

doi:10.3969/j.issn.1674-8530.16.0056



作物干旱胁迫补偿效应研究进展

刘展鹏¹, 褚琳琳²

(1. 南京江地土地开发咨询服务有限责任公司, 江苏 南京 210024; 2. 河海大学水利水电学院, 江苏 南京 210098)



刘展鹏

摘要: 干旱是作物生长环境中普遍存在的逆境胁迫之一,在一定范围的干旱胁迫后复水短期内,作物在生理生化代谢和生长发育等方面产生补偿或超补偿效应的正面效应,以弥补干旱胁迫期间对作物造成的伤害和损失.补偿效应是作物抵御逆境胁迫的重要调节机制,也是对作物进行有效水分调控,实现节水高效农业的主要生理依据.文中从生长、生理生化、代谢及产量补偿效应及其影响因素等进行了综述.在此基础上,提出今后可从胁迫-复水条件下作物农艺及生理指标的补偿机制,光合作用的补偿规律及反馈机制,水分胁迫后补偿效应的效益评价3个方面进行研究.对于完善和丰富生物性节水理论和指导农业高效用水管理,发展节水灌溉和提供作物水分生产率具有重要的理论意义和实用价值.

关键词: 作物;干旱;水分胁迫;补偿效应

中图分类号: S277.9; S311 **文献标志码:** A **文章编号:** 1974-8530(2016)09-804-05

刘展鹏,褚琳琳.作物干旱胁迫补偿效应研究进展[J].排灌机械工程学报,2016,34(9):804-808.

LIU Zhanpeng, CHU Linlin. Advances in research on compensation effects of crops under drought stress[J]. Journal of drainage and irrigation machinery engineering (JDIME), 2016,34(9):804-808. (in Chinese)

Advances in research on compensation effects of crops under drought stress

LIU Zhanpeng¹, CHU Linlin²

(1. Nanjing Jiangdi Advisory Services Limited Liability Company for Land Development, Nanjing, Jiangsu 210024, China; 2. College of Water Conservancy and Hydropower Engineering, Hohai University, Nanjing, Jiangsu 210098, China)

Abstract: Drought is one of the common environmental stresses in crop growth environment. After a certain range of drought stress, in a short-term rewating, a positive effect of compensation or over compensation effect can be produced by crops in physiological and biochemical metabolism and growth to make up the damage and loss caused by drought during the drought. Compensation effect is an important regulation mechanism for crops to resist a stress, and also is the main physiological basis for crops to control water content effectively and to realize the water saving and high efficiency agriculture. The growth compensation, physiological and biochemical compensations, metabolism and yeild compensations and their inflencing factors are reviewd. On the basis, three research issues are put forward for the future, compensation mechanism agronomy and physiological index in drought stress and rewating, compensation and feedback mechanism of photosynthesis, and benefit evaluation of compensation effect after water stress. It has important theoretical and practical significance for improving and enriching the theory of biological water saving, guiding the management of agricultural efficient water use,

收稿日期: 2016-03-14; 网络出版时间: 2016-09-14

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/32.1814.TH.20160914.1330.014.html>

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(51409126); 江苏省水利科技项目(20150176)

作者简介: 刘展鹏(1979—),男,江苏连云港人,工程师(329514156@qq.com),主要从事水土资源规划与管理、土地整治等研究.

褚琳琳(1979—),女,江苏泰州人,副教授(LLchu5589@163.com),主要从事水土资源规划与管理、节水农业理论与技术研究.

developing water-saving irrigation and providing crop water productivity.

Key words: crop; drought; water stress; compensatory effects

干旱是植物生长环境中普遍存在的逆境胁迫之一^[1],植物各个生理过程对水分亏缺的反应各不相同,水分胁迫的影响并非完全是负效应.在特定发育阶段、有限的水分胁迫后复水对提高产量和品质是有益的,即水分胁迫具有某种补偿效应,这种补偿效应可能是作物非充分灌溉可以获得较高产量的主要因素^[2].因此,对胁迫期间及复水后作物的补偿效应进行研究,对于丰富节水灌溉理论、发展现代节水农业具有重要理论和现实意义.

1 水分胁迫补偿与超补偿内涵

植物在生长期的适应和进化过程中,不仅逐渐形成了对干旱、缺氧、盐渍、冷、热等各种逆境的抵抗能力,而且在逆境得以改善时其生理生化功能和生长发育还可得到一定的恢复,有时甚至可以达到或超过未经胁迫或伤害下的情形,从而弥补逆境造成的伤害表现出明显的补偿或超补偿效应^[3].补偿效应是植物界中普遍存在的,是植物抵御逆境胁迫或伤害的重要自我调节机制^[4-5].补偿效应是指作物经历一定时期或一定程度的水分亏缺后,在供水条件改善后生长或生产力显著提高的超常效应.该效应在轻度干旱后复水表现明显,严重胁迫后复水补偿能力减弱.另一些研究者认为补偿最直观的表现解除胁迫后在植株的外部形态上,如株高、叶面积和生长速率等出现短暂的快速生长^[6].

水分胁迫补偿效应有2个含义:一是水分胁迫条件下的补偿供水水分效应,表现为胁迫后复水出现的生长加快,叶片叶绿素浓度增大、光合速率提高等;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大、根冠比的下降等.因此,文中认为,可将在经历一定的水分胁迫后,作物所表现出在生理指标、生化指标和农艺指标水平上,有利于作物生长、产量提高和品质改善的能力,称为作物水分胁迫的补偿与超补偿效应^[7].

2 研究现状

2.1 生长补偿效应

水分胁迫通过改变作物光合同化产物向根、茎、叶等营养器官的分配比例,促进根系及生殖器

官的生长,在形态上表现出一定的补偿效应. BOYER^[8]对旱后复水条件下谷物、大豆和向日葵叶片的延伸生长、细胞分裂和光合速率的变化进行了系统的研究,发现植物对干旱的敏感性方面,生长作用要远远大于光合和细胞分裂,适度缺水时作为生长驱动力的膨压下降引起生长停止,而此时光合作用并未受到明显影响,细胞分裂也没有受到抑制.复水时植物的膨压迅速恢复,又有足够的细胞数量,加之前累积的光合产物为生长提供了多于不给予复水植物的物质基础,地上部分表现出明显的补偿生长.这是对补偿生长的最初解释. ACEVEDO等^[9]指出,高等植物对水分胁迫-复水的响应方式是在胁迫解除后存在短暂的快速生长,以部分补偿胁迫造成的损失. KRAMER等^[10]也指出,短时间胁迫后复水,生长迅速增大,可补偿胁迫时期减少的生物量.郝树荣等^[11]研究了水分胁迫及复水对水稻冠结构的补偿影响,表明,水分胁迫在一直水稻茎秆、叶片、叶面积延伸生长的同时,能有效诱导冠层结构,且旱后复水促进了后期穗节的伸长,延缓后期叶片衰老速率.苗后期胁迫是作物对再次受旱的适应能力增强.由此可见,干旱复水后植物的补偿生长贯穿于整个生命之中,补偿生长可能是植物自我抵御短期、不定期或难以预期干旱环境的一种手段,这种功能愈强对植物生存愈有利.

2.2 生理生化补偿效应

作物水分胁迫会影响到作物一系列的生理生化补偿效应,其光合作用、氮代谢、内源激素等都会发生变化,各种因素综合起来使其发生了不同程度的补偿与超补偿.植物水分亏缺补偿与超补偿从根本上是减少适度冗余,从而使有限物质和能量进行最合理、最优化的分配利用,产生最大超补偿. DESOTGIU等^[12]研究轻度水分胁迫对杨树扦插苗影响,结果表明,轻度水分胁迫能增加冠层上部、中部、下部的各项性能指标. LUO等^[13]认为水分亏缺会降低叶片水势,但复水后,叶水势迅速恢复,等于或高于对照水平.水分亏缺处理会显著降低叶片光合速率,复水后,叶片光合速率显著增大.苗期中度水分胁迫增加0~40 cm处的根系活力,而蕾期、花铃期和吐絮期,中度或轻度水分胁迫反而会降低根系活力.李树杏等^[14]研究发现在幼穗形成期水分胁迫后,水稻叶面积、叶绿素 *a/b*、SPAD 值、净光合速

率均降低;短期轻度水分胁迫(SLS)处理复水后叶面积、叶绿素 *a/b*、SPAD 值、净光合速率均远远高于对照,同时茎鞘物质转化率和输出率也都高于其他水分处理。

2.3 代谢及产量补偿效应

水分亏缺可造成作物正常的碳氮代谢紊乱及可溶性糖、游离氨基酸增多。由于作物在水分亏缺复水后产生了生长和生理生化上的补偿效应,因此使作物的产量增大或不降低。玉米在苗后期—开花前干旱结束后植株可通过延长灌浆时间来弥补前期干旱导致源的减少而带来的产量损失,花期干旱结束后植株可部分消除干旱对幼穗发育的影响。

REDDY 等^[15]对沙性土壤中花生进行的大田调亏试验结果发现,苗期和果实成熟期中度水分亏缺处理有利于形成最佳的产量,同时提高了水分利用效率和水的经济效益。李树杏等^[14]研究发现在幼穗形成期,经过短期轻度干旱复水后,叶绿素、光合速率、叶面积等能迅速恢复甚至激发更高的光合水平,表现为后期干物质积累多、转运高。高志红等^[16]研究发现苗期受旱程度不同的冬小麦分蘖期恢复供水后,其株高、单株叶面积、叶面积比率、生物量及产量等都分别超过中度和重度缺水对照,植株通过激发生长而部分地弥补前期干旱所减少的量。RAWSON 等^[17]和 TURNER 等^[18]在向日葵上的研究结果也表明,轻度水分亏缺较频灌条件下产量提高达 50%;同化产物的分配受植物体内源库关系的调节,植物受到水分胁迫时,体内正常代谢受到影响,植物体内水分、养分分配模式发生改变同化产物运集中心从营养器官转向生殖器官。

2.4 补偿效应的影响因素

作物水分胁迫补偿效应的产生是根据作物对缺水的反映,在适当时间人为造成水分亏缺,而不影响作物产量或影响很小,甚至有利于作物产量提高的 1 种灌溉决策方案。根据可调控的影响因子,主要与作物前期经历的胁迫强度、胁迫历时、胁迫时期以及胁迫发生速率等有密切关系。

1) 水分胁迫时期。对于某些作物,由于其生理生化通道受到遗传特性或生长激素的影响,在其生长发育的某些时期有目的地施加一定的水分胁迫,就可影响光合产物向不同组织器官的分配,从而提高所需收获物的产量而舍弃营养器官的生长量和有机合成物质的总量。水分胁迫发生时期对作物生长发育的补偿影响,取决于所考察的生理或动态过程。CLOVER 等^[19]研究了复水后气孔功能恢复与植

株株龄的关系。结果指出,幼小植株比老植株的气孔开启恢复得快。说明早期干旱胁迫对气孔的后效影响较小。ASSENG 等^[20]指出小麦早期遭受胁迫复水后 6 d 光合速率可恢复到对照水平;中期胁迫处理复水后 10 d,光合速率只恢复到对照的 80%,说明早期胁迫对小麦光合速率的后效影响较小。文献[21-22]对玉米的研究发现,玉米苗期供水量的适当减少有利于后期有机物质的合成,拔节期控水可优化同化产物分配结构,提高经济系数。但调亏时间不宜过长,应以适度为原则,还应避免调亏过早,形成弱苗。上述研究表明,植株经历的干旱胁迫越早,对叶片生长的后效影响将越大,表现为早期胁迫大于后期胁迫,而对其他生理过程的后效影响则表现为早期胁迫小于后期胁迫。

2) 水分胁迫的程度和历时。不同的水分亏缺程度,作物适应干旱的生理生态机制亦有差异。研究发现,水分胁迫后复水,叶水势的恢复与胁迫程度有关,胁迫程度越高,叶水势的恢复越缓慢。水分胁迫对根系吸水功能的补偿效应与复水前胁迫程度及其持续时间呈正相关,且干旱胁迫程度越高,持续的时间越长,复水后根系吸水功能恢复越慢,补偿效应越大。胁迫后复水光合及蒸腾的恢复过程也表明了补偿效应与胁迫程度及持续时间存在的正相关性。CLOVER 等^[21]指出,胁迫后复水玉米气孔功能的恢复取决于胁迫持续的时间。凋萎 3~4 d 的玉米,复水后 1~2 d,气孔开度就恢复正常;但当胁迫持续时间延长到一周或更长时,复水后即使 10 d 气孔功能仍然达不到对照水平。KAZAKOV 等^[23]对糖用甜菜的研究结果表明,营养生长初期轻度水分胁迫处理 7 d 后复水,光合速率在 10~12 d 才能恢复至供水充足的水平。胁迫处理 9 d,复水 3 d 后,玉米穗位叶光合速率有一定程度的恢复,但在重度水分胁迫下,其恢复能力极弱,说明胁迫期间光合功能受到相当程度的影响,光合速率已由短历时水分胁迫下的可逆变化逐渐向不可逆方向发展。由此可见,作物前期经历的干旱胁迫程度越高,胁迫持续的时间越长对作物生长的后效影响越大。

3) 其他影响因素。影响作物补偿效应还有作物种类以及干旱胁迫发生的速率不同。不同植物对干旱胁迫表现出的后效响应不同,比较耐旱的 C_4 作物如高粱和 C_4 牧草在复水后恢复得快,胁迫的后效影响小,在相同的干旱胁迫程度下复水,对烟草的后效影响大于蚕豆,对烟草可持续 5 d 左右,而蚕豆只持续 3 d 左右。胁迫程度相同的玉米和高粱,在严重

凋萎 14 d 后复水,玉米气孔开度永久性地降低,而高粱在复水后 5 d 即可完全恢复^[24]. 干旱胁迫发生速率不同,对作物造成的后效影响不同. 缓慢凋萎的草本植物与在强烈蒸发条件下快速凋萎的草本植物相比,前者在复水后需要较长的时间得到恢复. 这可能是由于缓慢发生的胁迫使植物的根毛遭到破坏从而降低吸收表面引起的.

3 展 望

目前对作物水分胁迫后补偿效应的研究虽已取得不少成果,但彼此较独立,缺乏系统性. 而且不同学科之间研究方法差异较大,结论也不尽相同. 通过对现有成果的分析比较,认为在补偿效应方面,尚有以下问题期待解决:

1) 胁迫-复水条件下,作物农艺指标、生理指标的补偿机制研究. 现有的补偿指标研究中大部分提及生理活性或农艺指标的改善与提高. 对于有限生长的禾本科作物而言,这些指标的提高与改善,是遭受胁迫的器官在复水后机能恢复所致,还是胁迫本身刺激所致? 或者只是胁迫后新生器官的功能改善所致? 上述问题的研究,不仅有助于揭示补偿效应产生的机理,而且对于非充分灌溉理论的实施具有现实意义.

2) 光合作用的补偿规律及反馈机制. 胁迫期间与复水后光合作用的变化对补偿生长和产量形成具有重要意义. 研究胁迫-复水条件下光合作用的补偿规律及其与叶绿素、荧光动力学参数之间的关系,补偿生长与光合补偿之间的关系和反馈机制,对农业生产具有现实意义.

3) 水分胁迫后补偿效应的效益评价研究. 目前对补偿效应的评价,主要根据研究者的经验进行,主观因素影响较大. 尤其是生理、生态等指标差异不具有统计学意义时,不同研究者得出的结论可能有所差异. 如何根据实测指标,建立适当的评价模型,提出定量评价指标,对于节水灌溉实施具有重要意义.

4 结 论

1) 文中分别从水分胁迫补偿与超补偿内涵、生长补偿效应、生理生化补偿效应、代谢及产量补偿效应、补偿效应的影响因素等研究现状方面进行总结和梳理,提出了模拟干旱胁迫及复水条件下作物

生长补偿效应未来的发展方向.

2) 研究能够为有限的水资源提供最佳的调配模式,推行农业节水提供生物学依据,对于丰富节水灌溉理论,提高作物水分利用效率具有重要理论价值和现实意义.

参考文献 (References)

- [1] 白鹏,冉春艳,谢小玉. 干旱胁迫对油菜蕾薹期生理特性及农艺性状的影响[J]. 中国农业科学,2014,47(18):3566-3576.
BAI Peng, RAN Chunyan, XIE Xiaoyu. Influence of droughts tress on physiological characteristics and agronomic traits at bud stage of rapeseed (*brassica napus* L.) [J]. Scientia agricultura sinica, 2014, 47(18): 3566-3576. (in Chinese)
- [2] 康绍忠,胡笑涛,蔡焕杰,等. 现代农业与生态节水的理论创新及研究重点[J]. 水利学报,2004(12):1-7.
KANG Shaozhong, HU Xiaotao, CAI Huanjie, et al. New ideas and development tendency of theory for water saving in modern agriculture and ecology [J]. Journal of hydraulic engineering, 2004(12): 1-7. (in Chinese)
- [3] 薛惠云,张永江,刘连涛,等. 干旱胁迫与复水对棉花叶片光谱、光合和荧光参数的影响[J]. 中国农业科学,2013,46(11):2386-2393.
XUE Huiyun, ZHANG Yongjiang, LIU Liantao, et al. Responses of spectral reflectance, photosynthesis and chlorophyll fluorescence in cotton during drought stress and rewatering [J]. Scientia agricultura sinica, 2013, 46(11): 2386-2393. (in Chinese)
- [4] 罗宏海,韩焕勇,张亚黎,等. 干旱和复水对膜下滴灌棉花根系及叶片内源激素含量的影响[J]. 应用生态学报,2013,24(4):1009-1016.
LUO Honghai, HAN Huanyong, ZHANG Yali, et al. Effects of drought and re-watering on endogenous hormone contents of cotton roots and leaves under drip irrigation with mulch [J]. Chinese journal of applied ecology, 2013, 24(4): 1009-1016. (in Chinese)
- [5] 厉广辉,万勇善,刘凤珍,等. 苗期干旱及复水条件下不同花生品种的光合特性[J]. 植物生态学报,2014,38(7):729-739.
LI Guanghui, WAN Yongshan, LIU Fengzhen, et al. Photosynthetic characteristics in different peanut cultivars under conditions of drought and re-watering at seedling stage [J]. Chinese journal of plant ecology, 2014, 38(7): 729-739. (in Chinese)
- [6] 卜令铎,张仁和,韩苗苗,等. 干旱复水激发玉米叶片

- 补偿效应的生理机制[J]. 西北农业学报, 2009, 18(2):88-92.
- BU Lingduo, ZHANG Renhe, HAN Miaomiao, et al. The physiological mechanism of compensation effect in maize leaf by re-watering after draught stress[J]. *Acta agriculturae boreali-occidentalis sinica*, 2009, 18(2):88-92. (in Chinese)
- [7] 刘展鹏. 模拟干旱胁迫及复水条件下玉米生长补偿效应[D]. 南京: 河海大学, 2007.
- [8] BOYER J S. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean[J]. *Plant physiology*, 1970, 46(2):236-239.
- [9] ACEVEDO E, HSIAO T C, HENDERSON D W. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status[J]. *Plant physiology*, 1971, 48(5):631-636.
- [10] KRAMER P J. *Water Relations of Plants* [M]. Pittsburgh: Academic Press, 1983:342-389.
- [11] 郝树荣, 郭相平, 张展羽. 水分胁迫及复水对水稻冠层结构的补偿效应[J]. *农业机械学报*, 2010, 41(3):52-55, 61.
- HAO Shurong, GUO Xiangping, ZHANG Zhanyu. Compensation effects of water stress and rewatering on the structure of rice canopy[J]. *Transactions of the CSAE*, 2010, 41(3):52-55, 61. (in Chinese)
- [12] DESOTGIU R, POLLASTRINI M, CASCIO C, et al. Chlorophyll alpha fluorescence analysis along a vertical gradient of the crown in a poplar (Oxford clone) subjected to ozone and water stress [J]. *Tree physiology*, 2012, 32(8):976-986.
- [13] LUO H H, ZHANG Y L, ZHANG W F. Effects of water stress and rewatering on photosynthesis, root activity, and yield of cotton with drip irrigation under mulch [J]. *Photosynthetica*, 2016, 54(1):65-73.
- [14] 李树杏, 郭慧, 李敏, 等. 幼穗形成期水分胁迫后复水对水稻叶片光合特性及物质生产的影响[J]. *华北农学报*, 2013, 28(5):133-137.
- LI Shuxing, GUO Hui, LI Min, et al. Young panicle formation stage after water stress on the production and transport of photosynthetic in rice[J]. *Acta agriculturae boreali-sinica*, 2013, 28(5):133-137. (in Chinese)
- [15] REDDY C R, REDDY S R. Scheduling irrigation for peanuts with variable amounts of available water[J]. *Agricultural water management*, 1993, 23(1):1-9.
- [16] 高志红, 陈晓远, 罗远培. 冬小麦分蘖期复水对根、冠生长及其相互关系的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2007, 25(5):145-150.
- GAO Zhihong, CHEN Xiaoyuan, LUO Yuanpei. Effects of rewatering during tillering stage after previous water stress on winter wheat root and shoot growth and their relations[J]. *Agricultural research in the arid areas*, 2007, 25(5):145-150. (in Chinese)
- [17] RAWSON H M, TURNER N C. Irrigation timing and relationships between leaf area and yield in sunflower [J]. *Irrigation science*, 1983, 4(3):167-175.
- [18] TURNER N C. Plant water relations and irrigation management[J]. *Agricultural water management*, 1990, 17(1/2/3):59-73.
- [19] GLOVER J. The apparent behaviour of maize and sorghum stomata during and after drought [J]. *Journal of agricultural science*, 1959, 53(53):412-416.
- [20] ASSENG S, RITCHIE J T, SMUCKER A J M, et al. Root growth and water uptake during water deficit and recovering in wheat[J]. *Plant & soil*, 1998, 201(2):265-273.
- [21] 康绍忠, 史文娟, 胡笑涛, 等. 调亏灌溉对于玉米生理指标及水分利用效率的影响[J]. *农业工程学报*, 1998, 14(12):82-87.
- KANG Shaozhong, SHI Wenjuan, HU Xiaotao. Effects of regulated deficit irrigation on physiological indices and water use efficiency of maize [J]. *Transactions of the CSAE*, 1998, 14(12):82-87. (in Chinese)
- [22] 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.
- GUO Xiangping, KANG Shaozhong. After-effect of regulated deficit irrigation (RDI) on maize[J]. *Transactions of the CSAE*, 2000, 16(4):58-60. (in Chinese)
- [23] KAZAKOV, GULYAEN B I. Effect and after effect of drought on leaf photosynthesis in the ontogeny of the sugar beet[J]. *Fizlow biakhim kultrast*, 1986, 18(5):459-467.
- [24] BROWN K W, JORDAN W R, THOMAS J C. Water stress induced alterations of the stomatal response to decreases in leaf water potential[J]. *Physiologia plantarum*, 2006, 37(1):1-5.

(责任编辑 谈国鹏)