

文章编号: 1001-1498(2001)02-0215-08

# 木本植物抗涝性研究进展

卓仁英, 陈益泰

(中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

**摘要:** 从植物形态结构、生理生化反应和分子生物学出发, 阐述了国内外木本植物抗涝性研究的进展。在涝渍条件下植物形态结构、高生长和生物量积累变化明显, 光合作用、酶促防御系统、呼吸代谢等生理反应也有相应变化。在此基础上总结了抗涝性评价指标以及抗涝性品种选育研究概况以及抗涝性育种的主要方法, 提出了抗涝性育种中存在的问题以及今后的发展趋势。

**关键词:** 木本植物; 抗涝性; 遗传育种

**中图分类号:** S722 3<sup>+</sup>6      **文献标识码:** A

我国拥有 1.8 万 km 的海岸线, 众多河流和面积广阔的大型湖泊, 形成了数千万公顷高水位的低湿地、季节性积水地, 且每年还有增加之势。这些低湿地大部分处于荒芜或半荒芜状态, 由于现有种植材料抗涝性较差而无法利用。我国长江、黄河等流域由于生态环境恶化, 洪涝灾害频繁发生, 造成巨大的经济损失。在湖河源头地区植树造林, 改善生态环境, 培育强抗涝性种植材料是解决我国涝渍土地利用和沿海、沿江地带洪涝灾害问题的根本途径。

国内外对林木抗涝性重视不足, 多数研究主要针对耐涝性树种选择, 而有关林木抗涝性机理、抗涝性选择指标的研究较少。近年来由于世界各国环境恶化, 洪涝灾害频繁发生, 林木抗涝性研究得以加强。对涝渍胁迫下林木的形态、生长和生理代谢反应研究表明, 不同树种、种源和无性系间抗涝性有显著差异, 抗涝性品种选择是可行的。鉴于抗涝性育种的重要性, 本文就国内外有关研究进行了整理和总结, 以供我国林木抗涝性机理研究和抗涝性品种培育参考。

## 1 涝渍胁迫对植物的危害

水涝胁迫主要限制光合作用与有氧呼吸, 而促进无氧呼吸, 也有一些植物在水涝胁迫下光合本身并不改变, 但光合产物输出受阻, 因产物抑制而降低了光合速率。淹水除了造成土壤缺 O<sub>2</sub> 外, 对植物还有“水套作用”, 引起植物体无氧呼吸, 产生乙醇等有毒中间产物, 从而使植物发生某些适应性变化, 如促进叶片衰老、脱落, 茎直径增加, 通气组织形成, 产生不定根等, 其本质是淹水引起生长素和乙烯相互作用, 引起植物体各部分生长变化<sup>[1]</sup>。

收稿日期: 2000-06-26

基金项目: “九五”国家攻关专题“长江中下游防护林植物材料选育与培育技术研究”(96-007-02-07)的部分内容

作者简介: 卓仁英(1969-), 男, 福建莆田人, 博士研究生

木本植物种子发芽和形态建成受涝渍胁迫影响较大,且因树种和淹水时间而异。如将舒马栎(*Quercus shumardii* Buckl.)种子置于水中 6~24 h 后,种子发芽率明显下降,种子内含水量越高,伤害程度越大,种子发芽率受影响似乎与离子渗漏有关<sup>[2]</sup>。

水涝引起植物形态结构发生明显的变化:基茎明显变粗,皮孔肥胖,茎基部形成不定根;植物体新叶形成受阻,叶片发红、变黄,并加快脱落。淹水条件下,植物体生长减慢,叶片减少,叶面积急剧下降。在涝渍胁迫处理 39 d 后,美洲榆(*Ulmus americana* L.)高生长降为对照的 1/5<sup>[3]</sup>;正常环境中纸皮桦(*Betula papyrifera* Marsh.)在生长季节新叶迅速形成并扩展,而涝渍胁迫下,新叶形成受抑制,老叶加快脱落,使植株总叶面积减少,树高、形成层、根系生长减缓或停止,甚至死亡<sup>[4]</sup>。试验还发现涝渍胁迫使植物体原有的初生根系大量死亡,在水面的茎基部形成大量的不定根或气生根。赤桉(*Eucalyptus camaldulensis* Dehu.)在淹水情况下分枝减少,并形成一些白色不定根;而美洲榆则产生两种不定根,一种是密而多分枝的,另一种是疏而无分枝的,前者通常深入土壤并靠近茎,后者常漂浮在水面<sup>[5]</sup>。同时可以观察到,一些植物体茎基部皮孔肿胀,叶片发黄、变红。解剖发现长期淹水使植物细胞排列疏松,间隙增大,这些变化可能与植物体改善氧运输有关。淹水胁迫引起植物体叶片中总叶绿素和叶绿素 a 含量下降,而引起植株光合速率下降。刘盛全<sup>[6]</sup>对季节性淹水条件下木材材性的研究发现,淹水使木材微纤丝角、木材密度等发生了显著变化。

## 2 不同林木基因型对涝渍的反应及抗性机制

不同木本植物耐涝性有较大差异,种源、家系和无性系间耐涝性也有显著差异。涝渍胁迫下,抗性不同的植物根系生长情况和生物量差异很大,抗涝性强的植物仅部分初生根死亡,茎基部形成不定根。橡胶树[*Hevea brasiliensis* (H. B. K.) Muell-Arg.]不同家系幼苗(来源于 3 个无性系)耐涝性差异明显,FX4098 家系生长最优,其高生长和生物量受影响较小,不定根生物量增长最大<sup>[7]</sup>。淹水胁迫引起植物气孔关闭,气孔阻力上升,但耐涝植物在适应淹水环境后,气孔阻力又逐渐下降或恢复<sup>[8]</sup>。火炬松(*Pinus taeda* L.)半同胞家系苗在淹水胁迫下生长参数虽没有差异,但代谢反应(包括 CO<sub>2</sub> 量、乙醇和苹果酸积累、乙醇脱氢酶(ADH)活性)却差异显著<sup>[9]</sup>,研究还发现淹水条件下材积变异中 20% 可归于耐涝性,而仅 7% 为种源的影响<sup>[10]</sup>。抗涝性与树种的地理分布也紧密相关。对不同美国蓝果树(*Nyssa sylvatica* Marsh.)种源的涝渍胁迫研究表明,在淹水胁迫条件下高海拔种源实生苗存活率仅为 27%,总生物量减少了 1/3,受影响程度明显大于低洼涝渍地的种源<sup>[11]</sup>。

研究表明不同树种耐涝性差异极显著。涝渍胁迫下扭叶松(*Pinus contorta* Dougl. ex Loud.)的高生长、死亡率、根茎比和根系糖分含量变化的研究也表明林木生理代谢对涝渍胁迫的反应存在明显差异<sup>[12]</sup>。2 年生的日本栎木[*Alnus japonica* (Thunb.) Steud.]、白桦(*Betula platyphylla* Suk.)苗淹水试验表明,日本栎木除高生长外其它不受影响,白桦则生长严重下降,20 周后全部死亡<sup>[13]</sup>。淹水 24 h 后红栎木(*A. rubra* Bong.)、裂叶栎木[*A. sinuata* (Reg.) Rydb.]的固氮酶都没有活性,停止淹水 10 d 后红栎木的固氮酶活性逐渐恢复,而裂叶栎木却未能恢复<sup>[14]</sup>。Wallace 等<sup>[15]</sup>研究了美国东南部 9 个湿地树种苗木在 7 种土壤上的耐涝

性, 结果表明池杉(*Taxodium ascendens* Brongn.)、落羽杉[*T. distichum* (L.) Rich.]、红花槭(*Acer rubrum* L.)、沼松(*P. serotina* Michx.)和加罗林桤(*Fraxinus caroliniana* Mill.)的耐涝性最强, 苗木经过连续淹水 11 个月后都没有死亡。在涝渍胁迫下, 琴叶栎(*Quercus lyrata* Watt.)和樱皮栎(*Q. falcata* Michx.)的气孔导度明显降低, 落羽杉的光合速率淹水两星期后开始恢复, 而其它树种都未能恢复<sup>[16]</sup>。Gravatt 等<sup>[8]</sup>发现, 淹水 32 d 后美国白栎(*Q. alba* L.)和美国黑栎(*Q. nigra* L.)的净光合速率降为对照的 30% 和 23%, 而最耐淹水的蓝果树(*Nyssa aquatica* L.)仍保持其对照的 75%, 叶片淀粉含量只有较小的增加, 而美国白栎的叶片淀粉是对照的 2 倍<sup>[8]</sup>。Putnam 等<sup>[17, 18]</sup>曾将美国南部一些树种按抗涝性强弱划分为高抗性、中抗性、低抗性和无抗性 4 类。

综上所述, 植物抗涝能力主要取决于形态结构和生理代谢上对缺氧的适应能力。抗涝植物主要是通过形成大量不定根以维持氧气的扩散和高的吸收效率, 减轻淹水引起的氧胁迫; 通过如改变光合产物的分配比例等方式维持糖供应和调节碳代谢以避免有毒物质的形成; 此外还可通过改变代谢途径等代谢调节以保持低的能量储备和低的代谢速率, 从而保证淹水条件下植物体正常的生命活动<sup>[18]</sup>。且不同物种、品种、种源和无性系间抗涝性有明显差异, 通过研究涝渍胁迫下植物体的形态结构、生长和生理代谢反应的不同变化, 进行抗性品种选择是可行的。

### 3 植物抗涝性育种研究进展

植物的抗涝能力主要取决于形态结构和生理代谢对缺氧的适应能力, 抗涝性不同的林木在涝渍胁迫下, 其形态特征、生长和生理代谢也有明显差异。

#### 3.1 抗涝性评价指标的研究

Yamamoto, Terazawa, Gross, Batzil 等通过对日本桤木、日本水曲柳(*Fraxinus excelsissima* Koidz.)、红桤木等耐涝性不同的树种的形态和解剖特征对比研究表明, 在淹水条件下耐涝树种的普遍特征是茎干增粗, 皮孔肥胖, 形成不定根, 基部叶片延迟衰老, ADH 和超氧化物歧化酶(SOD)活性增强, 能够适应厌氧环境, 气孔导度和净光合速率在水涝时下降幅度小, 且在停止淹水后较快恢复, 而不耐涝树种则不具备这些特征。因此抗涝性评价指标主要从形态结构、生理代谢以及植株的生长、存活率等方面来研究。

抗涝性不同的植物其种子在淹水胁迫下发芽情况差异极显著。种子发芽是植物繁衍后代的重要方式, 一些植物如美洲黑杨(*Populus deltoids* Marsh.)、黑柳(*Salix nigra* Marsh.)的种子长期淹水仍能保持生活力, 正常生长发育; 有些植物如蓝果树、美国蓝果树、落羽杉等的种子在洪水淹没时不能发芽, 但当洪水退了又能发芽; 也有些植物如桤叶槭(*Acer negundo* L.)、舒马栎等的种子短期淹水后则丧失生活力<sup>[19]</sup>。

存活率和高生长则是评价抗涝性强弱的最直接标准。存活率是评价植物抗涝性的一个重要指标, 长期涝渍胁迫下强抗涝性植物的存活率明显高于弱抗性的植物。Angelov 等<sup>[20]</sup>试验发现, 在连续 2 a 以上的根涝条件下, 美国蓝果树和美国枫香(*Liquidambar styraciflua* L.)的苗木成活率达 95%, 而 2 种栎树(*Quercus* spp.)在 1 a 之内全部死亡。多数情况下涝渍胁迫抑制

了木本植物高生长,但高抗植物受影响程度较小。叶片生长受淹水影响相对较小,在高生长停止后,叶面积仍能扩张,但新叶形成较少。淹水条件下,植物体原有的根系大多死亡,而强抗涝性植物初始根系死亡较少,并能形成大量新根,从而使根茎比降低幅度小甚至有所增加。在涝渍胁迫条件下,苗木的生物量积累逐渐下降,但不同植物下降程度有明显差异,根冠比逐渐增大<sup>[21]</sup>。淹水条件下落羽杉的生物量积累变化不明显,而湿地松(*P. elliotii* Engelm.)、美国山核桃[*Carya illinoensis* (Wangenh.) K.]的生物量显著减少<sup>[22]</sup>。

生理代谢的变化也是植物适应淹水胁迫的一个重要方式,研究表明抗涝性不同的植物根系ADH活性、光合速率、苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性、根系淀粉含量以及气孔参数等指标在涝渍胁迫下差异显著。淹水处理后,意大利桤木[*A. cordata* (Lois.) Desf.]固氮酶活性在24 h内急剧下降,并且难以恢复,红桤木的固氮酶活性在排水后恢复了26%;根系的ADH在淹水10 d后显著增加,但淹水20 d后,只有红桤木的ADH活性仍保持高水平,不定根平均生物量增加了366%(占总生物量)<sup>[14]</sup>。涝渍胁迫下植物间叶片硝酸还原酶(NR)活性和细胞相对质膜透性差异显著,可作为抗涝性评价指标<sup>[21,23]</sup>。在土壤浸水时3个黑杨派无性系苗木基茎韧皮部PAL活力和有机质含量与对照相比差异明显,随着时间的延长,苗木体内PAL活力升高,苗木生长量明显下降,无性系间有明显差异<sup>[24]</sup>。生长快的欧洲桤木[*A. glutinosa* (L.) Gaertn.]无性系要比生长慢的适应能力强<sup>[25]</sup>。Gravatt等<sup>[8]</sup>研究认为叶片保持低的淀粉浓度、受淹前根组织淀粉浓度高是耐涝树种在淹水条件下成活的重要特征。此外,Pezeszki等<sup>[22]</sup>研究认为部分气孔的重新开放和维持较高的气孔导度是落羽杉和洋白蜡(*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.)的重要抗涝特征。涝渍处理20 d后,柳树(*Salix* sp.)的气孔开度明显恢复,而两种杨树(*Populus* spp.)却继续下降,说明气孔在一定程度上能反应树种的耐涝能力。根系活力与植物抗涝性有一定的相关性,Wagner<sup>[26]</sup>通过对生长了2~5、13 a的欧洲云杉(*Picea abies* Karst.)抗涝性分析,发现90%的品种其幼龄与成龄植株间具有较强的正相关性,可见苗期抗涝性品种选择具有一定的可靠性。

由于植物抗涝机制的复杂性,单个生理指标有明显的局限性,因此必须综合分析植物形态结构、生长、生理代谢反应等方面的变化,才能科学评价植物的抗涝性强弱。但由于国内外对抗涝性的研究不多,对林木抗涝性机理了解不深入,对形态、生长和生理代谢指标间的关系了解不足,因此有必要研究形态、生长和生理代谢各指标之间的关系,建立抗涝性品种筛选的指标体系,进一步阐明林木抗涝性机理,为林木抗涝性育种提供科学依据。

### 3.2 木本植物抗涝性育种的方法

目前抗涝性品种选育方法主要是大田选育法。通过在大田人工控制涝渍条件下进行耐涝性比较测定,从而选育出高抗品种,或直接引种驯化天然生长于涝渍低洼地的林木优良品种而获得高抗基因型。近年来随着生物技术和分子生物学的发展,组织培养、同工酶技术和基因工程技术已逐渐应用于抗涝性品种培育。

利用组织培养技术进行抗涝性育种作为常规育种的有效辅助手段,具有生产周期短、目的性明确、经济快速的优点。在植物组织培养与细胞培养过程中,再生植株及其后代会发生各种变异,其发生频率比自然突变高,利用植物细胞悬浮培养技术和外源胁迫相结合进行突变体筛

选,有可能培育出强抗涝性品种。Roy<sup>[27]</sup>利用多次继代培养菠萝蜜(*Artocarpus heterophyllus* Lam.)成熟植株茎尖形成的再生苗,通过水涝处理3个月后移入大田继续淹水,从而选育出抗涝性品种。

许多研究表明,在植物体内,同工酶通过清除自由基以提高植物体的抗逆性。通过SOD、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等同工酶的配合,清除各种生理代谢产生的自由基,可以明显提高植物体的抗逆性。逆境条件下,植物苗期和生长部位的蛋白水解酶、淀粉水解酶、核酸水解酶、磷酸水解酶和氧化酶的活性和数量都会发生变化,强抗性品种比敏感品种变化幅度小。在外界环境胁迫下,植物体总蛋白和可溶性蛋白的种类和含量都会发生变化。通过分析植物体内有关可溶性蛋白的含量和酶类的活性及其种类的变化情况,可以判断植物体抗涝性的差异,从而达到筛选或鉴定抗涝性品种的目的<sup>[28]</sup>。

植物厌氧胁迫下的应激反应同干旱胁迫一样会抑制正常蛋白的合成,引发新的蛋白质合成,主要有适应涝渍胁迫的贮藏蛋白、逆境蛋白、参与代谢的酶<sup>[29]</sup>。研究人员发现,淹水条件下ADH活性逐渐提高,而且两种不同的基因同时表达出两种ADH1和ADH2,多数植物体在水涝胁迫下都会诱导合成一种33KD的蛋白质<sup>[30]</sup>。研究发现基因adh1、adh2编码的ADH是胁迫蛋白,它们可以产生大量的ATP维持植物暂时生长,以减轻涝渍引起的缺氧胁迫<sup>[31]</sup>。最近研究还发现所有植物体内都存在血红蛋白基因,用于感应O<sub>2</sub>含量的变化,可能还有促进O<sub>2</sub>的扩散的作用,通过VHb转基因烟草(*Nicotiana tabacum* L.)对涝渍胁迫反应的研究发现,转基因烟草在淹水条件下种子也会发芽,生长迅速,叶绿素含量较对照大幅度增加,说明VHb基因确实与植物抗涝性有关<sup>[32]</sup>。

植物抗逆性途径大多与蛋白质尤其是酶有关,而酶或蛋白是由基因控制合成的,许多研究结果表明在涝渍胁迫条件下,植物体内诱导合成了一些新的蛋白或酶类物质,这些物质主要是植物血红蛋白、厌氧蛋白和ADH等。目前已克隆了一些与植物抗涝性相关的基因,主要是编码厌氧胁迫蛋白的基因、SOD酶基因、植物血红蛋白等<sup>[33]</sup>。Dong<sup>[34]</sup>从槭树(*Acer* sp.)中克隆出两个编码PgChi-1和PgLglu-1的cDNA。研究还发现涝渍条件下植物体根系、叶片和茎都可以检测到ADH的活性,目前已经测定了编码ADH基因的序列,对ADH基因的克隆即将完成。研究人员发现植物体内存在血红蛋白基因,对植物血红蛋白基因转移的研究结果表明转VHb基因的烟草植株种子在淹水条件下也会发芽,且生长速度远高于对照,叶片中叶绿素含量也明显高于对照(高30%~40%)<sup>[35]</sup>。可见随着基因工程技术的完善,利用转基因技术培育抗涝性植物材料成为未来抗涝性育种的一个重要方法。

#### 4 木本植物抗涝性育种发展趋势

由于逆境条件的多样性以及植物对逆境胁迫反应的复杂性,各种生理指标的应用受到很大的限制。此外一些木本植物的组织培养尚未成功,使组织培养技术的应用有很大的局限。转基因技术方面的缺陷和人们对转基因植物的安全性疑虑,其应用短期内也不可能有突破性进展<sup>[36]</sup>。因此目前抗涝性研究还主要集中于抗性机理研究和建立抗性指标体系,抗涝性育种主要是现有高抗性品种的选择和推广应用。

木本植物抗涝性育种和其它抗性育种一样,还需兼顾其它重要性状。逆境条件下除了抵御逆境的影响,还要兼顾高产、速生的生产需要。木本植物抗涝性育种也要涉及亲本选配、优良家系、优良个体、区域化试验以及大规模推广应用的问题。亲本选配首先要抓住抗逆性育种的主要目标,其次双亲要优缺互补。此外,还应以逆境中的主导生态因子的策略为主导,兼顾其它生态因子。今后,抗涝性育种工作应该着重于解决以下问题:

(1)确定选择依据的指标体系。生理指标在抗逆性育种中应用的重要性不容忽视,但选择的指标体系还应该包括形态等直观性指标。今后的关键是选择出一些在各树种中稳定性较好的综合性指标体系,作为抗涝性选择的标准。

(2)抗涝性性状的稳定性及其遗传力的研究。抗涝性性状的稳定性如何,能否遗传给下一代以及遗传力的大小,这些都是抗涝性育种成功的关键。

(3)解决抗涝性与生物量积累的矛盾问题。植物对逆境条件的抗御要消耗能量,影响到生物量的分配,形成长与抗逆性的矛盾。选育出抗逆性强、生长迅速的品种是抗逆性育种的重要任务。

(4)新技术在抗涝性育种中应用。随着生物技术的发展完善,分子标记、基因图谱、转基因技术等在本木植物抗涝性育种中的作用将日益受到重视并应用,新技术的运用可望缩短抗涝性育种的周期。

## 参考文献

- [1] 余叔文,汤章城.植物生理与分子生物学[M].北京:科学出版社,1998
- [2] 高景辉.淹水与植物发育 iv 种子发芽与根之发育[J].科学农业,1987,35:311~321
- [3] New some R D, Kozlow ski T T, Tang Z C. Responses of *Ulmus americana* seedling to flooding of soil[J]. Canada Journal of Botany, 1982, 60: 1688~1695
- [4] Tang Z C, Kozlow ski T T. Some physiological and grow th responses of *Betula papyrifera* seedlings to flooding [J]. Physiologia Plantarum, 1982, 55: 415~420
- [5] Sena Gomes A R, Kozlow ski T T. Effects of flooding on grow th of *Eucalyptus camaldulensis* and *E. globules* seedlings [J]. Oecologia, 1980, 46: 139~142
- [6] 刘盛全.季节性淹水对长江滩地 69 杨木材材性及其变异的影响[J].安徽农业大学学报,1999,26(1):9~15
- [7] Gomes A R S, Kozlow ski T T. Physiological and grow th responses to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*[J]. Biotropica, 1988, 20(4):286~293
- [8] Gravatt D A, Kirby C J. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottom land hardwood tree species subjected to flooding[J]. Tree Physiology, 1998, 18(6):411~417
- [9] Hook D D, Denslow S, Crawford R M M. Plant-life-in-aquatic-and-amphibious-habitats[M]. Oxford: Lackwell Scientific Publications, 1987.
- [10] Shear T H, McKee W H, Hook D D, et al. The ecology and management of wetlands Volume I: Ecology of wetlands [M]. Beckenham: Croom Helm, 1988
- [11] Keeley J E. Population differentiation along a flood frequency gradient: physiological adaptation to flooding in *Nyssa sylvatica*[J]. Ecological Monographs, 1979, 49(1):89~108
- [12] Vester G, Crawford R M M. Different provenances of *Pinus contorta* Loudon and their responses to inundated soil conditions: classification based on morphological and metabolic criteria[J]. Flora, 1978, 167(5):433~444

- [13] Terazawa K, Kikuzawa K. Effects of flooding on leaf dynamics and other seedling responses in flood-tolerant *A. lnu s japonica* and flood-intolerant *B. etula platyphylla* var. *japonica*[J]. *Tree Physiology*, 1994, 14(3): 251~ 261.
- [14] Batzli J M, Dawson J O. Physiological and morphological responses of red alder and sitka alder to flooding[J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, 99(4): 653~ 663
- [15] Wallace P M, Kent D M, Rich D R. Responses of wetland tree species to hydrology and soils[J]. *Restoration Ecology*, 1996, 4(1): 33~ 41.
- [16] Pezeshki S R, Pardue J H, DeLaune R D. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions[J]. *Tree Physiology*, 1996, 16(4): 453~ 458
- [17] Putnam J A, George M, McKnight J S. Management and inventory of southern hardwoods. Agriculture Handbook No. 181, 1960
- [18] Hook D D. Waterlogging tolerance of low land tree species of the south[J]. *Southern Journal of Applied Forestry*, 1984, 8: 136~ 149
- [19] Hosner J F, Boyce S G. Relative tolerance to water saturated soil of various bottom land hardwoods[J]. *Forestry Science*, 1962, 8: 180~ 186
- [20] Angelov M N, Sung S J S, Doong R L, et al. Long 日 and short-term flooding effects on survival and sink-source relationships of swamp-adapted tree species[J]. *Tree Physiology*, 1996, 16(5): 477~ 484
- [21] 唐罗忠, 徐锡增, 方升佐. 土壤涝渍对杨树和柳树苗期生长及生理性状影响的研究[J]. *应用生态学报*, 1998, 9(5): 471~ 474
- [22] Pezeshki S R, DeLaune R D. Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation reduction conditions [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1998, 40(2): 123~ 133
- [23] 王生. 淹水胁迫对杨树无性系苗期生长及生理的影响[J]. *云南林业科技*, 1998, 2: 28~ 33
- [24] 程淑婉, 唐罗忠, 肖妍玎, 等. 涝渍条件下黑杨派无性系基茎韧皮部的PAL 活力和有机质含量[J]. *南京林业大学学报*, 1997, 21(1): 51~ 55
- [25] Hennessey T C, Lorenzi E M, McNew R W. Stomatal Conductance and growth of five *A. lnu s glutinosa* clones in response to controlled water stress[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1988, 18(4): 421~ 426
- [26] Wagner I. Testing of juvenile-mature correlations in investigations of the water regime in 12 clones of Norway spruce (*Picea abies*) illustration of height growth[J]. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 1994, 113 (2): 125~ 136
- [27] Roy S K. Development of flood tolerant *A. rtocarpus heterophyllus* through in vitro technique[J]. *Agricoltura Ricerca*, 1993, 15: 146
- [28] 张维强, 唐秀芝. 同工酶与植物遗传育种[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1993
- [29] 汤章城. 植物抗逆性生理生化研究的某些进展[J]. *植物生理学通讯*, 1991, (2): 146~ 148
- [30] 郎印海, 聂俊华, 曹正梅. 逆境条件下作物基因表达更替的研究进展[J]. *生物技术通报*, 1999, 2: 9~ 12
- [31] Harry D E, Kimmerer T W. Molecular genetics and physiology of alcohol dehydrogenase in woody plants[J]. *Forest Biotechnology*, 1991, 43(3~ 4): 251~ 272
- [32] 李旋. 植物抗性基因工程研究进展[J]. *生物工程进展*, 1991, 11(2): 14~ 19
- [33] Holmberg N, Bulow L. Advance on enhance plant abiological stress tolerance by transgene [J]. *Trend in Plant Science*, 1998, 3(2): 61~ 66
- [34] Dong Jinzhuo, Dunstan D I. Endochitinase and beta-1, 3-glucanase genes are developmentally regulated during somatic embryogenesis in *Picea glauca*[J]. *Planta*, 1997, 201(2): 189~ 194
- [35] Lindow S E. Theory and application of genetic engineering for resistance and avoidance [J]. *Hort Sci*, 1994, 29: 581
- [36] Kozłowski T T. Flooding and plant growth[M]. London: Academic Press Incorporation, 1984

## Advances in Waterlogging-resistance of Woody Plants

ZHUO Ren-ying, CHEN Yi-tai

(Research Institute of Subtropical Forestry, CAF, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

**Abstract:** From the viewpoints of morphological structure, physiological and physiochemical reaction and molecular biology, the advances in waterlogging-resistance of woody plants at home and abroad were described. Under waterlogging condition, the variations in morphological structure, height increment and biomass accumulation were obvious. The photosynthesis, the defend enzyme, respiration metabolism changed correspondingly. Based on the achievement of study, the index of waterlogging-resistance, the selection and breeding of waterlogging-resistance species and the main methods of breeding were summarized. The authors also pointed out the problems existed and the trend of resistance breeding.

**Key words:** woody plant; waterlogging-resistance; genetic breeding