特性。

1 材料和方法

1.1 试验材料与地点

狗牙根(*Cynodon dactylon* (L.) Pers)属禾本科狗牙根属多年生草本植物^[10]。我国黄河以南各省区有野生分布,在长江及其支流江岸都有广泛的分布。根系发达,具根状茎及匍匐枝,耐瘠薄土壤,耐粗放管理,是极好的水土保持物种。

于 2007 年 8 月 24 日选取三峡库区自然消落带生长的野生狗牙根(中国科学院武汉植物园秭归三峡消落带研究试验基地提供)与非消落带生长的野生狗牙根(三峡库区秭归兰陵溪 175m 水位以上采集)当年生分蘖苗作为研究对象。将采集的生长基本一致的 XC 和 FC 植株分蘖苗分别移栽入塑料桶中,桶中央内径为 30cm,高 15cm,桶内土层厚度 12cm,桶底钻孔。土壤基质采用三峡库区兰陵溪岸边的砂壤土。

研究地点为湖北宜昌秭归兰陵溪,地处长江上游下段的三峡河谷地带,经度 110°54',纬度 30°52',属鄂西南山区。该地属亚热带季风气候,年平均气温大于等于 10 度的活动积温为 5723.6℃,年最冷月平均温度为 6.5℃,年无霜期为 306d,降雨量为 1000mm 左右,空气相对湿度 72%,年日照时数 1631.5h。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

于 2007 年 10 月 17 日将所有盆栽植株置于三峡水库支流兰陵溪进行水淹处理,未淹对照于当地自然条件下生长。试验采用三重复完全随机的裂区设计。主区为两品种(XC 和 FC),副区为 6 个水深处理。即于三峡库区开始蓄水的十月份分别进行如下深淹处理:0(即未淹对照),1,2,5,10,15m。淹水时间为 41d,于 2007 年 11 月 27 日取样。

1.2.2 样品分析与指标测定方法

取样时小心把植株和栽培土从塑料桶中取出,轻柔洗净根上的土,把植株根剪断并用蒸馏水冲洗 3 遍,立即放入冰盒中带回实验室,放到 -70℃ 的冷冻冰箱中储藏备用。植株地下根茎洗净后带回实验室烘干以备非结构性碳水化合物含量的测定。

丙二醛(MDA)含量测定 采用硫代巴比妥酸法^[11],含量单位为 $\mu\text{g/gfw}$ 。

超氧化物歧化酶(SOD)活性测定 采用氮蓝四唑比色法^[11],酶活性单位为 U/gfw 。

过氧化物酶(POD)活性测定 采用愈创木酚法^[11],酶活性单位为 $\Delta\text{OD}_{470}/(\text{gfw} \cdot \text{min})$ 。

谷胱甘肽还原酶(GR)和乙醇脱氢酶(ADH)采用南京建成生物工程研究所提供的试剂盒进行测定,GR单位为 nmol/gfw ;ADH 酶活用在 37°C 条件下,每克样品每分钟催化产生 100nmol 产物的酶量定义为一个酶活力单位(U)。

可溶性糖和淀粉采用苯酚硫酸法进行测定^[12],单位为 mg/gfw 。

以上指标测定每处理重复 3 次。

1.2.3 数据统计分析

试验数据采用 Excel 处理,再用 SPSS13.0 进行两因素完全随机设计的方差分析及 LSD 多重比较。

2 结果

2.1 不同深度水淹胁迫对狗牙根 MDA 含量的影响

不同处理 MDA 含量的变化(图 1):随水淹深度的增加,XC 和 FC 的 MDA 含量呈递增趋势;方差分析的结果表明同生境的狗牙根不同水淹深度处理间差异显著($F = 22.138, P < 0.01$);不同生境生长的狗牙根同一水淹深度的 MDA 含量差异不显著($F = 3.355, P > 0.05$)。此外,10m 和 15m 深水淹处理 MDA 含量较前 3 个水淹深度处理大幅增加。

2.2 不同深度水淹胁迫对狗牙根抗氧化酶活性和 ADH 活性的影响

表 1 分析结果表明 SOD 活性和 GR 活性随淹水深度的不同呈显著性差异。POD 和 ADH 活性没有因淹水处理不同表现出显著性差异。不同生境狗牙根之间 4 个所测指标都没有表现出显著性差异。

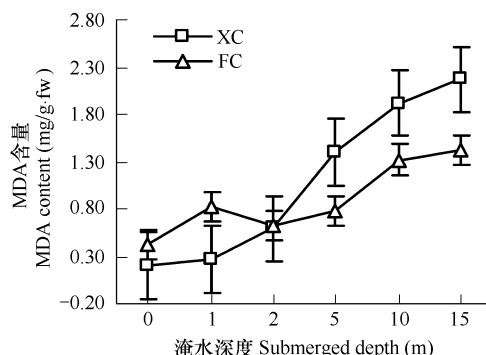


图 1 不同水淹胁迫对 MDA 含量的影响(平均值 $\pm$ 标准误)

Fig. 1 The effect of different submergence stress on MDA content (mean $\pm$ SE)

表 1 不同淹水深度和品种 POD、SOD、GR、ADH 活性的方差分析结果

Table 1 ANOVA of submerged depth and variety for POD, SOD, GR, ADH activities

变异来源 Source of variance	P-value			
	POD 活性 POD activity	SOD 活性 SOD activity	GR 活性 GR activity	ADH 活性 ADH activity
水淹深度 Submerged depth	0.421 NS	0.027 *	0.028 *	0.687 NS
品种 Variety	0.171 NS	0.07 NS	0.098 NS	0.554 NS

NS:无显著性差异 non-significant difference; * $P < 0.05$

不同水淹深度处理 XC 的 POD 活性较对照都有所增加,在 5m 深淹水胁迫下表现出最大值。而 FC 的 POD 活性较对照增加不明显,其最大值出现在 2m 深淹水处理(图 2)。XC 和 FC 的 SOD 活性较未淹对照呈明显递增趋势,且各自的最大值出现的淹水深度与最大的 POD 值出现的相一致(图 3)。XC 5m 深淹水处理 GR 值较未淹对照增加非常明显,其他处理植株与对照相比仅稍有增加(图 4)。

不同水淹深度处理 ADH 活性较未淹对照都有所增加(图 5)。XC 的 ADH 活性从 0m 到 10m 水淹处理之间呈明显的递增趋势,10m 深淹水处理 ADH 活性最大,15m 水淹处理较 10m 水淹处理 ADH 活性开始下降。不同水淹处理 FC 的 ADH 活性没有 XC 的有规律,其最大值出现在 5m 深淹水处理。

2.3 不同深度水淹胁迫对狗牙根碳水化合物含量的影响

从图 6 可以看出,未淹对照植株地下茎可溶性糖含量较所有的淹水处理植株高。方差分析表明同一生境不同深度水淹处理间可溶性糖含量呈显著差异。XC 不同深度处理之间的 $F = 11.274, P < 0.01$;FC 不同深度

处理之间的 $F = 6.439, P < 0.01$ 。不同生境狗牙根相同水淹处理之间可溶性糖含量比较没有显著差异 ($F = 0, P > 0.05$)。XC 的 1, 2, 5m 处理淀粉含量较未淹对照呈递减趋势, 但 10m 和 15m 深淹处理淀粉含量较对照还高。FC 各处理淀粉含量随淹水深度的递增呈递减趋势。各受淹处理可溶性糖含量和淀粉含量与对照比都保持在较高的水平。

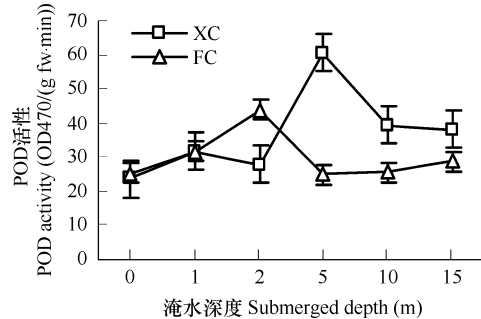


图2 不同水淹胁迫对 POD 活性的影响(平均值 ± 标准误)

Fig. 2 The effect of different submergence stress on POD activity (mean ± SE)

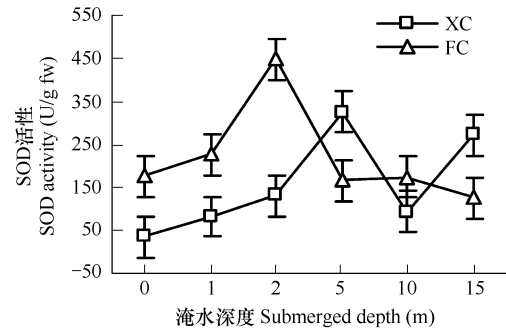


图3 不同水淹胁迫对 SOD 活性的影响(平均值 ± 标准误)

Fig. 3 The effect of different submergence stress on SOD activity (mean ± SE)

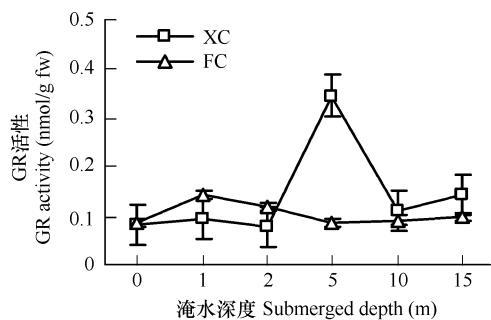


图4 不同淹水胁迫对 GR 活性的影响(平均值 ± 标准误)

Fig. 4 The effect of different submergence stress on GR activity (mean ± SE)

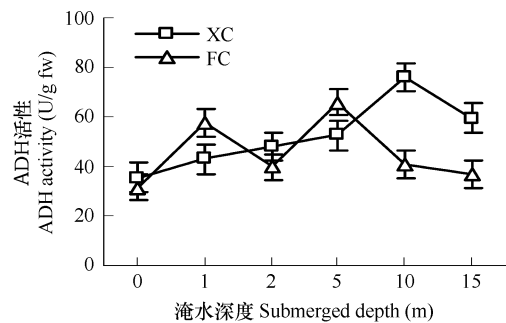


图5 不同淹水胁迫对 ADH 活性的影响(平均值 ± 标准误)

Fig. 5 The effect of different submergence stress on ADH activity (mean ± SE)

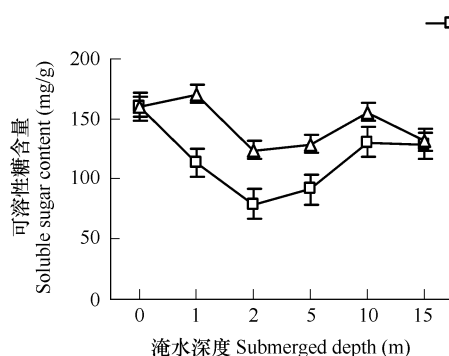
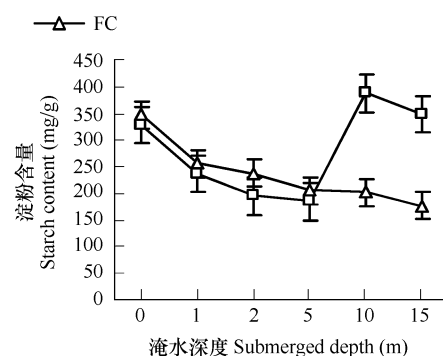


图6 不同水淹胁迫对碳水化合物含量的影响(平均值 ± 标准误)

Fig. 6 The effect of different submergence stress on carbohydrate content (mean ± SE)



3 讨论

深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^[13]。合适电子受体的缺乏会导致还原型辅酶Ⅱ的积累,三磷酸腺苷(ATP)产生量和碳水化合物贮量减少(主要是糖类储量的减少)^[13];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($O_2^{\cdot-}$)、单线态氧($\cdot O_2$)、羟氧基($\cdot OH$)和过氧化氢(H_2O_2)等并在细胞内积聚^[14,15];根系内产生并积累的大量活性氧引发膜脂过氧化作用,MDA 是其产物之一,通常将其作为脂质过氧化指标,用于表明细胞膜脂过氧化程度和植物对逆境胁迫反应的强弱。狗牙根受不同深度的水淹胁迫后较未淹对照,其 MDA 含量明显增加,表明深淹对狗牙根产生了一定程度的伤害,并且 MDA 的含量随胁迫程度的增加而增加;但相同水淹深度下,XC 与 FC 相比较 MDA 含量没有显著差异,表明原生长于不同生境的狗牙根受胁迫的程度相同(图 1)。

植物对厌氧胁迫的适应主要包括两种方式:忍耐厌氧胁迫和逃避厌氧胁迫^[16]。植株逃避厌氧胁迫的主要方式包括根茎内通气组织的形成、茎和叶偏向上生长以及通过叶或皮孔供氧等;忍耐厌氧胁迫主要通过降低代谢速率、改变代谢途径和移除体内的有毒代谢产物(主要是活性氧自由基)等来实现^[16]。为抵御淹水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^[14],从而减轻淹水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。它是超氧阴离子自由基($O_2^{\cdot-}$)的主要清除剂,能将 $O_2^{\cdot-}$ 转化成 H_2O_2 和 O_2 ;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^[17]。大量研究已表明,抗氧化酶和代谢物质含量的升高,如 SOD、POD、GR、CAT 等对水稻^[7,13,18],烟草^[19],玉米^[20],甘薯^[21],小麦^[22],大豆^[23],树木^[24]等受不同程度淹水胁迫后的存活非常重要。本研究结果表明受深淹胁迫的植株狗牙根较未淹对照,SOD、POD 和 GR 活性都表现出了不同程度的增加。由于植株的耐淹能力随基因型、淹水状态(淹水深度)和淹水环境(包括浊度,氧和二氧化碳浓度,温度和 pH)等的不同而不同^[25];此外,由于植株产生抗氧化酶抵御厌氧胁迫的能力是有限的,并不能随着胁迫的增强而无限度的增大,因而淹水植株抗氧化酶活没有严格的随着淹水深度的增加、厌氧胁迫程度的增大而增大。本研究相同水淹深度处理不同生境狗牙根之间的抗氧化酶活性比较时,其淹水状态和淹水环境是基本相同的,但 XC 的 POD 和 SOD 活性的最大值都出现在 5m 深淹水处理,而 FC 的出现在 2m 深处理,且 XC 5m 深处理 GR 值较对照和其他处理明显大,因此,从淹水植株抗氧化酶活性及其变化,可以初步得出 XC 与 FC 都具有一定的耐淹性,且 XC 较 FC 具有更耐深淹的能力。

淹水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^[16],根系脱氢酶系统在防止其对植物的毒害作用方面起到了至关重要的作用^[7,13]。Aschi-smiti 等的研究表明厌氧条件下三叶草(*Trifolium subterraneum* L.) ADH 酶活性较含氧量正常条件下的高^[8]。Zaidi 等试验结果表明在所有研究的玉米(*Zea mays* L.)基因型中,ADH 酶活性都随着厌氧胁迫的增加而明显增大^[26]。本研究中不同淹水胁迫下狗牙根的根系脱氢酶 ADH 活性较对照都有明显增加;XC 的 ADH 酶活随着淹水深度的增加、淹水胁迫的增大而增大,此结果与前人研究结果基本一致;但 FC 的 ADH 酶活最大值出现在 5m 深处理,然后随着水淹深度的增加、胁迫程度的增大呈下降趋势,说明 XC 在抵抗厌氧胁迫下酸毒症的能力方面较 FC 的大;也从狗牙根对厌氧产物的代谢能力方面说明 XC 较 FC 具有更耐深淹的能力(图 5)。

深淹对植物的胁迫作用相对于浅淹而言更为严峻,导致植株根系严重缺氧,植株有氧呼吸途径几乎被中断,植物维持活力的能源主要靠厌氧代谢途径,如通过氧化磷酸化、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^[16]。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^[13]。葡萄糖、果糖、蔗糖等可溶性糖通常是植物体内碳水化合物运输和利用的主要形式,而淀粉则是植物的主要储存物质。因此,水淹胁迫下植物的能量消耗情况可由碳水化合物(可溶性糖和淀粉)的含量变化表现出来。研究表明同一生境不同深度淹水处理间可溶性糖含量呈显著差异,且不同生境狗牙根随淹水深度的递增可溶性糖含量呈下降趋势,表明狗牙根在深淹胁迫下体内的可溶性糖消耗量大于产生量。两不同生境狗牙根相同水淹处理之间可溶性糖含量之间没有显著差异。但从图 6 可以很明显的看出 XC 的 10m 和 15m 深处理,其淀粉含量较其他处理明显增大。关于这一点,是否是由于 XC 植株在受到一定程度的淹水胁迫后会进一步降低代谢速率,减少能耗、增加储能,以维持自身的生命力呢?此问题有待于进一步的实验研究来加以回答。总而言之,长期淹水胁迫后,各处理植株可溶性糖含量和淀粉含量都保持在较高的水平,这对植株经受长期深淹胁迫后的存活和恢复生长非常重要,也从能量代谢方面证明了狗牙根具有较强的耐淹能力。

4 结论

(1) 自然消落带与非消落带狗牙根受不同程度的深淹胁迫后,MDA 都呈递增趋势,说明狗牙根在不同的深淹胁迫条件下受到了不同程度的膜脂过氧化伤害,且随胁迫程度的增加受伤害的程度增大。

(2) 相同生境狗牙根 SOD 和 GR 活性随淹水深度的不同呈显著性差异,POD 和 ADH 活性没有因淹水处理不同表现出显著性差异;不同生境狗牙根相同水淹深度处理比较 4 个所测酶活指标都没有表现出显著性差异。两生境狗牙根各受淹处理地下茎可溶性糖含量和淀粉含量与对照相比都保持着较高的含量。因此,从抗氧化酶活性和 ADH 活性的变化规律,以及淹水胁迫下植株的能量代谢情况,得出自然消落带狗牙根和非消落带狗牙根都具有较强的耐淹性,且自然消落带狗牙根较非消落带狗牙根具有更耐深淹的能力;表明狗牙根作为禾本科植物遗传上具有耐淹性,自然消落带狗牙根因长期生长于水淹胁迫环境,耐淹能力得到了进一步强化。

(3) 从狗牙根对深淹胁迫的生理响应上,证明狗牙根是宜用于三峡水库消落带植被恢复的优良物种。但关于狗牙根能耐深淹的形态和分子方面的适应机理有待深入研究。

References:

- [1] 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.
- [2] Li C X, Zhong Z C. Photosynthetic physio-response of *Glyptostrobus pensilis* seedlings to mimic soil water changes in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir Area. *Journal of Beijing Forestry University*, 2007, 29(3): 23–28.
- [3] Luo F L, Zeng B, Chen T, *et al.* Response to simulated flooding of photosynthesis and growth of riparian plant *Salix Variegata* in the Three Gorges Reservoir Region of China. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(5): 910–918.
- [4] Li C X, Zhong Z C. Simulative study on photosynthetic physio-response of *Taxodium ascendens* seedlings of soil water changes in the hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir Area. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2005, 29(6): 712–716.
- [5] Li C X, Zhong Z C. Comparative studies on photosynthetic characteristics of *Taxodium distichum* and *Taxodium ascendens* seedlings under simulated soil water change in the hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir area. *Scientia Silvae Sinica*, 2005, 41(6): 28–34.
- [6] Wang Y, Liu Y F, Liu S B, Hong H W. Vegetation reconstruction in the water-level-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(5): 513–522.
- [7] Boamfa E I, Ram P C, Jackson M B, Harren F J M. Dynamic aspects of alcoholic fermentation of rice seedlings in response to anaerobiosis and to complete submergence: relationship to submergence tolerance. *Annals of Botany*, 2003, 91: 279–290.
- [8] Aschi-smiti S, Chaibi 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.
- [9] Kuan-Hung R L, Chia-Cheng W, Hsiao-Feng L, Jen-Tzu C. Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions. *Plant Science*, 2004, 167: 355–365.
- [10] Botany Institute of Chinese Academy of Science. *Flora of China* (electronic edition). Beijing: Science Press, 2005. 82.
- [11] Zhang Z L, Qu W J. *Experimental instruction of Plant physiology*. Beijing: Higher Education Press, 2002.

- [12] Li R L. Biochemistry experiment. Wuhan: Wuhan University Press, 1998. 21—22.
- [13] Debabrata P, Sharma S G, Sarkar R K. Chlorophyll II fluorescence parameters, CO_2 photosynthetic rate and regeneration capacity as a result of complete submergence and subsequent re-emergence in rice (*Oryza sativa* L.). Aquatic Botany, 2008, 88: 127—133.
- [14] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. Annals of Botany, 2003, 91: 179—194.
- [15] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science, 2002, 7(9): 405—410.
- [16] Crawford R M M, Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(295): 145—159.
- [17] Peters J L, Castillo F J, Heath R H. Alteration of extracellular enzymes in pinto bean leaves upon exposure to air pollution, ozone and sulfur dioxide. Plant Physiology, 1989, 89: 159—164.
- [18] Ushimaru T, Shibasaki M, Tsuji H. Development of O_2^- detoxification system during adaptation to air of submerged rice seedlings. Plant and Cell Physiology, 1992, 33: 1065—1071.
- [19] Hurng W P, Kao C H. Lipid peroxidation and antioxidative enzymes in senescing tobacco leaves following flooding. Plant Science, 1994, 96: 41—44.
- [20] Yan B, Dai Q. Flood-induced membrane damage, lipid oxidation and activated oxygen generation on orn leaves. Plant Soil, 1996, 179: 261—268.
- [21] HWang S Y, Lo H F, Shao C K, Chen L F. Changes in antioxidative enzyme activities in two leafy vegetable sweet potato cultivars subjected to waterlogged conditions. J. Chin. Soc. Hortic. Sci, 2000, 46: 287—296.
- [22] Bienelt S, Keetman U, Albrecht G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. Plant Physiology, 1998, 116: 651—658.
- [23] Van Taai T T, Bolles C S. Postanoxic injury in soybean (*Glycine max*) seedlings. Plant Physiology, 1991, 97: 588—592.
- [24] Foyer C H, Souriau N, Perret S, Lelandsis M, et al. Overexpression of glutathione reductase but not glutathione synthetase leads to increases in antioxidant capacity and resistance to photoinhibition in poplar trees. Plant Physiology, 1995, 109: 1047—1057.
- [25] Ram P C, Singh B B, Singh A K, et al. Physiological basis of submergence tolerance in rainfed lowland rice: prospects for germplasm improvement through marker aided breeding. Field Crops Research, 2002, 76: 131—152.
- [26] Zaidi P H, Rafique S, Singh N N. Response of maize (*Zea mays* L.) genotypes to excess soil moisture stress: morpho-physiological effects and basis of tolerance. European Journal of Agronomy, 2003, 19: 383—399.

参考文献:

- [1] 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.
- [2] 李昌晓, 钟章成. 模拟三峡库区消落带土壤水分变化条件下水松幼苗的光合生理响应. 北京林业大学学报, 2007, 29(3): 23—28.
- [3] 罗芳丽, 曾波, 陈婷, 等. 三峡库区岸生植物秋华柳对水淹的光合和生长响应. 植物生态学报, 2007, 31(5): 910—918.
- [4] 李昌晓, 钟章成. 三峡库区消落带土壤水分变化条件下池杉幼苗光合生理响应的模拟研究. 水生生物学报, 2005, 29(6): 712—716.
- [5] 李昌晓, 钟章成. 模拟三峡库区消落带土壤水分变化条件下落羽杉与池杉幼苗的光合特性比较. 林业科学, 2005, 41(6): 28—34.
- [6] 王勇, 刘义飞, 刘松柏, 黄宏文. 三峡库区消落带植被重建. 植物学通报, 2005, 22(5): 513—522.
- [10] 中国科学院植物研究所. 中国植物志(电子版). 北京: 科学出版社, 2005. 82.
- [11] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2002.
- [12] 李如亮. 生物化学实验. 武汉: 武汉大学出版社, 1998. 21—22.