

doi:10.3969/j.issn.1001-3776.2017.03.001

淹水胁迫下中山杉及落羽杉的生长特性研究

韩路弯, 施 钦, 宣 磊, 殷云龙, 华建峰

(江苏省中国科学院植物研究所, 江苏 南京 210014)

摘要: 2013年7月, 设置1/2淹水(T1)、2/3淹水(T2)、没顶淹水(T3)和不淹水(CK)4个处理, 研究2年生中山杉405 *Taxodium mucronatum* × *T. distichum* ‘Zhongshanshan 405’, 中山杉406 *T. mucronatum* × *T. distichum* ‘Zhongshanshan 406’, 中山杉407 *T. mucronatum* × *T. distichum* ‘Zhongshanshan 407’, 中山杉502 *T. mucronatum* × *T. distichum* ‘Zhongshanshan 502’和父本落羽杉 *T. distichum* 扦插苗的生长特性。同年10月测定结果表明, 不同处理后的中山杉4个品种和落羽杉全部存活。与CK相比, T1和T2处理显著增加株高, T2和T3处理则显著降低地径。T2处理中山杉4个品种和T3处理中山杉405, 中山杉502的株高明显高于落羽杉; CK和T1处理中山杉4个品种的地径均高于落羽杉。与对照相比, T1显著增加中山杉405, 中山杉406和中山杉502的地上部分生物量, T1和T2处理下, 中山杉406和中山杉502的总生物量没有显著变化。T1处理的中山杉405, 中山杉406和中山杉502地上部分、地下部分和总生物量, T2处理中山杉405, 中山杉406和中山杉502的地上部分生物量显著高于相同处理的落羽杉。T1, T2, T3处理阻碍了所有植株根系的生长, 仅中山杉406在T1处理出现不定根。可见, 淹水胁迫下, 中山杉405, 中山杉406, 中山杉407和中山杉502的高生长、生物量累积和根系形态均优于落羽杉, 具有较强的耐淹水胁迫能力。

关键词: 淹水胁迫; 生物量; 中山杉; 落羽杉; 根系形态;

中图分类号: S791.34

文献标志码: A

文章编号: 1001-3776(2017)03-0001-08

Growth traits of *Taxodium* ‘Zhongshanshan’ and *T. distichum* under Different Waterlogging Stress

HAN Lu-wan, SHI Qin, XUAN Lei, YIN Yun-long, HUA Jian-feng

(Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract: Experiments were conducted in July 2013 on growth of 2-year seedlings of his study was designed to explore the growth trait of *Taxodium mucronatum* × *T. distichum* ‘Zhongshanshan 405’, *T. mucronatum* × *T. distichum* ‘Zhongshanshan 406’, *T. mucronatum* × *T. distichum* ‘Zhongshanshan 407’, *T. mucronatum* × *T. distichum* ‘Zhongshanshan 502’ and their male parent treated by 1/2 flooding (T1), 2/3 flooding (T2) and complete submergence (T3) with normal management as control (CK). Determinations were implemented in October. Results showed that tested seedlings survived after three months of waterlogging stress. Seedlings under T1 and T2 had significantly higher height growth, while that under T2 and T3 had lower ground diameter than that of the control. Seedlings of *T. ‘Zhongshanshan’* series under T2 and that of ‘Zhongshanshan 405’ and ‘Zhongshanshan 502’ under T3 had significantly higher height growth than that of *T. distichum*. Ground diameter growth of CK and *T.*

收稿日期: 2016-11-29; 修回日期: 2017-03-12

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31570593); 江苏省创新能力建设计划(科技设施类)(BM2015019); 中国科学院战略生物资源服务网络计划植物种质资源创新(ZSZC-009)

作者简介: 韩路弯, 硕士研究生, 从事植物生理学研究; E-mail: shiqin.cnbq@qq.com。通信作者: 华建峰, 副研究员, 博士, 从事植物资源与环境研究; E-mail: jfhua2009@gmail.com。

'Zhongshanshan' series was higher than *T. distichum*. 'Zhongshanshan 405', 'Zhongshanshan 406' and 'Zhongshanshan 502' under T1 had higher aboveground biomass, compared with the control, and 'Zhongshanshan 406' and 'Zhongshanshan 502' under T1 and T2 had no evident difference of total biomass. 'Zhongshanshan 405', 'Zhongshanshan 406' and 'Zhongshanshan 502' under T1 had higher aboveground, underground and total biomass than that of *T. distichum* under same treatments. 'Zhongshanshan 405', 'Zhongshanshan 406' and 'Zhongshanshan 502' under T2 had higher aboveground biomass than that of *T. distichum* under same treatments. The experiment demonstrated that each treatment had negative effect on root system growth of seedlings, except 'Zhongshanshan 406' under T1 had adventitious root. It concluded that 'Zhongshanshan 405', 'Zhongshanshan 406', 'Zhongshanshan 407' and 'Zhongshanshan 502' under waterlogging stress had better height growth, more biomass and better root system morphology than *T. distichum*, indicating stronger capacity for waterlogging.

Key words: waterlogging stress; biomass; *Taxodium* 'Zhongshanshan'; *T. distichum*; root morphology

长江三峡工程是当今世界上最大的水利枢纽工程之一, 由于防洪、发电、通航功能的需要, 库区水位每年在 145 ~ 175 m 之间交替变化, 形成落差 30 m 的消落带^[1]。部分消落带区域水淹持续时间长达 6 个月, 长时间的水淹胁迫 (大部分区域为没顶淹水) 导致岸边原有植物几乎无法生存, 造成了库岸滑坡、土壤侵蚀和水土流失等一系列问题。因而, 亟需采取一系列措施恢复消落带的生态环境。除工程措施外, 更应考虑生物措施, 例如在消落带构建植被。但是, 由于消落带的特殊性, 所种植的植物需要极强的耐水淹胁迫能力。选用能够耐受长期没顶淹水并适应消落带环境的植物, 对消落带植被的恢复具有重要意义。因此, 国内外的学者开展了大量的研究来筛选耐水淹胁迫植物及其耐水淹胁迫机理, 涉及的研究对象主要有芦苇 *Phragmites australis*^[2] 和菊花 *Dendranthema morifolium*^[3] 等草本植物^[4], 黄瓜 *Cucumis sativus*^[5] 和蕃茄 *Lycopersicon esculentum*^[6] 等农作物, 夏栎 *Quercus robur* 和欧洲山毛榉 *Fagus sylvatica*^[7] 等乔灌木^[8-9]。然而, 目前大多数试验采用的是 5 cm 以下的局部淹水胁迫, 仅有少数试验涉及植物的没顶淹水, 例如水稻 *Oryza sativa*^[10]、枫杨 *Pterocarya stenoptera*^[11]、秋茄树 *Kandelia candel* 和蜡烛果 *Aegiceras corniculatum*^[12], 但是这些实验的淹水时间均较短。这些因素导致筛选的植物在消落带实际应用过程中, 往往很难成功^[13]。

落羽杉 *Taxodium* 属植物原产北美及墨西哥, 原生境为沼泽等低洼潮湿地带, 具有较强的耐水能力, 在美国被称为“永不腐朽之木”。中山杉 *T. 'Zhongshanshan'* 是江苏省中国科学院植物研究所从落羽杉 *T. distichum* × 墨西哥落羽杉 *T. mucronatum* × 池杉 *T. ascendens* 杂交组合中选育出来的优良无性系。多年的室内评比试验、中间示范试验和区域试验表明, 中山杉杂种优势明显, 具有速生、耐盐碱和耐水湿等特点^[14]。近年来, 中山杉在云南滇池、安徽巢湖和三峡库区 (没顶淹水) 的湿地生态系统构建中得到了大量应用^[15-16]。室内试验表明, 渍水、浅度淹水处理对中山杉 406 的生长与生理, 以及光合特性没有显著影响^[17-18]。在重庆市万州区三峡库区的试验表明, 中山杉 118 在最长没顶淹水时间 122 d、最大没顶深度 12 m 的条件下, 仍有 90% 的造林成活率^[19]。目前, 中山杉极强的耐淹水特性越来越受到人们的重视。

2003 年开始, 江苏省中国科学院植物研究所开展了第 3 代中山杉新品种选育, 中山杉 405 *T. mucronatum* × *T. distichum* 'Zhongshanshan 405', 中山杉 406 *T. mucronatum* × *T. distichum* 'Zhongshanshan 406', 中山杉 407 *T. mucronatum* × *T. distichum* 'Zhongshanshan 407' 和中山杉 502 *T. mucronatum* × *T. distichum* 'Zhongshanshan 502' 于 2010 年 12 月 28 日获得国家植物新品种权 (品种权号: 20100018, 20100019, 20100020 和 20100021), 也于 2012 年和 2013 年获得江苏省林木良种认定, 但对于中山杉新品种的耐水淹胁迫能力尚未开展系统研究。本试验选用中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 及其亲本落羽杉为研究对象, 设置不同淹水水平, 研究其耐淹能力, 以期对三峡库区消落带等湿地生态环境的恢复与建设提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验设计

试验在江苏省中国科学院植物研究所的露天苗圃中进行, 45°70' E, 118°50' N。选择中山杉 405, 中山杉 406,

中山杉 407, 中山杉 502 以及父本落羽杉作为研究对象。2013 年 4 月 23 日将 2 年生扦插苗移入塑料盆(直径 20 cm, 高度 25 cm), 每盆一株。正常养护 3 个月后, 7 月 23 日, 选择生长一致的苗, 分别放入 3 个不同高度的混凝土水池中(图 1)。此时植株的平均株高 70.3 cm, 平均地径(地表以上 1 cm 处) 8.6 mm。试验设置 4 个处理, 分别为植株平均株高的 1/2 淹水(T1)、2/3 淹水(T2)、没顶淹水(植株顶部距离水面 30 cm)(T3)和不淹水(CK), 每个处理 5 盆, 即 5 次重复, 淹水期为 3 个月。试验期间, 每天观察水位变化, 及时添加因蒸发而减少的水分。水池顶部具有溢水口, 可使水位高度维持在距水池顶部 10 cm。CK 处理的植株置于水池外同等环境条件下正常养护。

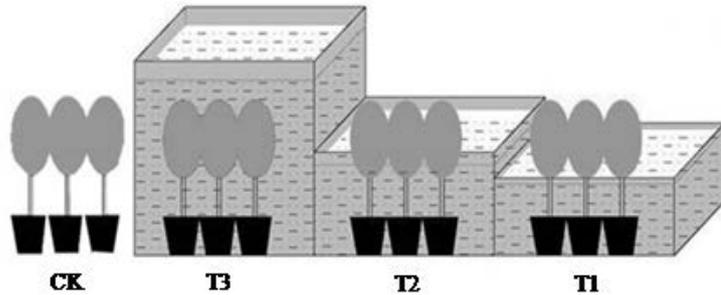


图 1 淹水试验设计

Figure 1 The experiment design

1.2 生长指标测定

试验开始前(2013 年 7 月 23 日)和结束后(2013 年 10 月 23 日), 分别用卷尺和游标卡尺测量所有植物的株高和地径(地表以上 1 cm 处), 10 月 23 日测量后, 收获植株, 分成地上部分和地下部分, 去离子水洗净, 80℃下烘干 72 h 测定生物量。其中, 中山杉 407 只收获 1 个重复(即 1 棵植株), 用以拍摄植物根系形态; 其他 4 个重复则没有收获, 以进行淹水胁迫解除后的恢复试验, 因而没有测定中山杉 407 生物量^[20]。

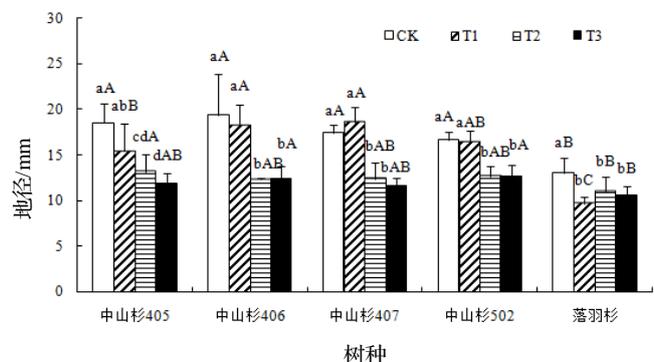
1.3 数据处理

数据采用 Excel 2013 和 SPSS 16.0 软件进行统计和 Duncan 方差分析($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 淹水胁迫对中山杉及落羽杉株高、地径的影响

经过 3 个月不同程度淹水处理后, 中山杉 4 个品种和落羽杉全部存活。由图 2 可见, 与对照相比, T1 和 T2 处理的中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 和落羽杉的株高显著增加($P < 0.05$); T3 处理对植株的株高没有显著影响。此外, 同一淹水条件下, 中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 和落羽杉之间的株高也存在差异。对照处理下的中山杉 405 和 T1 处理下的中山杉 406 的株高分别显著高于落羽杉($P < 0.05$); T2 处理的中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 的株高均明显高于($P < 0.05$)落羽杉; T3 处理的中山杉 405, 中山杉 502 的株高显著高于($P < 0.05$)落羽杉。



注: 小写字母代表同一品种不同淹水处理下的显著性差异, 大写字母代表同一淹水处理不同品种间的显著性差异($P < 0.05$)。下同。

图 2 不同淹水胁迫处理对中山杉和落羽杉株高的影响

Figure 2 The influence of waterlogging stress on height growth of *T. 'Zhongshanshan' series and T. distichum*

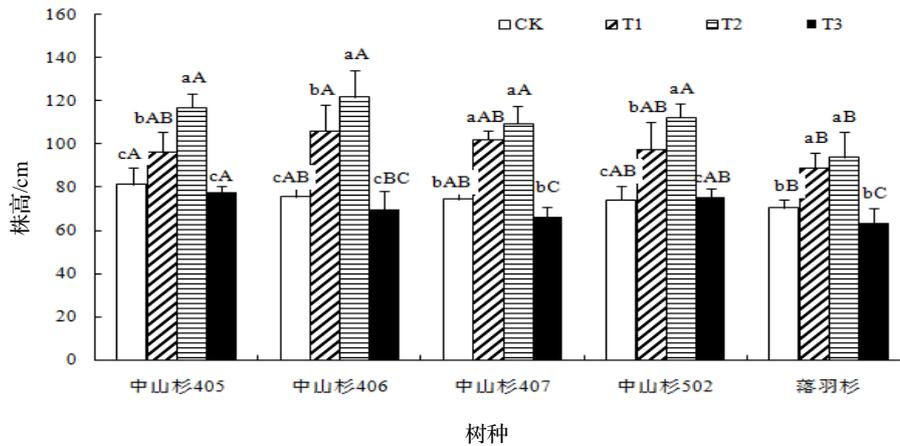


图 3 不同淹水胁迫处理对中山杉和落羽杉地径的影响

Figure 3 The influence of waterlogging stress on the ground diameter of *T. hybrid* 'Zhongshanshan' and *T. distichum*

从图 3 可看出, 与对照相比, T2 和 T3 处理显著降低了中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 和落羽杉的地径 ($P < 0.05$), T1 处理仅降低了落羽杉的地径 ($P < 0.05$)。对照和 T1 处理下的中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 的地径均高于落羽杉 ($P < 0.05$); T2 处理下, 仅中山杉 405 的地径高于落羽杉 ($P < 0.05$); T3 处理下的中山杉 406、中山杉 502 的地径显著高于落羽杉 ($P < 0.05$)。

2.2 淹水胁迫对中山杉及落羽杉生物量分配的影响

由表 1 可知, T1 和 T2 处理下, 中山杉 406 和中山杉 502 的总生物量与对照相比没有显著差异, 而落羽杉的总生物量则显著降低 ($P < 0.05$)。T3 处理显著降低了中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 502 和落羽杉的总生物量 ($P < 0.05$)。与对照相比, T1 显著增加了中山杉 405, 中山杉 406 和中山杉 502 的地上部分生物量 ($P < 0.05$), 而对落羽杉的地上部分生物量没有显著影响。T3 处理下, 中山杉 405 和落羽杉的地上部分生物量显著低于对照 ($P < 0.05$), 中山杉 406 和中山杉 502 的地上部分生物量没有显著变化。与对照相比, T1, T2 和 T3 三个处理显著降低了植株的地下部分生物量 ($P < 0.05$)。此外, 与对照相比, 所有淹水胁迫处理的中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 502 和落羽杉的根冠比显著降低 ($P < 0.05$)。

表 1 不同淹水胁迫处理对中山杉和落羽杉生物量的影响

Table 1 The influence of waterlogging stress on biomass of different cultivars of *T. 'Zhongshanshan'* and *T. distichum*

种 (品种)	处理	生物量/g			根冠比
		总计	地上部分	地下部分	
中山杉 405	CK	115.57±3.39 aA	55.84±2.93 bA	59.73±3.20 aA	1.09±0.20 aA
	T1	111.74±6.20 abA	89.36±3.62 aA	22.37±2.40 bA	0.26±0.06 cA
	T2	98.76±4.35 bA	82.78±6.05 aA	15.98±1.85 cAB	0.19±0.03 cB
	T3	55.75±2.73 cAB	38.46±2.84 cAB	17.28±1.50 bcA	0.45±0.04 bAB
中山杉 406	CK	113.09±4.10 aA	57.05±4.28 bcA	56.03±5.05 aA	0.99±0.15 aA
	T1	111.65±24.64 aA	90.06±18.26 aA	21.58±6.59 bA	0.24±0.04 cA
	T2	98.07±5.70 aA	78.28±25.39 abA	19.78±3.48 bA	0.27±0.06 bcB
	T3	59.29±12.51 bAB	41.75±7.53 cAB	17.53±7.07 bA	0.42±0.16 bAB
中山杉 502	CK	112.01±2.54 aA	57.89±9.62 bA	54.12±1.99 aA	0.94±0.09 aA
	T1	98.91±8.00 abA	82.85±5.07 aA	16.06±4.10 bAB	0.20±0.03 bA
	T2	85.33±5.78 abAB	70.88±7.97 abA	14.45±1.40 bB	0.21±0.04 bB
	T3	70.63±4.30 bA	55.97±5.36 bA	14.65±1.05 bA	0.28±0.08 bB
落羽杉	CK	104.46±3.53 aA	53.80±3.96 aA	50.65±0.56 aA	0.96±0.15 aA
	T1	54.96±7.58 bcB	44.27±3.62 aB	10.69±2.71 bB	0.24±0.05 cA
	T2	60.90±6.20 bB	45.32±4.70 aB	15.58±1.92 bAB	0.36±0.08 bcA
	T3	39.59±3.74 cB	27.04±7.32 bB	12.54±1.59 bA	0.52±0.22 bA

同一淹水水平, 中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 和落羽杉之间的生物量与根冠比也存在

差异。对照处理下,所有植株地上部分、地下部分以及总生物量均没有显著差异。T1 和 T2 处理下,中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 502 的地上部分生物量显著高于落羽杉 ($P < 0.05$); 在 T1 处理下,中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 502 的地下部分和总生物量显著高于落羽杉 ($P < 0.05$); 除中山杉 502 外, T3 处理下的其他植株地上部分、地下部分和总生物量均无显著差异。此外, T2 处理下,中山杉 405, 中山杉 406 和中山杉 502 的根冠比显著低于落羽杉 ($P < 0.05$)。

2.3 淹水胁迫对中山杉及落羽杉根系形态的影响

从图 4 可以看出,与根系生物量的数据相一致,T1, T2, T3 处理显著阻碍了中山杉 405, 中山杉 406,

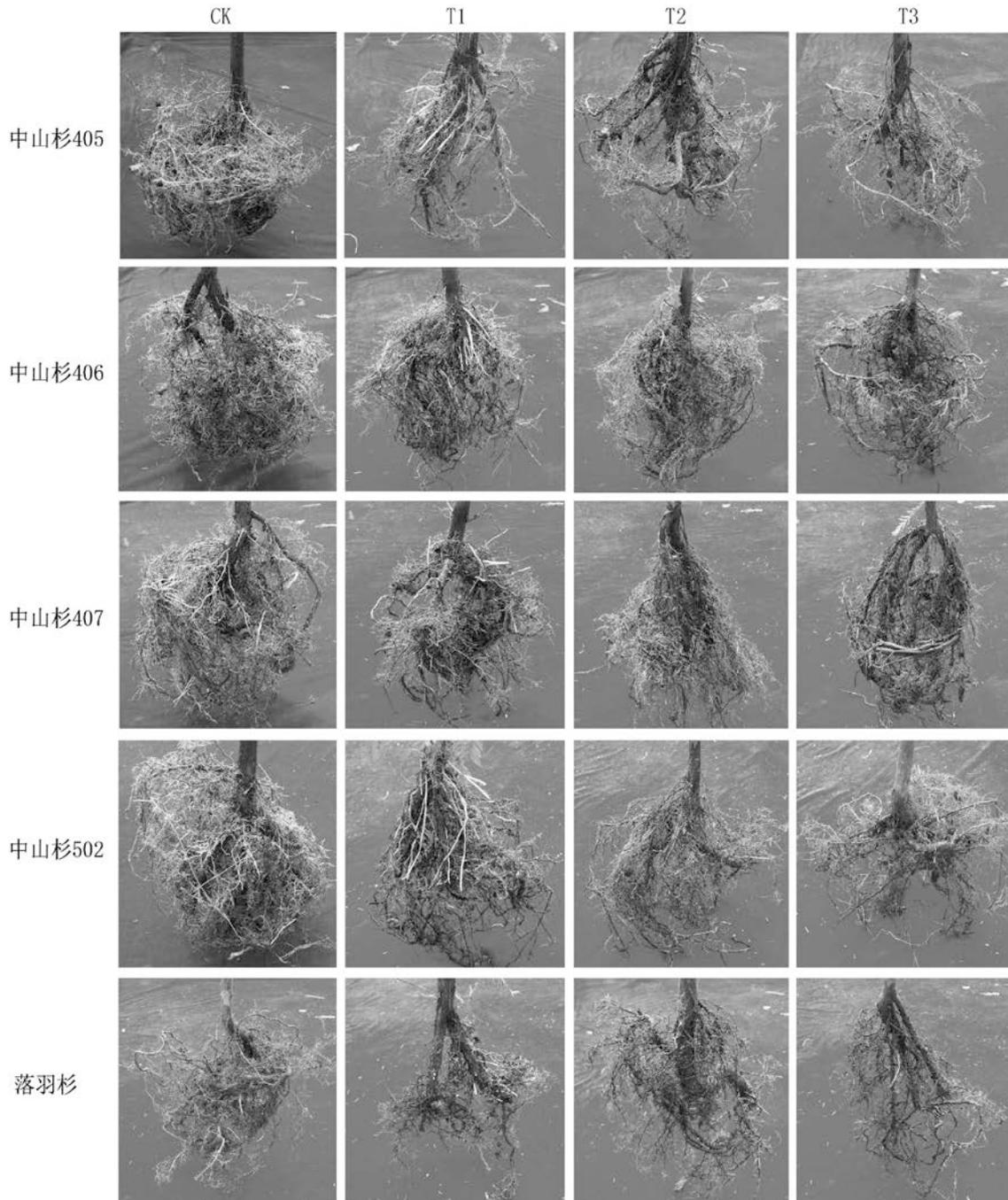


图 4 不同淹水胁迫处理对中山杉和落羽杉根系形态的影响

Figure 4 The influence of waterlogging stress on root morphology of *T. 'Zhongshanshan'* series and *T. distichum*

中山杉 407, 中山杉 502 和落羽杉根系的生长, 且 3 个处理之间并无明显差异。以中山杉 406 为例, 淹水胁迫显著降低其根系的长度、表面积、体积、根尖数等^[21]。中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 在 T1 处理具有较多的新根以及不定根(图 4, 图 5), 其他处理中并未发现不定根。此外, 各处理下落羽杉新生根系较少, 未发现不定根。可见, 各处理下, 中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 的根系生长明显优于其父本落羽杉, 具有较强的杂种优势。



图 5 T1 处理下中山杉 406 的不定根
Figure 5 Adventitious roots of 'Zhongshanshan 406' under T1

3 结论与讨论

水淹胁迫使植物处于周期或长期的厌氧或缺氧状态, 限制植物的需氧呼吸和维持生命活动所需的能量产生, 导致土壤还原势的降低和有毒物质的积累, 从而对植物的生存构成严重威胁^[22]。经过长达 3 个月的 1/2 淹水、2/3 淹水和没顶淹水胁迫, 中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 和落羽杉全部存活。早有研究表明, 落羽杉具有较强的耐淹水胁迫能力^[23-24]。殷云龙等^[19]和张艳婷等^[1]在重庆市三峡库区的调查表明, 中山杉 118 在 163 ~ 174 m 高程范围内的平均保存率为 98.1%。经过 12 个月的 1/2 淹水、2/3 淹水和没顶淹水胁迫, 中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 和落羽杉全部存活, 而且淹水胁迫过程以及恢复过程中, 中山杉的长势均明显优于落羽杉^[25]。长期没顶淹水, 植物极度缺氧, 木本植物很难存活^[26]。千岛湖库区的实验表明, 池杉和枫香树 *Liquidambar formosana* 经过 21 d 的没顶淹水后全部死亡^[27]。南美亚马逊热带雨林的耐淹水植物 *Himatanthus sucuuba*, 经过 90 d 的没顶淹水后, 只有 40% 的植株存活; 120 d 后, 植株全部死亡^[13]。由此可见, 中山杉具有较强的耐水淹胁迫能力。

生长是植物适应各种逆境最直观的综合反应, 淹水逆境往往会导致植物生长量减少, 甚至死亡^[28]。有研究表明, 美洲黑杨 *Populus deltoides*, 乌桕 *Sapium sebiferum* 和银木 *Cinnamomum septentrionale* 等植物的高生长因为淹水胁迫而降低^[29-31]。本试验中, T1 和 T2 处理明显促进中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 和落羽杉的株高生长, 而且各处理下中山杉的株高和地径均高于落羽杉。可见, 中山杉生长能力超过了其父本落羽杉, 杂交优势明显。植物生物量是物质和能量缓慢积累的过程, 受到环境因素的影响, 因此生物量为植物在淹水中的响应提供了综合的指示。淹水胁迫后, 大部分植物生物量会降低^[32-33], 这可能是植物根系缺氧后, 叶表面积减少和衰老叶子较低的光合能力造成^[34]。本试验中, 所有淹水处理抑制了中山杉和落羽杉地下部分的生长。根据 Chen 等^[32]的研究, 限制根部的形成和分枝是很多植物在淹水条件下适应环境的典型性响应。很多植物的根系生物量在淹水后显著受到抑制, 根部衰退导致根冠比下降^[32-35]。与植物高生长相一致, T1 处理显著增加中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 502 的地上部分生物量。此外, 在 T1 处理下, 中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 502 的地上部分和总生物量显著高于落羽杉; 在 T2 处理下, 中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 502 的地上部分生物量显著高于落羽杉。可见, T1 和 T2 处理, 中山杉的高生长和生物量积累能力强于落羽杉。事实上, 耐淹植物在水淹胁迫到来的时候, 会产生积极的响应和适应对策, 从而生存下来。对于较耐水湿的植物, 在经受一定程度淹水时, 会发展出一系列适应性机制和生理代谢变化, 如产生不定根、形成通气组织、增加根系孔隙度等, 使地上部分的氧气可以运送到根部, 避免了根系氧缺失, 从而提高植物存活的几率^[21,36-38]。但是当淹水持续时间过长或淹水过深, 植物的耐性机制不再有效, 从而生长被抑制^[39]。因为, 植物在没顶水淹的生境中, 可利用光源削减, 光合作用受阻, 限制植物生长所需能量的生产。本试验中, 没顶淹水胁迫下, 中山杉不同品种和落羽杉的株高、地径以及生物量与对照和其他淹水处理相比有所抑制, 这是植物采取缺氧回避策略的表现^[40], 植物通过降低生长率以减少能量消耗和恢复正常生长的时间^[41]。

实验分析表明, 中山杉 405, 中山杉 406, 中山杉 407, 中山杉 502 的耐水淹胁迫能力强于其父本落羽杉。

中山杉获得了其亲本的优良性状, 杂交优势明显, 具有良好的耐水湿特性, 在三峡库区消落带等湿地生态环境的恢复与构建方面有着广阔的应用前景和推广价值。今后应加强中山杉耐水淹胁迫的机制及其形态解剖、生理生化与分子生物学等方面的研究。

参考文献:

- [1] 张艳婷, 张建军, 吴晓洪, 等. 长江三峡库区消落带中山杉耐淹试验[J]. 中国水土保持科学, 2015, 15 (2): 56–62.
- [2] Nada R M, Khedr A H A, Serag M S, et al. Growth, photosynthesis and stress-inducible genes of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel from different habitats[J]. *Aquat Bot*, 2015, 124: 54–62.
- [3] Yin D, Chen S, Chen F, et al. Morpho-anatomical and physiological responses of two *Dendranthema* species to waterlogging[J]. *Environ Exp Bot*, 2010, 68 (2): 122–130.
- [4] 王海锋, 曾波, 李娅, 等. 长期完全水淹对 4 种三峡库区岸生植物存活及恢复生长的影响[J]. 植物生态学报, 2008, 32 (5): 977–984.
- [5] Xu X H, Wang H H, Qi X H, et al. Waterlogging-induced increase in fermentation and related gene expression in the root of cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. *Sci Hor*, 2014, 79: 88–395.
- [6] Yiu J C, Tseng M J, Liu C W. Exogenous catechin increases antioxidant enzyme activity and promotes flooding tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum* L.)[J]. *Plant Soil*, 2011, 344 (1–2): 213–225.
- [7] Ferner E, Rennenberg H, Kreuzwieser J. Effect of flooding on C metabolism of flood-tolerant (*Quercus robur*) and non-tolerant (*Fagus sylvatica*) tree species[J]. *Tree Physiol*, 2012, 32: 135–145.
- [8] 李昌晓, 钟章成, 刘芸. 模拟三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉幼苗光合特性的影响[J]. 生态学报, 2005, 25 (8): 1953–1959.
- [9] 李娅, 曾波, 叶小齐, 等. 水淹对三峡库区岸生植物秋华柳 (*Salix variegata* Franch.) 存活和恢复生长的影响[J]. 生态学报, 2008, 28 (5): 1923–1930.
- [10] 马丽峰, 李佐同, 杨克军, 等. 没顶淹水对敏感性水稻幼苗生长及抗氧化酶活性的影响[J]. 植物生理学报, 2015, (7): 1082–1090.
- [11] 苏守香, 徐凯, 孙启祥, 等. 淹水胁迫下枫杨叶片对不同氮素水平的的光合生理响应[J]. 浙江林业科技, 2012, 32 (3): 9–14.
- [12] 张芳. 不同环境因子对秋茄和桐花树幼苗氮代谢及一氧化氮释放的影响[D]. 厦门: 厦门大学, 2011.
- [13] Ferreira C S, Piedade M T F, Franco A C, et al. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree[J]. *Aquat Bot*, 2009, 90 (3): 246–252.
- [14] 殷云龙, 於朝广. 中山杉—落羽杉属树木杂交选育[M]. 北京: 中国林业出版社, 2005.
- [15] 韩亚平, 徐杉, 朱勇. 滇池湖滨湿地中山杉和黑杨的光合特性[J]. 林业科技开发, 2012, 26 (2): 57–59.
- [16] 马林, 杨红明, 钟华, 等. 中山杉引种研究进展及其在昆明地区的应用现状[J]. 林业调查规划, 2011, 36 (1): 19–25.
- [17] 华建峰, 胡李娟, 杜丽娟, 等. 水分条件对中山杉 406 光合特性的影响[J]. 生态环境学报, 2011, 20 (8–9): 1221–1225.
- [18] 华建峰, 殷云龙, 周冬琴, 等. 不同水分条件对中山杉 406 生长与生理的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2011, 27 (6): 50–54.
- [19] 殷云龙, 於朝广, 华建峰, 等. 重庆万州三峡库区消落带中山杉造林试验[J]. 林业科技开发, 2014, 28 (2): 117–121.
- [20] 华建峰, 韩路弯, 王芝权, 等. 完全淹水解除后‘中山杉 407’生长及光合特性的恢复[J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2017, 41 (3)
- [21] Hua J F, Han L W, Wang Z Q, et al. Morpho-anatomical and photosynthetic responses of *Taxodium hybrid* ‘Zhongshanshan’ 406 to prolonged flooding[J]. *Flora*, 2017, 231: 29–37.
- [22] 谭淑端, 朱明勇, 张克荣, 等. 植物对水淹胁迫的响应与适应[J]. 生态学杂志, 2009, 28 (9): 1871–1877.
- [23] Conner W H, Day Jr J W. Diameter growth of *Taxodium distichum* (L.) Rich. and *Nyssa aquatica* L. from 1979–1985 in four Louisiana swamp stands[J]. *Am Midland Nat*, 1992, 127 (2): 290–299.
- [24] Megonigal J P, Day F P. Effects of flooding on root and shoot production of bald cypress in large experimental enclosures[J]. *Ecology*, 1992, 73 (4): 1182–1193.
- [25] 凌子然. 不同程度水淹对中山杉及亲本生长与光合生理恢复的影响[D]. 南京: 南京大学, 2016.
- [26] Parolin P. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains[J]. *Ann. Bot*, 2009, 103 (2): 359–376.
- [27] 徐高福, 卢刚, 张建新, 等. 千岛湖库区消落带造林技术研究[J]. 浙江林业科技, 2016, 36 (6): 1–7.
- [28] Voeselek L, Colmer T D, Pierik R, et al. How plants cope with complete submergence[J]. *New Phytol*, 2006, 170 (2): 213–226.
- [29] 曹福亮, 蔡金峰, 汪贵斌, 等. 淹水胁迫对乌桕生长及光合作用的影响[J]. 林业科学, 2010, 46 (10): 57–61.
- [30] 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.
- [31] 金晶, 陈桂桥, 朱芳, 等. 银木淹水后生长量及生理变化的研究[J]. 河北农业科学, 2011, 15 (6): 25–26, 65.

- [32] Chen H, Qualls R G, Miller G C. Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production[J]. *Environ Exp Bot*, 2002, 48 (2) : 119 – 128.
- [33] Yamamoto F. Effects of depth of flooding on growth and anatomy of stems and knee roots of *Taxodium distichum*[J]. *IAWA J*, 1992, 13 (1) : 93 – 104.
- [34] Mielke M S, Almeida A A F, Gomes F P, et al. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding[J]. *Environ Exp Bot*, 2003, 50 (3) : 221 – 231.
- [35] Ye Y, Tam N F Y, Wong Y S, et al. Growth and physiological responses of two mangrove species(*Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia candel*) to waterlogging[J]. *Environ Exp Bot*, 2003, 49 (3) : 209 – 221.
- [36] Greenway H, Armstrong W, Colmer T D. Conditions leading to high CO₂ (> 5 kPa) in waterlogged-flooded soils and possible effects on root growth and metabolism[J]. *Ann Bot*, 2006, 98 (1) : 9 – 32.
- [37] Alves J D, Zanandrea I, Deuner S, et al. Antioxidative responses and morpho – anatomical adaptations to waterlogging in *Sesbania virgata*[J]. *Trees*, 2013, 27: 717 – 728.
- [38] Yin D M, Chen S M, Chen F D, et al. Ethylene promotes induction of aerenchyma formation and ethanolic fermentation in waterlogged roots of *Dendranthema* spp[J]. *Mol Biol Rep*, 2013, 40: 4581 – 4590.
- [39] Visser E J W, Voeseek L A C J. Acclimation to soil flooding-sensing and signal-transduction[J]. *Plant Soil*, 2004, 254: 197 – 214.
- [40] Iwanaga F, Yamamoto F. Growth, morphology and photosynthetic activity in flooded *Alnus japonica* seedlings[J]. *J For Res*, 2007, 12 (3) : 243 – 246.
- [41] Kozłowski T T, Pallardy S G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses[J]. *Bot Rev*, 2002, 68 (2) : 270 – 334.