

植物耐湿性研究进展

刘林艳, 吕长平, 成明亮, 莫宁捷
(湖南农业大学园艺园林学院, 长沙 410128)

摘要: 综述了植物水分逆境下湿害的起因, 湿害对植物的影响, 植物耐湿机制以及耐湿的遗传改良等方面的研究进展, 并提出和讨论了有关该领域有待进一步开展的研究工作。
关键词: 植物; 湿害; 耐湿性
中图分类号: S311 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-2767(2008)02-0135-04

Research Progress on Waterlogging Resistance in Plant

LIU Lin-yan, LÜ Chang-ping, CHENG Ming-liang, MO Ning-jie
(Horticulture and Landscape College of Hunan Agricultural University, Changsha 410128)

Abstract: The present paper summarized waterlogging researches in terms of reasons, detrimental effects, tolerant mechanism, genetic improvement and evaluating criteria in plants. Some suggestions in this field were also pointed out.
Key words: plant; waterlogging damage; waterlogging resistance

水分状况是决定植物分布及其生产水平的主要非生物因子。虽然植物的耐湿性不如抗旱性那么重要,但在世界湿润地区、半干旱地区湿害是农业生产中的一个严重问题^[1]。在我国长江中下游地区,由于湿害逆境造成农产品减产的现象屡见不鲜。在实践中,人们已经从栽培学角度提出一整套防御湿害的措施并取得了一定成效。有些学者从生物学角度揭示湿害发生的过程,明确了耐湿性的遗传差异,并在耐湿性遗传改良方面也进行了研究^[2]。

从整个研究的范围来看,对禾本科、茄科、豆科、葫芦科、旋花科、锦葵科、十字花科、菊科等农作物的耐湿性研究较多,已取得一定进展,但对观赏园艺植物的耐湿性的研究开展较少。虽然不同植物的生物学特性和形态特征各异,但在耐湿性方面可能有某些共性或相似之处。因此,针对农作物的耐湿性研究进行综述,为系统、深入地研究观赏园艺植物的耐湿性机理和遗传改良提供有益借鉴。

1 湿害及其产生原因

湿害是指土壤水分达到饱和时造成嫌气环境,

因氧气亏缺改变了植株的代谢,对植株正常生长发育所产生的危害^[3]。

湿害首先起因于土壤供氧能力的下降,氧气的不足可直接影响根系生命活动的正常进行。除此之外,无氧呼吸产生的乙醇以及土壤还原性的增强造成大量的有毒物质产生和积累,对根系产生严重毒害作用,导致根系功能障碍,吸水吸肥能力下降,吸收功能受阻,引起地上部水肥供应的不足,植株蒸腾速率下降,体内矿质元素含量降低,甚至产生饥饿^[4]。湿害的另一个重要原因是营养元素和必需的中间代谢产物从根部淋失。

2 湿害对植物的影响

2.1 小生态环境的改变

湿害可导致土壤生态系统失调,如水分过多、氧气偏少、土温降低、养分流失或有效性改变等。植物受湿害后,首先根部缺氧(多数作物根系的缺氧胁迫浓度为0.5%~2.0%),继而土壤厌氧微生物代谢活跃,产生多级次生胁迫,包括还原毒物积累、离子胁迫以及气体胁迫(CO₂、乙烯、甲烷过多)等^[5]。湿害还可导致田间小气候的改变,如相对湿度上升,导致植株徒长、倒伏、群体透光通气不良,继而诱发病害^[1]。

2.2 湿害敏感期

作物受湿害的程度与品种基因型、胁迫的生育

收稿日期: 2007-10-23
基金项目: 湖南省教育厅资助项目(99B028)
第一作者简介: 刘林艳(1982-),女,在读硕士,从事观赏植物抗性生理研究。Tel: 13548532454; E-mail: linlin.first@yahoo.com.cn。
通讯作者: 吕长平, E-mail: changpinglv@sina.com。

期与时间长短、土壤类型及其他环境条件有关^[9]。花生对湿害反应的敏感期被认为是生育前期和后期,或荚果充实期^[7]。大豆生殖生长早期比营养生长早期对湿害更敏感^[8]。其他作物湿害的敏感期表现为:芝麻立苗期、开花至结荚始期;麦类拔节至灌浆期;玉米在4叶期^[9]。

2.3 营养生理

湿害导致土壤氧化还原电势(Eh)下降,养分有效性随之改变。当Eh小于0.33V时,土壤溶液中氧分子消失;当Eh小于0.20V时,则氮大量损失,硫、锌、铜的有效性下降,可溶性钾和钙的总量减少,但磷、硅、铁、锰的有效性提高。许多试验表明,生长在湿性土壤或其它缺氧介质中的禾本科植物地上部组织钾、氮、磷含量显著下降,锌、钙、镁受影响较小,而钠、锰、铁、铜的含量升高^[5,10]。大麦受湿害后出现黄化症状,其外因是缺氧,内因是氮素缺乏,与有机酸、离子毒害等关系不明显,只要增施氮肥即可缓解受湿害症状。

豆科植物营养状况对湿害的反应与禾本科植物差异较大,如大豆受湿害后,叶片中氮、钾、镁、锌、铜的含量大幅度降低,钙、磷略有下降,特别富集锰、铁,而钠差异较小。耐性品种比不耐品种的锌含量高得多,其次是氮、镁、钠、锰、钾含量较高,磷、铁差异较小,而铜、钙较低。豆科植物的氮素营养较之禾本科植物尤其具有特异性,即前者可依靠共生的根瘤菌固氮,氮素营养效率较高^[11]。

2.4 光合作用和蒸腾作用

植物受渍后,不耐湿植物的光合速率迅速下降。渍水初期光合作用下降的原因主要是气孔关闭,CO₂扩散的气孔阻力增加;随渍水时间的延长,羧化酶活性逐渐降低,叶绿素含量下降,叶片早衰和脱落。土壤渍水不仅降低光合速率,光合产物的运输也有所减慢^[12]。渍水条件下净光合速率与产量的变化呈显著正相关,可作为耐渍性选择指标。但有报道:水渍并不减少木榄和秋茄的光合色素含量^[13]。渍水下,植物光呼吸酶活性受影响,光呼吸加强。水分胁迫下光呼吸具有特殊的防止光抑制作用,通过CO₂循环有效耗散过剩能量,从而保护植物在逆境下的光抑制。

在番茄植株上进行的根系、叶片水分生理和土壤水溶液中CO₂、O₂分压同步测定结果认为,在根系缺O₂条件下,化学信使如ABA(脱落酸)、乙烯、ACC(乙烯的前体)等激素可能在促使气孔关闭或减缓叶片的展开方面起作用。因为在渍水的最初几个小时,根系输水力下降,妨碍根系输水力与气孔导度、蒸腾速率的同步性,继而叶片水势暂时下降^[14]。

然而,这不足以促使气孔关闭或减缓叶片展开,另一些在减缓气孔关闭方面显示活性并分布在叶片非原生质体-共质体的物质如NO₃⁻和H⁺的含量变化值得考虑。

2.5 植物激素及生长调控

在湿害对植物激素的影响和机制方面,目前仅对乙烯的研究较清楚。湿害引起植株体内乙烯含量增加,一是由于本身产生的乙烯在湿害时难于扩散出去,二是湿害时土壤也积累乙烯,并经过根系进入植物体。地上部乙烯的增加包括由根部向上迁移部分和地上部自身合成部分,后者增加的机理可能是在无氧状态下,根部产生的乙烯前体ACC经木质部的蒸腾流向上输导,从而促进乙烯合成^[5]。

植物经短时间浸湿处理后,地上部乙烯含量增加,可抑制IAA(吲哚乙酸)向茎运移,减慢IAA由地上部运往根部,因而IAA在地上部累积,而长时间渍水处理后死亡或正在死亡的根组织很可能产生IAA,从而使整个植株IAA含量增加。植物遭受湿害逆境时内源激素ABA含量也增加,以增强抗逆性,其中根部ABA经木质部运往地上部。也曾发现种子浸泡期间ABA含量的降低,花生种子也是如此。根是GA₃(赤霉素)和KT(激动素)合成的主要场所,渍水可直接抑制其合成^[5]。

3 植物耐湿性的机制

3.1 形态解剖适应性

一般植物长期渍水,细胞排列变疏松,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^[6]。这些变化可能与植物体改善氧运输有关。湿生植物如水稻等一般缺乏对厌氧生活的代谢性适应力,但具有贯通根和茎叶的通气组织,其他禾本科旱作物在低O₂时也诱导产生该类组织^[5]。一些耐湿的陆生植物在受淹条件下,也可在茎、根的皮肤中产生大量的融生或裂生性通气组织,不定根与茎叶的空腔和细胞间隙相通,形成O₂向体内扩散的途径^[15]。玉米和高粱等禾本科C₄作物,在旺盛生长期还能形成气根组织。

通气组织的形成机理可能是植物受湿害后,体内乙烯大量合成,刺激纤维素酶活性提高,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。据测定,在皮孔增生处和新形成的不定根处都有大量乙烯释放。湿害诱导形成的新根或不定根,可以吸收水分和矿质养分,皮孔增生则有助于逆境下的气体交换排除体内毒素^[1,5]。

3.2 生理生化适应性

3.2.1 渗透调节 据报道,在多种胁迫条件下植物积累脯氨酸(Pro),Pro 除作为渗透调节剂以外,也可作为能量库、N 素储存剂、羟基清除剂、保持酶系和细胞结构稳定的兼容性溶质。Pro 积累的原因主要是线粒体内电子传递受阻,湿害使线粒体的正常活动受影响,导致 Pro 的积累^[5]。小麦水渍处理后,耐性品种的 Pro 含量上升幅度较大。虽然 Pro 合成酶基因已经转入到烟草中,转基因植株的 Pro 含量在干旱胁迫下比对照提高 10~18 倍,耐性明显提高,但在水渍胁迫下,过量表达 Pro 的转基因烟草植株叶片的渗透势反而降低了,这与绝大多数植物的结果不符。因此,对于 Pro 过度表达与植物水分胁迫耐性的关系,尚待进一步论证。

3.2.2 生化适应性 植物对湿害的适应性主要体现在呼吸途径上,目前还不清楚湿地植物耐渍水的生化代谢机制。有人假设缺氧时植物的 TCA 循环(三羧酸循环)受到抑制,这时耐淹植物糖酵解的终产物是苹果酸,非耐淹植物的终产物是酒精。通常认为,苹果酸对厌氧呼吸细胞是无毒的,而酒精是有毒的。但实际和理论上均难以接受上述假设,因为当终产物是苹果酸时,糖酵解途径未产生净 ATP(三磷酸腺苷),并缺乏酒精积累至有毒浓度的证据^[5]。

乙醇发酵是植物根系在短期渍水环境中主要的无氧呼吸途径和短期产能方式。乙醇脱氢酶(ADH)是乙醇发酵的主导酶,ADH 属于厌氧诱导蛋白,其活性在渍水后短期升高有利于植物供应能量,但对底物的利用效率似乎很低,且长期积累乙醇可导致细胞伤害,引起细胞原生质膜半透性的破坏。棉花不耐渍,据认为是因为厌氧呼吸的 2 种主要酶 ADH 和丙酮酸脱羧酶(PDC)含量过低之故,即使短期渍水,也无法满足能量供应^[15]。

植物适应湿害的其他可能生化机制有:(1)储备碳水化合物。如海生蔗草属等耐缺氧植物在缺氧时根茎中储备了大量的碳水化合物^[5]。但很难以此解释忍耐问题,因为形态相似的灯心草属同样积累碳水化合物,却在缺氧时死亡。(2)碳水化合物(淀粉、糖类)的高储备和高消耗。耐淹水稻品种在淹水前储备大量的碳水化合物,在淹水期消耗的碳水化合物也多,以维持生命力^[16]。同样地,小麦叶、茎、胚根和不定根中的非结构性碳水化合物在湿害后成倍累积,排湿后又降低。(3)磷酸戊糖途径。在忍耐缺氧的 *Oryzicola* 的胚芽鞘中,糖酵解的磷酸戊糖途径同有氧条件下一样活跃,为结构化合物的合成提供了重要的中间产物。(4)硝酸盐呼吸。前

面提到供应氮素如硝酸盐即可缓解湿涝症状。值得注意的是,某些厌氧微生物利用 NO_3^- 替代 O_2 作为电子受体,因而有人认为高等植物根中也可能存在硝酸盐呼吸(降解还原)途径。充分供应 NO_3^- 可以激活硝酸还原酶(NR),与乙醛乙醇的还原过程竞争 NADH,从而减少了酒精积累,避免潜在毒害。因此, NO_3^- 既是氮源又是强氧化剂,对湿害胁迫的缓解起着双重作用^[5]。

3.2.3 活性氧自由基伤害 渍水等逆境能诱导植物产生过量的活性氧自由基,使细胞衰老和死亡。据研究,耐淹水稻品种根系活力强,具有较高的吸收环境中 O_2 的能力,相应地,抗氧化酶活性高,可避免活性氧伤害^[17],产生的丙二醛(MDA)、乙醛含量也较低。耐淹品种的另一种抗氧化酶—抗坏血酸氧化酶(AAO),在水稻淹水和排水后活性低且下降幅度大,使活性氧清除剂抗坏血酸(ASA)保持优势水平,克服淹水毒害^[5]。小麦湿害后 SOD(超氧化物歧化酶)、POD(过氧化物酶)和 CAT(过氧化氢酶)活性、根系活力、叶片叶绿素含量均下降,而 MDA 上升,上述指标的变化幅度均以耐湿品种较不耐湿品种为小^[18]。由此表明,抗氧化酶的活性增加,能有效地清除活性氧自由基,减轻对细胞膜的伤害。

4 植物耐湿性的遗传改良和评价

4.1 遗传改良

作物基因型间存在耐湿性差异,使得其改良有了可能。大豆基因型的耐湿性存在广泛差异,其产量差异接近 1 倍。在禾本科作物中,根据耐湿性差异,可将小麦品种资源划分为耐湿型、中间型和不耐湿型^[5]。在一些作物上已经实现了耐湿性基因的导入和表达:(1)导入活性氧清除酶类等综合抗逆基因。将来自烟草的 *Mn-SODcDNA* 导入苜蓿中,转基因植株叶片受到的伤害减轻 2~3 倍,产量和存活率明显提高,类似的还有 *Fe/Zn-SOD* 基因的转移和表达。(2)导入编码氧结合蛋白的专一耐湿基因。最初在豆科植物根瘤中发现的植物血红蛋白是一种氧结合蛋白,可促进氧的扩散和传输。将一种细菌的血红蛋白基因 *VHb* 导入烟草,在缺氧和低氧的条件下,转基因植株与对照比较,发芽时间减少一半,生长 35 d 后干重增加 1 倍^[19]。这显然与总叶绿素增加 30%~40% 有关,而叶绿素的增加可能系因 *VHb* 的表达为叶绿素合成提供了必要的氧^[5]。(3)导入编码厌氧诱导蛋白基因 *Adh1* 和 *Adh2* (二者不连锁)。据研究,缺氧诱导的 ADH 是由基因 *Adh1* 和 *Adh2* 编码的,目前已经弄清其基因序列结构,并在棉花等作物中得到 cDNA 植株。(4)耐湿

基因标记。从大豆高耐涝性亲本中已经鉴定出耐湿基因标记 Sat-064, 该标记可用于选育优良的耐涝品种, 而不需要在田间测试大量植株^[20]。

4.2 评价指标

综合前人对作物耐湿性的评价, 采用的直观形态指标有种子发芽状况、叶片绿色稳定性、不定根的发育程度、存活率、恢复力、生长量、产量等, 间接的指标主要有解剖结构(单位面积茎的气隙百分率、横切面发育特征)、生理生化代谢(根系泌氧力、K⁺和 NO₃⁻ 含量、保护酶系和厌氧呼吸酶系的活性、硝酸还原酶活性 NR、质膜透性、胁迫期间光合与呼吸强度、碳氮水平等)。由于植物耐湿性机制的复杂性, 单个形态、生理指标有局限性, 因此必须综合分析植物形态、生长或生理代谢等方面的变化, 并最终从基因水平上加以确认, 才能科学评价植物的耐湿性。

5 结语

湿害是植物生长过程中的主要非生物胁迫因子之一, 为系统深入地了解植物耐湿性的机理, 有必要在以下几方面开展研究: (1) 建立植物耐湿性的鉴定方法。这些指标涉及到各种水平, 包括直观的形态解剖特征、稳定的生理生化特性和确切的基因标记等。(2)不同植物品种耐湿性基因型的鉴定筛选。(3)研究不同基因型植物品种的耐湿性机制, 包括形态解剖机制、代谢机制、营养、激素、有毒产物等生理生化基础。(4)不同植物耐湿性基因的遗传行为及耐湿性生态育种。(5)植物湿害管理。高效而系统的调控研究应该包括排灌设计、土壤耕作、品种选择、营养和化学调节以及相应的病害管理等。

参考文献:

[1] 欧阳惠. 水旱灾害学[M] . 北京: 气象出版社, 2001.

[2] Culati J M L, Lenka D, Jena S N. Root growth of groundnut (Arachis hypogaea L.) as influenced by irrigation schedules under different water table conditions[J] . Indian Journal of Agricultural Science, 2000, 70(2): 122-124.

[3] 周广生, 朱旭彤. 湿害后小麦生理变化与品种耐湿性的关系[J] . 中国农业科学, 2002, 35(7): 777-783.

[4] 曹铨, 蔡士宾. 国内外麦类作物耐湿性研究性[J] . 国外农学, 1996, 6(11): 48-49.

[5] 张福锁. 环境胁迫与植物营养[M] . 北京: 北京农业大学出版社, 1993.

[6] Choi B H, Lee J T, Chung K U. Influence of flooding time and duration on yield components and seed yield in growing groundnut (Arachis hypogaea L.)[J] . Research Report of the Rural Development Administration, Crops, Korea Republic, 2000, 28: 175-179.

[7] Bishnoi N R, Krishnamoorthy H N. Effect of waterlogging and gibberellic acid on growth and yield of peanut (Arachis hypogaea L.)[J] . Indian Journal of Plant Physiology, 1995, 38(1): 45-47.

[8] Scott H D, Angule J D. Flood duration effects on soybean growth and yield[J] . Agronomy Journal, 1989, 81: 631-636.

[9] Hassan A A, Karim N N, Sarkar A A, et al. Effects of waterlogging on growth and yield of summer grown sesame (Sesamum indicum)[J] . Indian J. of Agricultural Sci., 2001, 71(4): 271-272.

[10] Neog B, Gogoi N, Baruah K K. Morpho physiological changes associated with aterlogging in rice (Oryza sativa)[J] . Indian Journal of Agricultural Sciences, 2002, 72(7): 404-407.

[11] Seong R C, Kim J G, Nelson C J. Dry matter accumulation and leaf mineral contents as affected by excessive soil water in soybean[J] . Korean J. of Crop Science, 1999, 44(2): 129-133.

[12] 李金才, 董琦, 余叔文. 不同生育期根际土壤淹水对小麦品种光合作用影响[J] . 作物学报, 2001, 74(2): 434-442.

[13] 叶勇, 卢昌义, 谭凤仪. 木槿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, 12(10): 16-19.

[14] 董登峰, 骆炳山, 陈大清. 小麦苗期和孕穗期涝渍的某些生理特性比较研究[J] . 广西农大学学报, 1998, 17(4): 351-355.

[15] 蔡艾君. 棉苗耐湿性鉴定及其与气象因子的关系[J] . 湖北农业科学, 2004, 6(4): 7-9.

[16] Das K K, Sarkar R K. Post flood changes on the status of chlorophyll, carbohydrate and nitrogen content and its association with submergence tolerance in rice [J] . Plant Archives, 2001, 1(1/2): 15-19.

[17] Sarkar R K, Das S, Ravi I. Changes in certain antioxidative enzymes and growth parameters as a result of complete submergence and subsequent re-aeration of rice cultivars differing in submergence tolerance[J] . J. Agronomy & Crop Science, 2001, 187: 69-74.

[18] 周苏玖, 王晨阳, 张重义, 等. 土壤渍水对冬小麦根系生长及营养代谢的影响[J] . 作物学报, 2006, 27(5): 674-679.

[19] Holmberg N, Bulow L. Advance on enhance plant abiological stress tolerance by transgene [J] . Trend in Plant. Science, 1998, 3(2): 61-66.

[20] Vantoi T T, Martin S K S, Chase S K, et al. Identification of a QTL associated with tolerance of soybean to soil waterlogging [J] . Irrigation and Drainage, 2000, 12: 18.

