

作物干旱胁迫及复水的补偿效应研究进展

郝树荣 郭相平 张展羽

(河海大学农业工程学院,江苏 南京 210098)

摘要 胁迫及复水条件下,作物表现出明显的补偿效应,这对非充分灌溉理论及农业生产有重要的指导意义。从补偿效应的研究历史、应用、内涵、表现形式、可能机制和产生条件等方面进行了全面分析,并对进一步研究的问题提出了若干建议。

关键词 水分胁迫;复水;补偿效应;研究进展

中图分类号:S311 文献标识码:A 文章编号:1006-7647(2009)01-0081-04

Research progress on compensatory effects of crops in drought stress and rehydration//HAO Shu-rong ,GUO Xiang-ping , ZHANG Zhan-yu(College of Agricultural Engineering , Hohai University , Nanjing 210098 ,China)

Abstract : Crops exhibits a significant compensatory effect under drought stress and rehydration conditions , which has important directive significance to non full irrigation theory and agricultural production. The research history , application , connotation , manifestation , probable mechanism and production of the crop compensation effect are summarized , and some suggestions for further study are proposed.

Key words : water stress ; rehydration ; compensatory effect ; research progress

影响植物生产力的诸多因子中,水分不足造成的危害超过了其他逆境因子的总和^[1-2]。因此,如何有效地利用有限的水资源,提高粮食生产力,发展节水高效农业是实现农业持续增长的根本出路^[3-4]。以往关于水分胁迫对作物影响的研究很多,大部分集中于水分胁迫的负面影响上,认为胁迫在减少水分消耗的同时,必然对作物造成伤害^[5-6]。但近年的研究发现,并不是每种作物、每个生育期、任何程度的水分亏缺都会使作物减产,往往某一生育阶段适度的水分亏缺会对旱后作物的生长发育、产量的形成产生补偿^[7-9],补偿效应表现出作物并非仅仅是被动的受害者,作物对环境变化有快速感知和主动适应的能力,这可能是作物在非充分灌溉下获得较高产量的生物学基础。因此,补偿效应的研究对完善作物水分关系有重要的理论意义,对农业生产也具有更直接的现实意义。

1 补偿效应的研究历史和含义

我国自古就有“蹲苗”及水稻“晒田”的经验,即在作物苗期有意识地控制水分,使作物以后的生长更加健壮^[10]。20 世纪 30 年代,苏联学者就提出了

干旱锻炼的理论,得到了旱后复水光合速率明显升高的结果^[11]。20 世纪 70 年代相继有学者进行了恢复供水对受旱作物补偿效应的探索,Wenkert 等^[12]首次把旱后复水引起的生长称为补偿生长。以后又有许多学者的研究涉及小麦、玉米、马铃薯、高粱、糜子、大豆、谷子和向日葵等作物,并进一步证实了复水对作物的激发效应。山仑^[13]发现作物对水分胁迫的响应有一个从“伤害”到“适应”的过程,一定范围的水分胁迫后复水,往往会产生生长、生理和产量上的补偿。陈晓远等^[14]对冬小麦进行试验得到:即使苗期较严重的缺水,只要在开春后某个阶段恢复供水,其生长速率及干物质积累均受到促进。由此可见,水分胁迫补偿效应可理解为作物受到阈值内的水分胁迫后,在具有恢复因子(复水)和过程(时间)的条件下,表现出的在生理生化和农艺指标上有利于作物生长、产量提高和品质改善的能力。

2 补偿效应的表现形式

补偿效应有 4 个方面的表现:①胁迫期间作物为适应水分亏缺表现出的积极性响应;②旱后复水生长加快,光合速率、生物量累积提高的响应;③提

高作物对再次水分胁迫的适应性 ;④前期胁迫延缓后期衰老的后效性反应。

2.1 胁迫期间作物的积极响应

研究发现快速干旱叶片伸长在 5 h 内降为零 ,而缓慢干旱需 20 h ,暗示作物在胁迫过程中产生了适应性的调节机制 ,这成为探究补偿效应的客观基础。干旱胁迫下植物能通过感知刺激产生和传导信号 ,发生生理生态变化 ,并启动各种防御机制适应胁迫 ,如 :胁迫下根部产生 ABA(脱落酸)可降低气孔导度^[15] ,气孔群耦合可形成气孔振荡^[16] ,体内 IAA(吲哚乙酸)减少可降低生长速率或通过脱落老叶、减小叶面积等方式减少水分散失 ;另外胁迫可使根冠形态、结构发生改变 ,如诱导根长加深、根毛数量增多、抑制叶片发生、单叶面积增大、增加叶片陡峭度、卷曲叶子减少光吸收、增加茎粗防止后期倒伏等^[17-18] ,从而为旱后复水的补偿奠定基础。

2.2 旱后复水作物的补偿响应

旱后复水作物生长发育、生理功能和生产力可得到明显的补偿 ,这已被大量研究证实 ,如 :荆家海等^[19]较早报道玉米旱后复水叶片生长加速 ;郭贤仕等^[20]发现谷子前期旱后复水 ,光合速率和干物质日平均增长速率明显高于正常供水处理后的光合速率和干物质日平均增长速率 ;关义新等^[21]认为 ,开花期旱后复水雌穗被干旱延迟的发育部分恢复 ,穗长、穗粗及穗重均有明显的补偿。但是旱后复水补偿的响应方式不尽相同 :Acevedo 等^[22]发现作物在胁迫解除后 ,存在短暂的快速生长 ,以部分补偿胁迫损失 ;有研究提出复水后的补偿可能是阶段性的 ,只在胁迫解除后一段时间有超过对照生理代谢及生长的现象发生^[16] ;也有人提出 ,补偿可能只是分配性反应 ,土壤水分的变化通过改变同化物向根冠的分配比例 ,减少根冗余 ,实现地上部的补偿。

2.3 作物对再次水分胁迫的适应性

经历过水分胁迫的作物对以后干旱的适应能力明显提高。梁宗锁等^[23]认为 ,玉米在 3 ~ 7 叶期经历缓慢干旱再复水的干湿交替后 ,叶片的渗透调节能力明显增加。余叔文等^[24]研究发现 ,小麦苗期控水后生长加强 ,后期再次受旱时体内含水量增加、结实器官受损减小。郝树荣^[17]研究发现 ,水稻经分蘖期干旱 ,拔节期再次干旱时 ,叶片 MDA(丙二醛)含量与不胁迫水稻的叶片 MDA 含量没有明显差异 ,这在一定程度上反映植株对干旱的适应性可使其生理代谢维持正常的水平。

2.4 前期胁迫延缓后期衰老的后效性反应

旱后复水不但能促进短期内作物的快速生长 ,而且对后期生长有明显影响。郝树荣^[17]研究发现 ,

在非胁迫水稻株高停止生长时 ,复水处理穗节仍在继续伸长 ,穗长的明显提高使产量的补偿成为可能 ;Subramanian 等^[25]及郭相平等^[26]研究发现 ,复水处理延长了叶片功能期、提高了后期光合速率 ,为产量的补偿奠定了良好的冠层条件。

3 补偿效应的产生条件

3.1 水分胁迫时期

不同生育时期补偿效应的表现不同。苗期水分胁迫可以通过旱后复水的快速补偿生长来弥补前期减少的生长量 ,后期水分胁迫可以通过加快发育进程和灌浆速率来弥补产量的损失 ,相比之下早期水分胁迫后复水作物生长的补偿能力更强^[27]。李凤英等^[28]试验表明 ,玉米抽雄期旱后灌浆期复水 ,生理补偿表现为短时效应 ,产量补偿不显著 ,而苗期旱后拔节期复水 ,生长表现为超补偿 ,生理补偿持续时间较长 ,产量补偿也较大。郝树荣^[17]研究表明 ,直接遭受水分胁迫的根和叶 ,其根系活力和光合速率不会因复水得到恢复 ,复水后新生器官生理活性的提高才是作物产生补偿效应的主要贡献者 ,所以最佳的控水时期应在作物发育完成之前。

3.2 水分胁迫程度和历时

已有研究表明水分胁迫越重 ,补偿效应越明显 ;水分胁迫历时越长 ,恢复越缓慢。郭贤仕等^[20]对谷子的研究得出 ,前期中旱 ,WUE(水分利用效率)显著提高但籽粒产量变幅不大 ,而前期重旱后期增加少量供水能大幅度提高产量和 WUE。王密侠等^[29]试验发现 ,水分胁迫期间玉米生理活性下降 ,复水后轻、中度水分胁迫处理恢复至对照水平 ,且随水分胁迫程度加大补偿更明显。Xu 等^[30]对高粱研究后指出 ,短历时水分胁迫复水后 1 d 根系吸水达到对照的 63.5% ,而长历时水分胁迫复水后 1 d 根系吸水只有对照水平的 29.4%^[29]。张明炆等^[31]认为水稻生长前期对水分胁迫历时更敏感 ,短历时重旱、较长历时长旱产量补偿更高^[30]。

由此可见 ,可以创造旱后补偿效应的产生条件 ,人为诱导补偿的发生 ,以利于作物产量和 WUE 的提高。

4 产生补偿效应的可能机制

4.1 生态学机制

作物在长期适应环境的过程中积累了适应性的历史经验 ,这种经验以遗传信息的形式保存下来 ,使之对环境条件有一定的要求 ,可称为理想生态位。未来现实客观的环境条件是现实生态位。环境条件

是不断改变的,于是现实生态位与理想生态位就会产生差距,这种差距打破了作物生长发育与环境间现有的平衡。存活下来的作物必然不断缩小2种生态位间的差距,抵抗此差距对其生长发育的不利影响,这就是补偿效应。

4.2 生理学机制

4.2.1 渗透调节

渗透调节是植物适应干旱的重要生理机制,在水分胁迫下植物体内主动合成、积累渗透物质以降低渗透势、缩小植物与环境间的水势差,使作物避免向环境逸失水分,并使叶片细胞能在低水势下维持一定的膨压,从而对细胞内多种决定于膨压的过程具有保护作用^[32]。苏佩等^[33]发现玉米前期干旱、拔节期复水,短时间叶水势即可接近对照水平,而渗透势的恢复相对滞后,作物能在较长时间内维持较高的渗透能力,有利于受旱叶片迅速生长。梁宗锁等^[23]认为,玉米3~7叶期经历干湿交替后,叶片渗透调节能力明显增加^[23]。因此,渗透调节能力的强弱决定着作物补偿能力的强弱。

4.2.2 光合作用补偿

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密不可分,这已为大量试验证实。盛宏达等^[34]研究显示,小麦开花期干旱虽使光合作用明显下降,但未引起不可逆的生理伤害,复水后各部位叶片的光合能力均可恢复。郭相平等^[26]试验发现,玉米旱后复水叶片光合速率逐渐恢复并持续很长时间,最终生长达到对照水平。Kramer^[35]认为缺水使膨压降低而限制了延伸生长,但此时光合速率降低较小,积累的代谢产物可在膨压恢复时用于细胞壁的合成和其他代谢过程,从而表现为补偿生长。

4.2.3 内源激素调控

植物在对水分胁迫的适应过程中,内源激素起着信号传导并获得主动适应的作用。研究表明,干旱叶片水分状况未发生明显改变时,气孔导度已明显下降,同时ABA明显增加^[36],说明作物可以通过根系感应土壤水分变化,合成以ABA为载体的根源信号,促使气孔部分关闭,使复水后补偿生长有了可能。研究表明,水分胁迫时顶端组织合成IAA减少,即顶端优势的去除可刺激侧枝、分蘖等组织的活动,若营养充足这些分蘖可起到补偿作用。IAA还能显著影响K⁺的跨膜运输,刺激整个韧皮部的运输系统,使光合产物向着IAA多的部位运输。实际上,植物体内激素的平衡从根本上说是调节植物运集中心

的位置和强度,从而导致同化产物的最优化集中运转,引起补偿与超补偿反应。

5 补偿效应的研究展望

5.1 补偿效应产生条件和变化规律研究有待深入

补偿效应普遍存在,但并非任何胁迫都能产生补偿,产生有效补偿的条件研究不足。另外作物不同胁迫阶段、胁迫程度、胁迫历时的组合研究不多,胁迫组合方式下补偿产生的条件和规律研究更有实际意义。目前补偿效应的研究,主要集中在补偿生长和短期内个别生理指标的变化规律上,而对节水灌溉更为关注的WUE、产量、品质的研究不够。生理水平上的补偿比较微观,对产量的提高未必有效,最佳的单项指标组合不一定能达到最佳的补偿效果,难以指导实际生产。因此,从整体角度综合研究,将各个环节结合起来,才能更全面地解释补偿效应。

5.2 补偿和超补偿效应的机制研究

旱后复水补偿效应的机制研究一直是有争议的问题,只有在深入理解产生补偿和超补偿机制的基础上,才能更好地应用于实践。

5.3 研究中的尺度效应

节水农业研究的复杂性之一便是它的多层次、多尺度问题。以往多在作物个体水平上研究旱后复水补偿效应的规律,以期通过个体水平的研究推广到群体。但每一尺度都有别于其他等级的独特性质,存在的规律和产生的模式也有很大差别。因此,在个体水平研究的基础上,今后应向大田群体研究发展,使研究成果更有利于指导农业生产实践。

参考文献:

- [1] SAINI H S, WESTGATE M E. Reproductive development in grain crops during drought[J]. *Advances in Agronomy*, 2000, 68: 59-66.
- [2] 卜庆雁, 周晏起. 果树抗旱性研究进展[J]. *北方果树*, 2001(6): 1-3.
- [3] 罗良国, 任爱胜, 王瑞梅, 等. 我国农业可持续发展的水危机及广泛开展节水农业前景初探[J]. *节水灌溉*, 2000(5): 6-12.
- [4] 张薇, 司徒淞, 王和洲. 节水农业的土壤水分调控与标准研究[J]. *农业工程学报*, 1996, 12(2): 23-27.
- [5] 张丛志, 张佳宝, 赵炳梓, 等. 作物对水分胁迫的响应及水分利用效率的研究进展[J]. *节水灌溉*, 2007(5): 23-27.
- [6] 杨帆, 苗灵凤, 胥晓, 等. 植物对干旱胁迫的响应研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2007, 13(4): 586-591.
- [7] 孙宪芝, 郑成淑, 王秀峰. 木本植物抗旱机理研究进展[J]. *西北植物学报*, 2007, 27(3): 629-634.

[8]陈彦 朱奇 张永忠.植物超越补偿作用的研究进展[J].自然杂志 2000 22(2) 88-91.

[9]阿吉艾克拜尔 邵孝侯 钟华 ,等.调亏灌溉及其对烟草生长发育的影响研究[J].河海大学学报 :自然科学版 , 2006 34(2) :171-174.

[10]王家雄.移栽花假植蹲苗技术的应用[J].中国棉花 , 1980(3) 40-41.

[11]山仑 陈培元.旱地农业生理生态基础[M].北京 :科学出版社 ,1998.

[12]WENKERT W ,LEMON E R ,SINCLAIR T R. Leaf elongation and turgor pressure in field-grown soybean[J]. Apron ,1978 , 70 :761-764.

[13]山仑.我国节水农业发展中的科技问题[J].干旱地区农业研究 2003 21(1) :1-5.

[14]陈晓远 罗远培.土壤水分变动对冬小麦生长动态的影响[J].中国农业科学 2001 34(4) 403-409.

[15]周金鑫 胡新文 张海文. ABA 在生物胁迫应答中的调控作用[J].农业生物技术学报 2008 16(1) :169-174.

[16]姬谦龙.不同基因型美国黑核桃对干旱胁迫的适应机制研究[D].泰安 :山东农业大学 2002.

[17]郝树荣.作物干旱胁迫及复水的补偿效应研究[D].南京 :河海大学 2008.

[18]茆智 崔远来 李远华.水稻水分生产函数及其时空变异理论与应用[M].北京 :科学出版社 2003.

[19]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.

[20]郭贤仕 山仑.前期干旱锻炼对谷子水分利用效率的影响[J].作物学报 ,1994 20(3) 352-356.

[21]关义新 戴俊英 徐世昌 ,等.玉米花期干旱及复水对植株补偿生长及产量的影响[J].作物学报 ,1997 23(6) :740-745.

[22]ACEVEDO E ,THEODORE C ,HSIAO D W ,et al. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water stress[J]. Plant Physiol ,1971 48 :631-636.

[23]梁宗锁 康邵忠 邵明安 ,等.土壤干湿交替对玉米生长及其耗水的影响[J].农业工程学报 2000 16(5) 38-40.

[24]余叔文 陈景治 刘存德 ,等.小麦苗期干旱锻炼的效果问题及其生理基础[J].作物学报 ,1964 3(2) :169-179.

[25]SUBRAMANIAN V B , MAHESWAR J M. Compensatory growth responses during reproductive phase of cowpea after stress[J]. Agron and Crop Sci ,1992 168 85-90.

[26]郭相平 康绍忠.玉米调亏灌溉的后效性[J].农业工程学报 2000 16(4) 58-60.

[27]陈晓远 罗远培.不同生育期复水对受旱冬小麦的补偿效应研究[J].中国农业生态学报 2002 10(1) 35-37.

[28]李凤英 黄占斌.夏玉米不同生育阶段干湿变化的补偿效应研究[J].中国生态农业学报 2001 9(3) 61-63.

[29]王密侠 康绍忠 蔡焕杰 ,等.玉米调亏灌溉节水调亏机理研究[J].西北农林科技大学学报 ,2004 32(12) :87-90.

[30]XU Zhi-fang ,LUO Guang-hua ,KE De-sen , et al. Chlorophyll fluorescence quenching induced by superoxide anion[J]. Prog Biochem Biopgys 2002 29(1) :139-142.

[31]张明炆 李远华 崔远来.非充分灌溉条件下水稻生长发育及生理机制研究[J].灌溉排水 ,1994 13(4) 6-10.

[32]SAKAMOTO A , MURATA N. Genetic engineering of glycinebetaine synthesis in plants : current status and implications for enchancement of stress tolerance[J]. Journal of Experimental Botany 2000 51 81-88.

[33]苏佩 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 3(5) 341-344.

[34]盛宏达 奚雷 王韶唐.小麦籽粒发育初期土壤水分亏缺对植株各部位光合作用的影响[J].植物生理学报 , 1986 12(2) :109-115.

[35]KRAMER P J. Water relations of plan[M]. London :Academic Press ,1983 35-47.

[36]梁宗锁 康纪忠 高俊凤 ,等.分根交替渗透胁迫与脱落酸对玉米根系生长和蒸腾效率的影响[J].作物学报 , 2000 26(2) 250-255.

(收稿日期 2008-04-23 编辑 :方宇彤)

(上接第 76 页)

是实施的水库移民安置工程在多大程度上满足移民安置区域人群的需要 ,换言之 “科学发展观指导下的水库移民安置工程” 以“以人为本”理念的实现度如何、在多大程度上满足了人的合理需要和促进人的全面发展 ,这是对水库移民安置工程的最高价值评判^[7]。同样 ,作为移民工程的重要组成部分 ,怒江水电建设移民安置用地规划方案价值的最后评判还需进一步在实践中加以检验。

参考文献 :

[1]郑瑞强.水库移民安置理论概述[J].水利发展研究 2007

(7) 35-38.

[2]杨子生 刘彦随 胡珀 ,等.云南大中型水电建设移民安置用地规划[M].北京 :中国科学技术出版社 ,2006.

[3]王经培 杨子生 邹忠.云南省土地利用总体规划(1997-2010) [R].昆明 :云南省人民政府 ,1999.

[4]GB50188—93 村镇规划标准[S].

[5]孔令强 施国庆 张峻荣.金沙江中下游水能资源开发与农村移民安置[J].人民长江 2007 38(5) :104-107.

[6]陈绍军 陈阿江 周魁.移民社会保障体系探讨[J].水利经济 2002 20(3) 59-63.

[7]徐俊新 郑瑞强.水库移民安置工程的哲学思考[J].河海大学学报 :哲学社会科学版 2008 10(2) 39-42.

(收稿日期 2008-04-11 编辑 :方宇彤)