

淹水逆境下之植物生理

高景輝

國立台灣大學農藝學系

一、淹水逆境是氧氣喪失的逆境

大氣中的氣體必須能自由交換，植物才可順利進行光合作用或呼吸作用。當氣體交換發生困難時，植物與動物一樣，也很容易有窒息的現象。土壤若排水不良，常會在大雨過後或因為過量灌溉的情形下，使得植物根特別容易感受到氣體擴散或氣體交換發生困難。當土壤氧氣量低於正常值時，稱之為低氧 (hypoxia) 狀況，該情形在土壤經過短時間淹水後最容易發生。土壤若經過長時間淹水，氧氣會完全耗盡，形成所謂的無氧 (anoxia) 狀況。無氧狀態下較適於嫌氧性微生物生存，因此，在形成無氧狀態的過程中，土壤中微生物相會漸漸發生改變。嫌氧性微生物會利用土壤內之 Mn^{4+} 、 Fe^{3+} 與 SO_4^{2-} 做為電子接受者以進行呼吸作用，進而產生有毒的 Mn^{2+} 、 Fe^{2+} 與 S^{2-} 。淹水逆境是由於氧氣喪失所引起的一種環境逆境。因此，當我們討論淹水逆境時，事實上是討論氧氣喪失逆境 (oxygen deprivation stress)。討論淹水逆境生理之文章很多 (高 1988, Crawford and Braendle 1996, Drew 1990, Jackson 1985, Jackson 1990, Jackson et al. 1991)，本文只簡要的討論植物在淹水逆境或氧氣喪失逆境下之生理。

二、淹水逆境會促進乙烯之合成

淹水會造成土壤的氣體交換受阻，導致土壤內的氧氣漸漸減少，因此，植物的根在淹水時會先處於低氧狀態，然後才遭遇到無氧狀態。土壤內氧氣含量減少，對植物根最主要的影響是促進乙烯的合成 (Jackson 1982)。植物在淹水逆境下，根內乙烯含量的增加係經由二種機制所造成。根內乙烯含量的高低與乙烯形成速率及乙烯擴散到外圍環境的能力有關。淹水處理使得根被水分子包圍，乙烯不易擴散到水中，而在根內累積，此為乙烯含量增加的第一種機制。第二種機制是低氧可促進合成乙烯的前身物 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) 之合成，而使乙烯合

成增加 (Bradford and Yang 1980)。ACC 轉變為乙烯是一個需要氧的過程，在長期淹水的無氧狀況下，ACC 在根內不會轉變為乙烯，但可經由木質部運送到地上部莖葉，而在有氧狀況下，在莖葉內將 ACC 轉變為乙烯。乙烯可誘導與控制許多適應的反應，使得植物根能獲得較多的氧氣，因而避免無氧狀態的傷害。此外，乙烯也會引起一些症狀，使得植物根可以應付氣體交換之降低。

三、淹水會抑制植物生長

植物在沒有氧氣的狀態下不會繼續生長。在通氣良好的田間，根可以深入土層以獲取水分與養分；在淹水的田間，根生長侷限於土壤表面，因而容易遭遇缺水之現象，同時增加其對肥料的需求 (Armstrong 1978)。在淹水的土壤環境下，豆科植物無法形成行固氮作用的根瘤 (Minchin and Pate 1975)、幫助根吸收磷之內生根菌 (vesicular-arbuscular mycorrhizae) 亦不會發育 (Khan 1974)。

四、淹水會促進通氣組織的形成

為了適應淹水狀況下的低氧環境，植物可以在莖基部 (水面上方) 形成不定根，或是在淹水狀況下生長的根內形成通氣組織 (aerenchyma)。通氣組織主要是由於皮層細胞瓦解與死亡而形成空腔，該空腔可做為氣體交換的通道，讓氧氣得以由地上部傳送到缺氧的根中。水生植物如水稻與野生稻 (*Zizania aquatica*)，即使生長在排水良好狀況下，根亦具有通氣組織，說明該類植物通氣組織之形成會受遺傳所控制。淹水狀況下，水稻根則可形成更多的通氣組織。乙烯被認為是誘導通氣組織形成之主要荷爾蒙。主要證據為：(一) 外加乙烯處理可使單子葉植物根形成通氣組織，而此作用可被乙烯作用抑制劑 (銀離子) 所抑制 (Drew et al. 1981)，(二) 乙烯合成抑制劑如 CoCl_2 或 aminooxyacetic acid (AOA)，可抑制低氧下的根形成通氣組織 (Koning 1982)，(三) 根在低氧下，促進乙烯合成與通氣組織之形成 (Jackson 1985)，(四) 氮氣抑制乙烯之合成，亦可抑制通氣組織的形成 (Drew et al. 1979)。Kawase (1981a, b) 認為纖維素分解酵素 (cellulase) 可能參與通氣組織的形成。Saab 與 Sachs (1995) 由玉米中篩選到一種淹水所誘導的基因，簡稱為 1005 基因，它所碼定的蛋白質類似 xyloglucan endo-transglycosylase (XET)。XET 被認為可能與通氣組織之形成有關 (Saab and Sachs 1996)。主要的證據為：(一) 淹水狀態下，1005 mRNA 會在後來可形成通氣組織的根內表現與累積，(二) 淹水狀態下處理乙烯合成抑制劑 AOA，會

抑制通氣組織的形成，同時完全的抑制 1005 mRNA 的累積，(三) 在有氧狀況下處理乙烯，可導致通氣組織的形成，同時亦可誘導 1005 mRNA 基因之表現。

五、淹水會促進不定根之形成

淹水植物的莖基部會形成不定根，這些不定根可以橫向生長或向上生長，也就是根的生長具有背地性之特性(Wample and Reid 1978)。在無氧下根的生長停止，因此不定根橫向生長或向上生長是一種低氧下的生理反應，而不是無氧下的生理反應。理論上，不定根的形成是一種適應淹水的機制，利用此新根來取代原有根系的作用 (Jackson and Drew 1984)，這些不定根形成的部位接近水面或是與形成通氣組織的莖相連接，甚至有些不定根就具有通氣組織，因而這些不定根可獲得較原始根系為多的氧氣。耐淹水的木本植物，經淹水後，可在原有的根系附近形成新根，或者在莖淹水的部位形成不定根。不耐淹水的木本植物，淹水後原有的根系死亡，且不會形成不定根。植物淹水後根系的分布情形，與是否耐淹水有關。耐淹水的 Rumex crispus 與 Rumex palustris，可以在淹水土壤的上層 10 公分處形成新的耐淹水的根，而不耐淹水的 Rumex acetosa，其根之分佈不發生改變，仍然是垂直生長的分佈 (Voeselek et al. 1989)。乙烯與 auxin 都曾被認為與淹水所誘導的不定根形成有關。最近 Visser et al. (1996) 的結果顯示，淹水後所產生的高濃度乙烯，會增加對 auxin 之敏感度，而誘導不定根之形成。莖基部碳水化合物的累積可能是另外一種誘導不定根形成的原因。Fabijan et al. (1981)則認為正常狀況下，根會提供一些抑制不定根形成的物質，而淹水時，這些物質無法供應，因而導致不定根形成。Cytokinins 或 gibberellins 可能就是這類物質。

六、淹水會促進氣孔關閉與葉片凋萎

植物最早出現的淹水症狀是氣孔關閉與葉片凋萎。氣孔關閉與葉片凋萎的現象都與葉片缺水有關。淹水植株的葉片之氣孔關閉與 abscisic acid(ABA)累積有關。此 ABA 的累積發生在淹水後與葉片脫水前 (Jackson 1991)。葉片累積的 ABA 可能來自根部所合成的 ABA (Zhang and Davies 1987)，或是葉片內所合成 (Jackson 1991)。Hwang and Van Toai (1991) 提出證據說明 ABA 會誘導玉米耐淹水。植物在淹水後幾小時內即會表現凋萎現象 (Jackson and Drew 1984)，此可能是水分在根內移動的阻力增加，水分流向地上部減慢所致 (Kramer and Jackson 1954)。然而，凋萎現象是

短暫的，當根死亡後，水分進入根之阻力即顯著降低。有些植物在淹水後不會有凋萎現象，特別是當蒸散作用速率較低，或是氣孔關閉導致水分喪失量小於根所吸收之水分時，植物皆不會出現凋萎現象。

七、淹水會促進莖基部肥大

另外一種典型的淹水症狀為莖基部肥大 (hypertrophy)。莖基部肥大主要是由於輻射性細胞分裂與擴大所造成。通常此現象會伴隨著細胞的瓦解與通氣組織的形成，因此可以視為是一種適應淹水的機制，使由地上部擴散到根的氧氣量增加 (Kawase 1981, Wample and Reid 1979)。

八、淹水會使葉下垂生長

葉下垂生長 (leaf epinasty) 是由於葉柄之向軸面與背軸面的生長速率不一致所造成。淹水所造成的葉下垂生長是由乙烯所誘導 (Jackson 1985)。葉下垂生長後，葉片接受光線的量與強度減少，使得蒸散作用降低，減少水分的散失，因此亦可視為適應淹水的一種機制。

九、淹水會抑制莖葉之生長

地上部生長的抑制，也是淹水後缺氧的一種症狀。根在無氧狀況下，會嚴重抑制葉片與莖的生長。短時間的生長受抑制，可能是由於氮素或其它主要元素缺乏，或者是受乙烯控制。長時期淹水，生長速率之下降可能與代謝作用所產生的一些有毒物質，或者是由於缺水與缺少養分。一些水生植物如深水水稻 (deep-water rice)，淹水反而促進地上部的生長。淹水促進深水水稻幼苗芽鞘的生長與成熟植株的節間生長。此促進作用與乙烯增加對 gibberellin 敏感度有關 (Raskin and Kende 1984)。乙烯降低深水水稻節間 ABA 含量與增加 GA_1 含量，去除乙烯則會降低組織對 gibberellin 的敏感度 (Hoffmann-Benning and Kende 1992)。

十、淹水會加速葉片老化與脫落

長期淹水會導致葉片老化與脫落加速。葉片老化加速的原因，很可能是 cytokinins 含量降低與 ABA 含量增加，因而誘導氣孔關閉，然後促進葉片老化。葉片脫落的加速則是受乙烯所控制。葉片老化與脫落加速，可降低地上部與根之比值，也是植物適應淹水的一種機制。

十一、淹水會抑制粒線體電子傳遞

粒線體電子傳遞最後一個步驟是以氧氣做為接受體。淹水處理氧氣含量漸漸降低，根內粒線體電子傳遞之進行被抑制是可以理解的。根粒線體電子傳遞被抑制的結果是 ATP 無法合成與 NADH 不會被利用。NADH 不會被利用，NADH 與 NAD 的比值則會增加，因而抑制檸檬酸循環(citric acid cycle) 內之酵素活性，導致檸檬酸循環之進行受到抑制。ATP 無法合成，則會使得淹水處理的根細胞內 ATP 含量降低。促進解糖作用 (glycolysis) 之進行是使 ATP 含量增加的一種方法。然而解糖作用所形成 ATP 的效率很低，不如粒線體的呼吸作用。解糖作用被促進後的結果是累積大量的 pyruvate。如果解糖作用能繼續進行，NADH 要被氧化為 NAD，累積的 pyruvate 因而轉變為乳酸(lactic acid) 或乙醇。乳酸或乙醇的累積則可能對根細胞產生毒害。Crawford (1967, 1978) 認為淹水造成根受傷害的原因，就是由於累積過多的乙醇。根據 Crawford 的說法，如果植物耐淹水，根細胞在淹水或無氧狀況下不會形成大量的乙醇。然而，耐淹水的水稻與大麥，乙醇脫氫酵素活性反而增加 (Wignarajah et al. 1976)。目前，也沒有證據顯示淹水狀況下乙醇所累積的濃度足以使根細胞產生毒害 (Jackson et al. 1982)。lactic acid 的累積可使得 pH 下降，亦即使細胞質酸化(cytoplasmic acidosis)，此細胞質酸化很可能是造成根細胞傷害的主要原因(Roberts et al. 1984a, b, 1992)。如果根細胞能夠形成乙醇，理論上則可阻止細胞質酸化的進行。因此，Crawford 的說法，可以修正為，耐淹水植物的根細胞所以會耐淹水，是由於根細胞容易形成乙醇，而阻止細胞質的酸化。

十二、回氧傷害與自由基的形成有關

大部份植物組織在無氧狀況下產生傷害。但也有的植物組織，在無氧處理後，恢復氧氣之供給會產生傷害，此種傷害稱之為回氧傷害 (postanoxia injury)。回氧傷害被認為與氧的毒害有關。氧毒害係由自由基所引起。超氧自由基 (O_2^-) 是氧還原過程中第一個產物，具有很強的活性，同時可轉變為其它有毒的氧族自由基，引起毒害。超氧自由基可經由不同的機制形成。植物組織在無氧狀況下，NADH 與 NAD 比值高，電子傳遞載體之電子已飽和，當氧氣恢復供給時，電子很容易傳遞給氧分子，而形成超氧自由基。在淹水狀況下，植物根常會吸收較多的 Fe^{2+} ， Fe^{2+} 可以經由 Fenton 或 Haber-Weiss 反應，將 O_2^- 轉變為氫氧自由基 (OH) (Halliwell and Gutteridge, Hendry and Brocklebank 1985)。超氧歧化酵素 (superoxide dismutase) 可去除超氧自由基，因此超氧歧化酵素的活性大小可決定能否去除超氧自由基之毒

性。

植物的回氧傷害，類似人類或動物系統的 reperfusion injury 或再供氧傷害 (reoxygenation injury)。動物系統裏，局部缺血或低氧的組織再供給氧時會造成傷害，此種傷害亦與自由基之形成有關，添加抗氧化酵素如超氧歧化酵素，可去除此種傷害 (Halliwell and Gutteridge 1989)。

Iris germanica 之根狀莖 (rhizome) 不耐淹水或不耐無氧，無氧下的根狀莖恢復供給氧氣後，脂質過氧化作用顯著的增加，然而耐無氧或耐淹水的 *Iris pseudacorus* 在恢復氧氣供給後，脂質過氧化作用不會增加。也就是說，*Iris pseudacorus* 不會有回氧傷害 (Hunter et al. 1983)，其原因是在無氧狀況下，誘導超氧歧化酵素之合成，可克服自由基的傷害 (Munk et al. 1987)。短時間(1-2 小時) 無氧處理大豆根，其回氧傷害程度比長時間 (3-5 小時)無氧處理嚴重 (Van Toai and Bolles 1991)。主要的原因為短時間無氧處理產生的超氧自由基 (superoxide radicals) 比長時間無氧處理為多，且誘導的超氧歧化酵素活性亦低於長時間處理 (Van Toai and Bolles 1991)。

引用文獻

1. 高景輝 1988 淹水與植物發育 科學農業出版。
2. Armstrong A. C. 1978 The effect of drainage treatments in cereal yields: result from experiments on clay lands. J. Agric. Sci. 9: 229-235.
3. Bradford K. J. and Yang. S. F. 1980 Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. Plant Physiol. 65: 322-326.
4. Crawford R. M. M. 1967 Alcohol dehydrogenase activity in relation to flooding tolerance in roots. J. Exp. Bot. 18: 458-464.
5. Crawford R. M. M. 1978 Metabolic adaptations to anoxia. In: D. D. Hook and R. M. M. Crawford (eds), Plant Life in Anaerobic Environments. pp. 119-136. Ann Arbor Sci. Publ., Ann Arbor, Michigan.
6. Crawford R. M. M. and Braendle R. 1996 Oxygen deprivation stress in a changing environment. J. Exp. Bot. 47: 145-159.
7. Drew M. C. 1990 Sensing soil oxygen. Plant Cell Environ. 13: 681-693.
8. Drew M. C., Jackson M. B., Giffard S. 1979 Ethylene-promoted adventitious

- rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. *Planta* 147: 83-88.
9. Drew M. C., Jackson M. B., Giffard S. C. and Campbell R. 1981 Inhibition by silver ions of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to exogenous ethylene is to oxygen deficiency. *Planta* 153: 217-224.
 10. Fabijan D., Yeung E., Mukherjee I. and Reid D. M. 1981 Adventitious rooting in hypocotyls of sunflower (*Helianthus annuus*) seedlings. *Physiol. Plant.* 53: 578-588.
 11. Halliwell B. and Gutteridge J. M. C. 1989 *Free Radicals in Biology and Medicine* (2nd ed.). Clarendon Press, Oxford.
 12. Hendry G. A. F. and Brocklebank K. T. 1985 Iron-induced oxygen radical metabolism in waterlogged plants. *New Phytol.* 101: 199-206.
 13. Hoffman-Benning S. and Kende H. 1992 On the role of abscisic acid and gibberellin in the regulation of growth in rice. *Plant Physiol.* 99: 1156-1161.
 14. Hunter M. I. S., Hetherington A. M. and Crawford R. M. M. 1983 Lipid peroxidation- a factor in anoxia intolerance in *Iris* Species? *Phytochemistry* 22: 1145-1147.
 15. Hwang S. Y. and Van Toai T. T. 1991 Abscisic acid induces anaerobiosis tolerance in corn. *Plant Physiol.* 97: 593-597.
 16. Jackson M. B. 1982 Ethylene as a growth promoting hormone under flooded conditions. In: P. F. Wareing (ed.), *Plant Growth Substances*. pp.291-301. Academic Press, London.
 17. Jackson M. B. 1985 Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 56: 145-174.
 18. Jackson M. B. 1990 Hormones and developmental changes in plants subjected to submergence or soil waterlogging. *Aquatic Bot.* 38: 49-72.
 19. Jackson M. B. 1991 Regulation of water relationships in flooded plants by ABA from leaves, roots and xylem saps. In: W. J. Davies and H. G. Jones (eds.), *Abscisic acid: Physiology and Biochemistry*. pp. 217-226. Bios. Scientific, Oxford.
 20. Jackson M. B. and Drew M. C. 1984 Effects of flooding on growth and metabolism

- of herbaceous plants. In: T. T. Kozlowski (ed.), *Flooding and Plant Growth*. pp. 47-128. Academic Press, Orlando, Florida.
21. Jackson M. B., Davies D. D. and Lambers H. 1991 *Plant Life Under Oxygen Deprivation*. SPB Academic Publ., The Hague.
 22. Kawase M. 1979 Role of cellulose in aerenchyma development in sunflower. *Am. J. Bot.* 66: 183-190.
 23. Kawase M. 1981 Effect of ethylene on aerenchyma formation. *Am. J. Bot.* 68: 651-658.
 24. Khan A. G. 1974. The occurrence of mycorrhizas in halophytes, hydrophytes, and of Endogone species in adjacent soils. *J. Gen. Microbiol.* 81: 7-14.
 25. Konings H. 1982 Ethylene-promoted formation of aerenchyma in seedling roots of Zea mays L. under aerated and non-aerated conditions. *Physiol. Plant.* 54: 119-124.
 26. Kramer P. J. and Jackson W. T. 1954 Causes of injury to flooded tobacco plants. *Plant Physiol.* 29: 241-245.
 27. Minchin F. R. and Pate J. S. 1975 Effects of water, aeration and salt regime on nitrogen fixation in nodulated legume - definition of an optimum root environment. *J. Exp. Bot.* 26: 60-69.
 28. Monk L. S., Fagerstedt K. V. and Crawford R. M. M. 1987 Superoxide dismutase as an anaerobic polypeptide. *Plant Physiol.* 85: 1016-1020.
 29. Rakin I. and Kende H. 1984 Role of gibberellin in growth response of submerged deep water rice. *Plant Physiol.* 76: 947-950.
 30. Roberts J. K. M., Callis J., Wemmer R., Walbot V. and Jardetzky O. 1984a. Mechanism of cytoplasmic pH regulation in hypoxic maize root tips and its role in survival under hypoxia. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 81: 3379-3383.
 31. Roberts J. K. M., Callis J., Jardetzky O., Walbot V. and Freeling M. 1984b. Cytoplasmic acidosis as a determinant of flooding intolerance in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 81: 6029-6033.
 32. Roberts J. K. M., Hooks M. A., Miaulis A. P., Edwards S. and Webster C. 1992 Contribution of malate and amino acid metabolism to cytoplasmic pH regulation in

- hypoxic maize root tips studied using nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Plant Physiol.* 98: 480-487.
33. Saab I. N. and Sachs M. M. 1995 Complete cDNA and genomic sequence encoding a flooding-responsive gene from maize (*Zea mays* L.) homologous to xyloglucan endo-transglycosylase. *Plant Physiol.* 108: 439-440.
34. Saab I. N. and Sachs M. M. 1996 A flooding-induced xyloglucan Endo-transglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. *Plant Physiol.* 112: 385-391.
35. Visser E. J. W., Cohen J. D., Barendse G. W., Blom C. W. P. M. and Voeselek L. A. C. J. 1996 An ethylene-mediated increase in sensitivity to auxin induces adventitious root formation in flooded *Rumex palustris* Sm. *Plant Physiol.* 112: 1687-1692.
36. Voeselek L. A. C. J., Blom C. W. P. M. and Pourvels R. H. W. 1989 Root and shoot development of *Rumex* species under waterlogged conditions. *Can. J. Bot.* 67: 1865-1869.
37. Wample R. L. and Reid D. M. 1979 The role of endogenous auxin and ethylene in the formation of adventitious roots and hypocotyl hypertrophy in flooded sunflower plants (*Helianthus annuus* L.). *Physiol. Plant.* 45:219-226.
38. Wignarajah K., Greenway H. and John C. D. 1976 Effect of waterlogging on growth and activity of alcohol dehydrogenase in barley and rice. *New Phytol.* 77: 585-592.
39. Zhang J. and Davies W. J. 1987 ABA in roots and leaves of flooded pea plants. *J. Exp. Bot.* 38: 649-695.