

作物水分胁迫补偿效应研究进展

郭相平, 张烈君, 王 琴, 郝树荣, 王为木

(河海大学现代农业工程系, 江苏 南京 210098)

摘要 根据国内外水分胁迫补偿效应的研究成果和笔者近年来的试验资料, 对水分胁迫补偿效应的研究进展进行了分析和总结. 分析结果表明, 水分胁迫期间或旱后复水, 作物在生长发育、干物质累积以及根系活力、叶绿素浓度、叶片光合作用等方面均可出现补偿效应, 补偿程度与水分胁迫程度、胁迫时期和胁迫持续时间有关, 营养生长阶段或生殖生长阶段的初期, 水分胁迫往往具有较好的补偿效应. 论述了光合作用、补偿生长之间的关系, 对补偿效应产生的机制进行了初步探讨. 提出了在补偿效应的产生条件、变化规律、生理生态机制以及在田间尺度上的效应等方面需要进一步研究的问题.

关键词 复水; 水分胁迫; 补偿效应; 研究进展

中图分类号 S275 文献标识码 A 文章编号 1000-1980(2005)06-0634-04

有关水分胁迫对作物影响的研究成果已经很多, 大部分研究集中于水分胁迫的负面影响上, 认为水分胁迫在减少水分消耗的同时, 必然导致作物生长发育的抑制和产量降低. 但近年来的研究发现, 水分胁迫具有某种程度的正面效应, 如果运用得当, 可能会对作物的生长发育以及产量和品质等起到积极作用, 即水分胁迫具有补偿作用.

一般认为, 水分胁迫的补偿效应是指作物受到阈值内的水分胁迫后, 在具有恢复因子和过程条件下, 在构件和生理水平上所产生的有利于作物生长发育和产量形成的能力. 水分胁迫的补偿效应包括 2 个方面, 一是水分亏缺条件下的补偿供水效应, 表现为胁迫后复水出现的生长加快、光合、蒸腾速率提高等; 二是作物旱后补偿效应, 即胁迫期间的变化, 如根系活力的增加和形态的改善等.

水分胁迫的补偿效应是非充分灌溉条件下作物能够保持较高产量甚至超过充分灌溉处理的主要原因之一. 因此, 研究水分胁迫的补偿效应对于丰富非充分灌溉理论, 提高作物水分利用效率具有重要理论价值和现实意义.

1 补偿效应表现形式和发生规律

水分胁迫补偿效应的研究开始于补偿供水效应, 主要是农艺指标的补偿效应发生规律, 并试图利用某些生理指标的变化进行解释. 荆家海等^[1]的研究表明, 水分胁迫结束后, 玉米叶片生长加速. 苏 等^[2]发现旱后复水, 玉米株高和冠干重可恢复至接近充分供水处理. 郭相平、陈晓远等^[3,4]的研究表明, 胁迫期间根系平均长度和根冠比提高, 株高、叶面积和干物质相对增加速率可超过对照.

近年来, 补偿效应的研究开始从农艺指标转向生理指标, 并试图用生理指标的变化解释前者的补偿规律. 试验发现, 水分胁迫处理玉米叶片可溶性糖的含量增加, 叶片渗透调节能力提高, 根系活力增加, 叶片光合速率、蒸腾速率、气孔导度等可在复水后短时间内超过对照, 然后与对照逐渐接近; 干旱环境下某些 C₃ 作物的 PEP 羧化酶活性增加, 夜间出现 CAM 植物代谢途径^[5]; 旱作物营养生长阶段胁迫处理根系活力增加, 并可在复水后较长时间内高于对照(充分供水). 研究发现, 玉米苗期水分胁迫可以延缓灌浆期叶片和根系的衰老, 具有较长的后效性^[6], 与一般认为水分胁迫可以加速衰老的结论有所不同. 笔者通过测坑试验发现, 分

蘖期重旱处理的水稻收获期可推迟 1 周以上,表现出与旱作物类似的结果,但水稻分蘖期胁迫却可能降低根系 TTC 还原强度,而在复水后超过对照,与玉米有所不同(表 1)。

表 1 不同生育阶段水分胁迫对根系活力的影响

Table 1 Effect of water stress on root activity in different growing stages

生育阶段	水分处理	TTC 还原强度/(mg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	
		胁迫结束时	复水后
水稻 分蘖期	充分灌溉(对照)	0.29	0.12
	轻旱	0.17	0.43(5 d)
	重旱	0.24	0.25(5 d)
水稻 拔节期	充分灌溉(对照)	0.07	0.01
	轻旱	0.08	0.08(25 d)
	重旱	0.12	0.06(25 d)
玉米苗期	充分灌溉(对照)	0.11	0.09
	轻旱	0.13	0.11(25 d)
	重旱	0.14	0.13(25 d)

注(1)表中数据为 2004 年盆栽资料;(2)括号内数值表示复水后天数;(3)根系活力用 TTC 还原强度表示。

适宜水分胁迫能够改变光合同化物的分配方向,促进同化物从营养器官向生殖器官转移,减少生长冗余和有效资源的消耗。这种变化使得胁迫处理在营养生长受到抑制、干物质累积量较小的情况下仍可获得较高的经济产量^[3,7]。此外,水分胁迫可能对作物的品质产生某些有益的影响,如改善果实的营养品质或外观品质,可补偿由于产量降低而引起的经济效益下降。

水分胁迫不仅影响作物的生理指标,而且对生态指标也有影响。有研究表明,水分胁迫可以改善冠层结构、茎蘖动态及株型等,从而可能有利于产量的提高^[8]。

2 水分胁迫补偿效应的产生条件

胁迫历时、胁迫程度和胁迫时期对补偿效应影响较大。对水稻、玉米等作物供水补偿效应的试验研究表明,在作物营养生长后期或生殖生长初期进行水分胁迫,作物生理和农艺性状的补偿效果较好(表 1);若胁迫时期过早,或胁迫程度过重,则补偿生长的效果较差。在一定范围内,前期水分胁迫的补偿效应随胁迫程度的加重而更趋明显,并可能出现超越补偿作用,而在生殖生长阶段,轻度胁迫补偿效应较好^[3,5,9]。因此,合理掌握胁迫因子组合对农业生产具有实际意义。

笔者通过玉米试验发现,复水后地上部分补偿生长、叶片功能的改善往往和根系有关。若胁迫期间根系活力提高,且根量(长度和干物质累积量)没有大幅度减少,则复水后叶片和干物质补偿生长效果较明显;若胁迫过重,或胁迫发生在根系生长完成之后,导致胁迫期间根系活力下降,则水分胁迫只表现为抑制效应。后期叶片生理活性(绿叶面积、光合速率等)的提高也和根系活力的提高相一致^[3]。据此推断,对于玉米而言,水分胁迫后产生相对发达的根系和较高的生理活性是补偿生长产生的必要条件。而根系活力的提高,往往只能在根系尚未完全发育,生长中心在地下时实施胁迫才能实现,这也可能是前期水分胁迫补偿生长效果较好的主要原因。在生殖生长初期,轻度胁迫可能产生补偿生长效应;在营养生长完成后,如灌浆期,轻度胁迫能够促进光合同化物向籽粒的转移,有助于产量的提高,但重度胁迫则抑制光合同化物的合成,导致减产。

大多数试验表明,水分胁迫的补偿效应是有限的,胁迫处理可以提高水分生产效率,但干物质累积量下降,多表现为减产现象^[3,4],但也有经济产量和干物质产生超越补偿的报道^[9,10]。

3 水分胁迫补偿效应产生机理

目前,对水分胁迫补偿效应机理的研究多为对补偿生长机理的解释。从栽培学角度,一般认为,水分胁迫改善了根系的形态和活力,使其吸收水肥的能力增加,导致补偿生长的出现。苏 等^[2,11]认为,渗透调节能力提高是补偿生长产生的重要原因。霍治国等^[10]推测,作物可能存在某种记忆功能,中轻度水分胁迫结束复水后能诱发其记忆功能的恢复,从而刺激其出现补偿生长。

光合作用是补偿效应的物质基础,补偿生长的出现与叶片光合作用的补偿效应密不可分,这已为大量试

验所证实.笔者通过水稻盆栽试验发现,复水后在叶绿素浓度接近的情况下,叶片光合速率显著提高,如表2所示.王泽港等^[12]的研究也发现,胁迫条件下叶片糖分的累积与光合作用降低具有较好的同步性.据此推测,作物补偿生长与叶片光合速率的增加之间,在一定范围内,可能存在某种反馈机制.在中、轻度胁迫条件下,叶片本身的光合潜力并未明显受到破坏.复水后,作物生长迅速,同化物消耗增加,使得叶片同化物累积减少,羧化阻力降低,光合速率提高,即库的拉力促进了光合作用的增强,而光合速率的提高为生长提供了更多的同化物,又使得生长加快.因此,若能够通过某种措施启动生长机制,则可能促进该系统向良性发展.因此复水后,促进生长的因素将促进光合作用的改善,从而为补偿生长提供启动力.

表2 水稻分蘖期胁迫复水前后叶绿素浓度和光合速率的变化

Table 2 Chlorophyll content and photosynthesis rate before and after water recovery in tillering stage

水分处理	胁迫 5 d		复水 10 d	
	叶绿素浓度/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	光合速率/($\text{CO}_2\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	叶绿素浓度/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	光合速率/($\text{CO}_2\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
轻度胁迫	3.26	7.61	4.15	20.16
重度胁迫	3.76	4.23	4.29	21.25
充分灌溉(对照)	3.34	11.78	4.00	14.92

前期水分胁迫补偿效应的后效性,可能是水分胁迫抑制叶片发育,导致作物叶片叶龄发生变化所致^[3,6],也可能与水分胁迫改变了作物体内酶的活性有关.大量试验表明,适宜水分胁迫可以提高作物体内SOD、CAT、POD等酶的活性^[13,14],并且在恢复供水后一定时段内仍然保持较高水平,从而增加了清除活性氧的能力,抑制叶片的衰老.但目前的研究多为不同品种之间的比较,缺少同一作物复水前后酶活性的比较.

4 需要进一步研究的问题

目前,对水分胁迫补偿效应的研究主要集中在作物尺度上,以农艺和生理指标变化规律研究居多,机理研究相对较少.由于作物品种、胁迫处理、土壤等试验条件差异较大,有些结论间尚有矛盾之处.研究者多从植物生理和栽培学角度出发,缺少与灌溉理论相关的系统试验设计,所得结论与实践应用尚有一定距离.因此,对以下问题的研究具有理论和现实意义.

a. 水分胁迫补偿效应的产生条件和变化规律.水分胁迫补偿效应的产生条件和效果对指导节水灌溉具有现实意义,而补偿效应的产生需要一定的条件,其效果也是有限的.目前对补偿效应的研究,主要集中在补偿生长和生态指标方面,而对能够产生较好(产量、品质)补偿效应的水分胁迫阈值和胁迫时期的组合研究不足,实践风险较大,难以用于指导生产实践,有待于进一步深入.

b. 补偿效应产生的机制.现有成果中,大多试验方案不是针对补偿效应机理研究而设计,测试项目较为单一,故研究成果虽多,系统成果却较少.由于品种、胁迫程度等条件差异较大,难以分析不同指标之间的相互关系,有些结论之间还有矛盾之处,许多解释还停留在推测阶段,有待于系统研究.

c. 在田间尺度上水分胁迫的补偿效应.目前有关水分胁迫补偿效应的研究仍集中于作物尺度上,较少考虑在田间尺度上对作物生态性状的研究.如何利用水分胁迫的补偿效应,协调个体与群体的关系,是作物节水高产的关键.这方面的研究尚不多见,需要进一步探讨.

参考文献:

[1] 荆家海,肖庆德.水分胁迫和胁迫后复水对玉米叶片生长速率的影响[J].植物生理学报,1987,13(1):51—57.
[2] 苏山仑.拔节期复水对玉米苗期受旱胁迫的补偿效应[J].植物生理学通讯,1995,31(5):341—344.
[3] 郭相平.水分胁迫的滞后效应[D].南京:河海大学,2002.
[4] 陈晓远,高志红.干湿变化条件下小麦的补偿效应研究[J].内蒙古农业大学学报,2001,22(2):62—66.
[5] 黄占斌.干湿变化与作物补偿效应规律研究[J].生态农业研究,2000,8(1):30—33.
[6] LUDLOW M M,Ng T T. Water stress suspends leaf aging[J]. Plant science letters,1974,3:235—240.
[7] 杨建昌.外源植物激素对水稻光合能力与产量的影响[J].江苏农学院学报,1995,16(1):27—31.
[8] 彭世彰,郝树荣.节水灌溉水稻高产优质成因分析[J].灌溉排水,2000,19(3):3—7.

- [9]陈晓远,罗远培.开花期复水对受旱冬小麦的补偿效应研究[J].作物学报,2001,27(4):512—516.
- [10]霍治国,白月明,温民,等.水分胁迫效应对冬小麦生长发育影响的试验研究[J].生态学报,2001,21(9):1527—1530.
- [11]HSIAO T C.Plant response to water stress[J].Ann Rev Plant Physiol,1973,24:519—570.
- [12]王泽港,梁建生,曹显祖,等.半根干旱胁迫处理对水稻叶片光合特性和糖代谢的影响[J].江苏农业研究,1999,20(3):21—26.
- [13]VAN C W,WILLEKENS H,BOWER C,et al.Elevated levels of superoxide dismutase protect transgenic plants against ozone damage[J].Bio Technology,1994,12:165—168.
- [14]ZHANG J X,KIRKHAM M B.Drought stress induced changes in activities of superoxide dismutase,catalase,and peroxidase in wheat species[J].Plant Cell Physiol,1994,35(5):785—791.

Advances in compensatory effects response to water stress

GUO Xiang-ping,ZHANG Lie-jun,WANG Qin,HAO Shu-rong,WANG Wei-mu

(*Department of Modern Agricultural Engineering,Hohai University,Nanjing 210098,China*)

Abstract A summary was made on the development of research on the compensatory effects of water stress based on an analysis of predecessors' research work and authors' experimental result. It is indicated that the compensatory effects on the growth, dry matter accumulation, root activity, chlorophyll content, and photosynthesis rate of crops are likely to appear during the period of water stress or water recovery after water stress, that the degree of compensation depends on the stress intensity, the stress stage, and the duration of stress, and that the water stress during the vegetative period or the early reproductive period of crops often results in better compensatory effects. Furthermore, the relationships between photosynthesis, root activity, and compensatory growth of plants were discussed for investigation of the mechanism of compensatory effects. Finally, some issues for further study about the generation of the compensatory effects and their regularities and physiological and ecological mechanism as well as compensatory effects in field scale were proposed.

Key words water recovery; water stress; compensatory effect; advance in research