

作物缺水补偿节水的分子生理机制研究进展*

周磊 甘毅 欧晓彬 王根轩**

(浙江大学生命科学院农业生态与生态工程研究所 杭州 310058)

摘要 作物缺水补偿节水理论及其技术具有重要理论意义和农业应用潜力,受到国内外专家的重视并取得一系列重要研究成果,然而作物适度胁迫缺水产生补偿节水效应的分子生理机制却仍是一个尚待研究的问题。在系统总结近年来的相关进展基础上,对引起作物适度缺水反弹补偿节水的分子生理过程进行了初步分析探索。作物在发生水分胁迫和复水后,在根、茎、叶等营养器官生长、渗透调节、蒸腾速率、光合作用等生理活动以及蛋白质活性、生化代谢、分子和基因调节等方面都有相关适应变化。水分亏缺补偿存在阈值范围,如果控制适当,在一定水分亏缺强度范围内可提高作物水分利用效率并使作物不减产甚至增产。这种缺水补偿节水技术如能在农业生产上推广应用,可有效节约水资源,提高作物经济效益和粮食安全。

关键词 缺水胁迫 补偿效应 作物节水 阈值 分子生理机制 作物生产

中图分类号: S181 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2011)01-0217-09

Progress in molecular and physiological mechanisms of water-saving by compensation for water deficit of crop and how they relate to crop production

ZHOU Lei, GAN Yi, OU Xiao-Bin, WANG Gen-Xuan

(Institute of Agro-ecology and Eco-engineering, College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract The theory and technology of water-saving through crop compensation for water deficit and how they relate to crop production are theoretically important and potentially promising in agriculture application. Molecular and physiological mechanisms, however, still constitute those issues that need further research. The molecular and physiological processes of water-saving of crop by compensation for moderate water deficit was systematically analyzed based on related research advances in recent years. The researches results showed that water deficit and re-watering could change growth of plant nutritional organs such as roots, stems and leaves. Osmo-regulation, transpiration, photosynthesis and other physiological processes were also altered by water deficit and re-watering. Protein activity and molecular metabolism of crops adapted to changes in water availability. A water deficit threshold controlled compensations in crop production. With appropriate degree and duration of water deficit, crop water use efficiency improved and even increased (instead of decreasing) crop yield. If widely adopted in agricultural production, water-saving technologies through compensation for water deficit could be vital for improving economic returns and food safety.

Key words Water deficit stress, Compensation effect, Water-saving of crop, Threshold, Molecular and physiological mechanism, Crop production

(Received May 5, 2010; accepted Aug. 27, 2010)

我国 1/2 左右的土地处于干旱或半干旱地区,加上近年来温室效应的影响,水分已经成为我国部分地区农业发展的主要限制因子。农业是我国的主要耗水产业之一,其耗水量在我国总耗水量中占有很大比重,约占全国用水量的 70%,发展节水农业

势在必行^[1-3]。生物节水技术是农业节水的主要方面之一,是通过利用农作物自身的需水规律和节水机制来提高作物水分利用效率,减少水分蒸腾散失,从而达到节水效果^[4-6]。作物缺水补偿节水技术是近年来节水农业关注的热点之一,该技术主要是运用

* 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2006AA100202)及国家自然科学基金项目(30730020, 30871470)资助

** 通讯作者: 王根轩(1957~), 男, 博士, 教授, 博士生导师, 主要研究方向为植物生理、生态学。E-mail: wanggx@zju.edu.cn
周磊(1985~), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为植物干旱生理生态和农业生态研究。E-mail: zhouleiac007@163.com

收稿日期: 2010-05-05 接受日期: 2010-08-27

作物在适当缺水后复水可发生补偿或者超补偿作用的原理来进行生物节水。

20 世纪 70 年代, 有些学者在研究草地生态系统时发现, 草场被动物一定程度啃食后, 其生物量以及籽粒产量反而比那些未经啃食的草场高, 他们将这种现象称为补偿效应^[7]。这种补偿效应不仅在植物遭受采食中出现, 在受到其他如干旱、盐碱等环境胁迫时也会出现, 甚至出现超补偿效应。在农业生产中, 水分胁迫也会诱导产生这种效应。

作物亏缺补偿机制是在长期环境变化过程中形成的一种适应机制, 这种适应在作物的进化遗传特性上会留下印记, 是作物生长在理想生态位和现实生态位之间做出的调和产物^[8]。对于作物的水分亏缺补偿或超补偿作用, 一般定义为作物在适当时期受到阈值以内的水分胁迫后, 在具有恢复因子条件下进行适当程度复水, 作物在形态和分子生理水平上会产生有利于生长和后期产量形成的恢复能力, 并最终在生物量和产量上与充分供水的对照相比不减产或者减产很少, 甚至出现一定幅度增产, 以补偿作物在水分胁迫期间所受的损失^[9-10]。赵丽英等^[7]、郭相等^[11]认为水分胁迫的补偿效应分两层含义: 一是作物旱后补偿效应, 即作物在水分亏缺胁迫期间的变化, 表现为根系活力的增加和形态的改善等; 二是水分亏缺后的补偿供水效应, 表现为作物胁迫后复水生长加快, 光合、蒸腾速率提高。

研究发现, 在一些果树如桃、梨等的生长发育过程中, 在适当时期进行一定程度的水分胁迫后补水, 对果实产量影响不大^[12-13]。大量研究证明在小麦、水稻、玉米等作物中也存在这种水分亏缺补偿机制, 均显示比较好的节水增产效果。尽管目前已有大量证据显示作物在经历适度水分亏缺后普遍存在不同程度的补偿效应并提高了水分利用效率, 然而产生这些补偿节水效应的分子生理机制却仍是一个需要持续探索的问题。本文综合了近年作物干旱胁迫分子生理等相关领域的研究进展, 尝试对作物缺水补偿节水的分子生理机制及其阈值进行初步探索和分析, 以期对作物缺水补偿等基于作物内在禀赋的生物节水技术及其机制的研究有所裨益, 促进节水农业的发展。

1 作物缺水补偿节水的分子生理机制分析

1.1 生理生态方面的调节变化

作物在水分亏缺及复水时, 在渗透调节、蒸腾作用、光合作用、同化物质运输等方面都有一些适应性调节变化, 这些变化并不会随着复水而立即消失, 会持续一段时间, 以对生长及最终的经济产量

做出补偿。

1.1.1 渗透调节

渗透调节是作物应对水分亏缺的快速反应机制之一, 渗透调节能力的强弱是作物抗旱性的一个重要特征, 决定着作物水分亏缺补偿和超补偿能力的强弱^[7]。当植株水分吸收受到限制时, 细胞的渗透压就会降低, 以便从外界吸收水分。在水分亏缺过程中, 细胞会合成脯氨酸、多胺、丙二醛、可溶性糖等物质, 提高细胞的渗透调节能力^[14]。通过渗透调节, 可以在受旱前期维持细胞的膨压及各种生理功能活动, 有益于细胞的延伸生长、气孔开放和光合作用的正常进行等。苏佩等^[15]认为作物复水后渗透势的恢复滞后于叶水势的恢复, 使得作物在复水后较长时间内维持较高的渗透调节能力, 有利于受旱叶片的迅速吸水生长, 弥补受旱期间所受损失。渗透调节作用具有暂时性和有限性, 并不能完全缓解水分胁迫所带来的影响。

1.1.2 气孔导度和蒸腾作用

植物气孔对水分亏缺非常敏感, 当根系感受到土壤水分含量下降时, 就会产生胁迫信号传导至地上部, 保卫细胞接收到这种信号后, 细胞就会失水导致膨压下降, 气孔部分关闭, 气孔导度下降。水分胁迫程度不同, 气孔导度下降程度亦不同, 轻度水分胁迫时, 气孔导度下降幅度较小, 当超过一定阈值时, 气孔导度大幅下降, 影响到叶片的蒸腾速率、光合速率等生理活动。当水分亏缺持续时, 气孔会发生开合振荡, 以减少水分散失^[16-17]。水分亏缺也会增大叶片的气孔密度, 气孔分布更加均匀^[18]。气孔的调节变化可以减少水分的无效散失并尽量不影响 CO₂ 的吸收固定及气体交换, 以降低对光合作用的影响^[19]。

作物的蒸腾作用与气孔导度线性相关, 气孔关闭直接影响水分的得失, 当气孔导度下降时, 水分散失也随之减少, 蒸腾速率降低^[20-21]。因此, 当作物受到水分胁迫时, 叶片通过降低气孔导度来减少水分损失, 以维持机体的正常生理活动, 削弱水分亏缺所带来的影响, 提高水分利用效率^[22]。当对作物进行复水后, 气孔导度和蒸腾速率也会随着水分的增加而迅速恢复, 若胁迫历时较长, 蒸腾速率的恢复有时会滞后于光合速率的恢复, 这样作物可以充分利用水分进行补偿生长, 有效节约水资源。

1.1.3 叶绿素含量及光合作用

水分亏缺对光合系统的影响十分复杂, 水分胁迫不仅会影响叶绿素合成, 也影响光合器官结构及光电子传递系统。对小麦旗叶光合速率研究表明, 随着水分胁迫加剧, 旗叶叶绿素含量降低, 可变荧

光产量(F_v)下降, 小麦旗叶光系统 II (PS II) 潜在活性(F_v/F_o)和原初光能转换效率(F_v/F_m)均降低^[23-26], 使光合速率降低, 影响了小麦的灌浆和同化物质积累。不过随着作物复水, 这些参数又会很快恢复, 甚至超过充分供水对照。郭相等^[27]对复水后玉米叶片的生理特性研究发现, 经过胁迫处理的叶片复水后叶绿素含量在一定时期均高于对照, 且新生叶片也受胁迫的延续影响, 叶绿素含量高于充分供水对照, 表现出对胁迫的记忆功能^[28]。这种记忆功能随着胁迫历时和程度增加更加明显, 使新生叶片光合性能提高, 以补偿胁迫期间所受损失。

水分胁迫对光合作用的影响分两个阶段, 前期主要受气孔限制, 即当受水分胁迫气孔导度下降时, 胞间 CO_2 浓度降低, 影响到光合速率, 此时光合器官结构及酶系统并不受太大影响。随着胁迫程度加剧及时间延长, 光合器官生理系统受到一定破坏, 光合作用的影响因素转为非气孔因素^[26]。裴冬等^[29]发现, 小麦光合作用存在阈值效应, 当田间持水量高于 65% 时, 光合速率基本保持不变, 低于 65% 时, 叶绿素含量和光合速率显著下降, 而胁迫后复水又都会明显提高。说明作物在中轻度水分亏缺时, 同化产物积累所受影响不大, 而蒸腾速率则显著下降, 水分利用效率提高, 节水效果显著, 为复水后的补偿生长提供了物质基础。

1.2 生化代谢及一些物质分子的合成变化

水分亏缺及复水除引起作物生理形态方面的变化, 对胁迫信号的感受传递、激素和相关酶等的生理活性及其代谢调节也有很大影响。这些方面的变化, 引起作物生理生态活动和形态结构的改变, 使作物在水分胁迫时尽量适应环境变化, 维持正常生理活动, 在复水后则尽快恢复生长发育, 补偿胁迫期间的损失。

1.2.1 胁迫信号的获得、传递及内源激素变化

在水分胁迫时, 植物的根系是感受胁迫信号并进行传递的主要器官。胁迫信号的获得有两种途径, 一种是通过根系细胞膨压的变化来感受土壤水分变化, 另一种是通过根系细胞膜上受体蛋白的结构变化来感受水分信号^[30-31]。作物受到水分胁迫后, 根系会产生原初信号, 使根系中 ABA 合成迅速增加, 并随着木质部蒸腾流被运送到地上部到达叶片等作用部位, 叶片 ABA 浓度的升高会引起气孔保卫细胞失水, 气孔导度下降甚至关闭, 使蒸腾速率降低, 降低叶片的生长速率^[32], 防止作物体内水分过度散失^[33-35]。

在 ABA 引起的气孔关闭过程中, Ca^{2+} 、 IP_3 、 K^+ 等也参与了这一过程, ABA 引起胞质 Ca^{2+} 浓度升高,

从而导致 K^+ 外排浓度降低, 保卫细胞渗透势降低失水, 气孔关闭^[36-37]。ABA 浓度变化和运输传递过程中, 会产生 Ca^{2+} 、 IP_3 、CDPK 等第二信使, 诱导胁迫适应基因表达, 对补偿的产生发挥着重要作用。不过也有学者认为还存在 1 条 ABA 不依赖于 Ca^{2+} 的气孔调控途径^[38]。

在水分胁迫期间, 细胞分裂素 CTK 和生长素含量降低, 这与作物在胁迫期间叶片等生长受抑制一致。若水分胁迫程度加剧和历时延长, 乙烯含量会增加, 促进生殖器官成熟及叶片衰老, 同时乙烯在干旱信号传导方面也起着重要作用。复水后, 作物体内 ABA 浓度迅速降低, 解除对气孔和生长的抑制, 而 CTK 和生长素浓度会增加以促进植株生长^[39]。作物体内激素的变化对植株同化产物运集中心的改变和同化物质的分配也起着调节作用, 使同化产物分配更优化, 促使作物补偿或者超补偿效应的产生^[40]。

1.2.2 酶类及蛋白分子的作用

作物遭受水分胁迫时, 一些蛋白和酶类的合成代谢会改变, 这些蛋白主要分为两类, 一类为功能蛋白, 主要在水分吸收渗透调节、活性氧清除和膜流动性修饰等方面起作用, 如水孔蛋白、LEA 蛋白、过氧化物酶等; 一类为调节蛋白, 主要在水分胁迫信号的感受、转导及抗性基因表达调控等过程中起关键作用, 如参与不同环节响应调节的各种蛋白激酶类, 调控不同基因表达的各类转录因子, 以及参与第二信使生成的磷脂酶等^[41]。

当水分胁迫发生时, 作物细胞膜和液泡膜上水孔蛋白含量增多, 它能快速灵敏地调节细胞内和细胞间的水分流动, 对缺水植物体内水分平衡起着重要作用, 这种蛋白通道的开闭受 Ca^{2+} 等调控^[18]。LEA 蛋白是高度亲水的蛋白家族, 它在水分胁迫时作为脱水保护剂保护细胞和酶的结构, 并起着渗透调节作用^[42]。在植物缺水时体内会产生大量活性氧自由基, 破坏细胞膜等生理系统, 对植物产生损害。这时超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等就会被诱导表达来清除这些自由基, 保护植物免受伤害。

适度的水分胁迫也会促进同化合成酶活性增加, 对作物灌浆期物质积累起促进作用^[43]。王维等^[44]对水稻灌浆时淀粉合成相关酶活性研究发现, 适度水分胁迫能诱导籽粒中蔗糖合成酶、可溶性淀粉合成酶、淀粉分支酶等活性上升, 进而加快籽粒淀粉积累, 提高灌浆速率。王俊儒等^[45]对冬小麦后期水分胁迫研究也发现, 中度干旱处理使小麦的蔗糖合成酶、酸性转化酶、碱性转化酶活性上升, 籽粒代谢活性增强, 有利于同化物质向籽粒运输。这种高活

性在复水后得到保持, 促进作物籽粒补偿效应产生, 有效提高作物产量。

1.3 亏缺补偿节水的分子和基因机制相关研究

植物本身存在一些适应水分胁迫和干旱的基因, 水分亏缺时, 这些基因被诱导表达, 不仅通过合成重要蛋白保护细胞结构, 而且在调节胁迫信号转导和基因表达方面起作用。如合成水孔蛋白等膜蛋白加强细胞与环境的信息交流和物质交换, 合成渗透保护剂脯氨酸等来提高细胞渗透调节吸水能力, 加强 SOD、POD、CAT 等的表达来清除活性氧, 通过蛋白激酶、转录因子等提高细胞水分亏缺信号交流传递和基因表达能力^[30]。这些基因的诱导表达, 可以使作物在水分亏缺时很快适应胁迫环境, 保护自身的生理代谢系统。

有学者对大麦的 *HAV1* 基因研究发现, 它与 ABA 应答及抗旱节水关系密切。Xu 等^[46]将此基因转入到水稻中, 第 2 代转基因水稻的抗旱和耐盐性明显提高, 在胁迫条件下具有较高生长速率, 并在胁迫解除后促进恢复补偿生长。Sivamani 等^[47]将 *HAV1* 转入到小麦中, 在中度干旱条件下转基因小麦的水分利用效率得到改良提高。在受到干旱胁迫的水稻中, 转录因子 AP37 和 *OsNAC10* 基因的超表达可提高水稻抗旱性和产量^[48-49]。在作物的染色体上存在着抗旱及适应胁迫的 QTL(Quantitative trait locus)基因位点, 通过对水分亏缺引起的相关基因表达变化分析并在染色体上定位, 可以找出作物缺水补偿节水的遗传机制^[3,50-52]。研究表明抗干旱的 QTL 基因位点与低蒸腾速率和高 ABA 表达水平等特性有关^[53-54]。也有研究认为作物水分利用效率

(WUE)作为一个特定性状受基因控制, 如果能找到高水分利用效率相关基因并进行调控, 将有效节约作物用水。Masle 等^[55]利用 $\delta^{13}\text{C}$ 作为 WUE 的代表性状, 将控制蒸腾效率的 QTL 定位在第 2 染色体的 *ERECTA* 标记上, 并从拟南芥中克隆出该 *ERECTA* 基因。目前, 对于作物复水后基因表达的变化及哪些基因的表达和产物对补偿机制起促进作用的相关研究尚较少, 需要更多的试验来探究其中的基因机理。

2 作物缺水补偿节水关键分子生理机制图谱

通过对作物在水分胁迫和复水条件下各种生理生态、分子、代谢等方面变化的综合分析, 作物缺水补偿节水的主要分子生理机制可以总结为图 1(亏缺响应)和图 2(复水补偿)所示的两个图谱。

2.1 水分亏缺期间作物的分子生理响应过程

作物遭受水分胁迫时, 首先通过根系感受胁迫信号, 再进行转导级联放大。目前主要有两条途径, 一是依赖于 ABA 的信号途径, 二是不依赖于 ABA 的途径, 主要通过 Ca^{2+} 、 IP_3 等第二信使作用于 CaM 和 CDPK 等蛋白激酶/磷酸酶而起作用。作物受到水分胁迫时根系能迅速合成 ABA 并通过木质部随蒸腾流运到地上部调节生理生化代谢活动^[56]。ABA、 Ca^{2+} 等胁迫信号诱导相关功能基因和调节基因表达, 使作物在生理及代谢方面做出适应变化, 维护作物正常生长。合成 SOD、POD 等清除活性氧, 防止细胞膜脂质过氧化, 合成脯氨酸等提高细胞渗透调节能力。目前一些与 ABA 应答基因有关的转录因子与顺式作用元件已被鉴定^[30,34]; 对于 Ca^{2+} 、 IP_3 途径的研

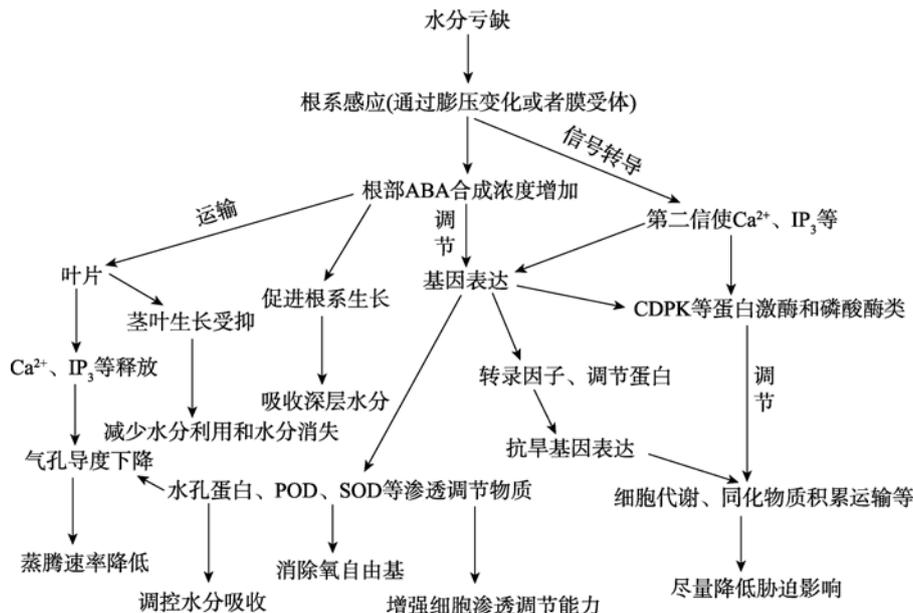


图 1 作物对水分亏缺响应的关键分子生理过程示意图

Fig. 1 Process of key molecular physiological responses to water deficit in crop

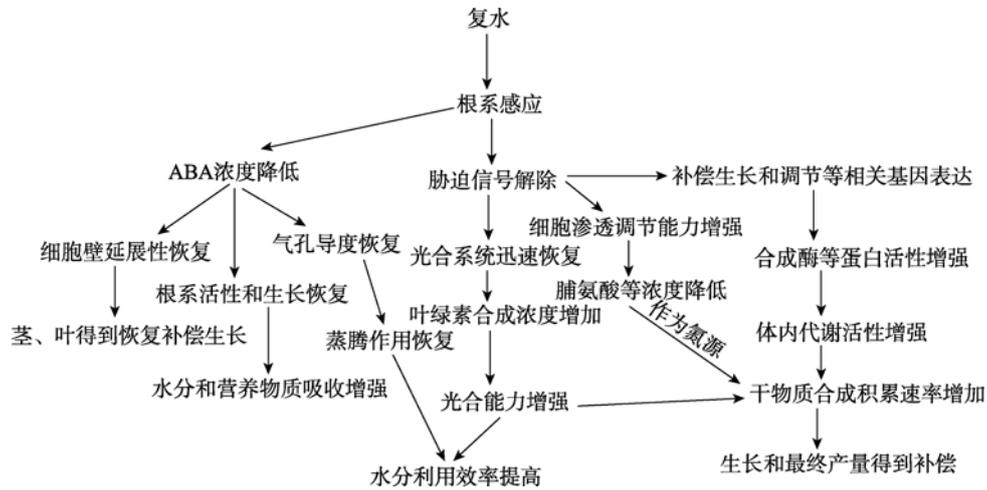


图 2 作物对水分亏缺后复水的补偿响应关键分子生理过程示意图

Fig. 2 Process of key molecular physiological responses to water recovery after water deficit in crop

究主要集中在蛋白激酶和磷酸酶方面, 通过磷酸化与去磷酸化来改变相关蛋白质活性, 使作物在细胞生长、光合作用、蒸腾作用和水分利用效率等方面做出改变, 以更有利于作物生存。

水分亏缺时作物根系 ABA 合成增加, 使根细胞壁延展性加强, 促进根系生长以吸收更多水分^[57], 但抑制了茎叶细胞壁的延展性, 使其生长速率降低, 减少植株表面积, 从而减少水分散失^[33]。在 ABA 作用于气孔保卫细胞时, 胞质内 Ca^{2+} 等释放引起细胞失水, 气孔导度下降, 蒸腾速率降低^[58]。随着水分胁迫持续, 叶片气孔密度增加且分布趋向均匀, 可能是由于 ABA 浓度的升高调节气孔发育基因表达变化, 气孔分化数量增加^[59]。这使作物有效调节蒸腾速率, 缓解气孔导度下降对 CO_2 固定的影响, 提高水分利用效率。在水分亏缺时随着根系 ABA 的大量合成, 第二信使参与信号转导, 对同化物质的代谢运输环节产生影响, 使更多的同化物质向根系分配, 有利于根系生长, 根冠比增加, 可有效缓解胁迫压力^[60-61]。同时根系也积累储存大量碳水化合物, 为复水后的地上部分补偿生长提供基础。

2.2 复水后作物的分子生理响应过程

作物复水后, 根系感应到水分变化, 体内 ABA 浓度迅速降低, 胁迫信号很快消失, 对地上部分生长的抑制解除, 作物生长得到快速补偿。随着根系活性的恢复和吸水增加^[62], 细胞膨压得到恢复, 胞质浓度降低, 生长速率增加, 体内代谢活动加快。复水也会诱导一些与补偿作用有关的基因表达, 激发体内代谢合成酶的活性。另外, 随着气孔导度的恢复、叶绿素浓度和叶面积增加^[63-64], 作物光合作用增强, 干物质积累速率明显加快, 有效补偿了胁迫期间的损失^[65-66], 为作物生长和产量补偿提供了基

础。作物干旱胁迫解除后一定时期内, 虽然水分恢复到对照水平, 但体内的代谢活动与充分供水的对照相比有差异。作物在缺水期间得到的高水分利用效率、高渗透调节能力复水后虽有下降, 仍高于对照, 有助于作物产量的提高^[67]。胁迫时诱导表达的调节因子及一些功能蛋白, 在复水后仍起作用, 而复水也会激发补偿相关基因的表达。复水后 ABA 浓度很快降低, 胁迫信号解除, 同化物质的分配则主要向地上部分转移, 促进茎叶的补偿生长, 后期则主要向生殖器官运输, 使籽粒产量得到补偿^[68]。

3 水分胁迫的程度、时间和发生时期对节水补偿作用的影响

虽然作物在水分亏缺后存在补偿效应, 但补偿作用的发生也是有条件的。在作物所承受的阈值内, 水分亏缺程度和时间的增加会对亏缺补偿起促进作用, 超过此阈值, 就会抑制亏缺补偿作用的有效发挥。作物水分亏缺强度对生长补偿的阈值效应如图 3 所示, 图中不同箭头所对应的横坐标值分别是作物缺水后复水发生超补偿、近等量补偿、适当恢复、无恢复 4 种结果的亏水阈值, 该阈值可以为时间或者田间持水量。当水分亏缺强度超出近等量补偿的阈值后, 补偿作用很小甚至没有。该阈值在不同作物和作物的不同生长阶段不同, 与作物自身的需水规律有关, 需要针对不同作物品种进行具体试验研究。

作物在中轻度水分胁迫下, 其光合作用、生物量积累等生理过程所受影响不太大, 对植株的生长发育抑制较小, 复水后生长能很快恢复, 补偿作用也会很快体现出来。而重度水分胁迫会严重抑制作物生长, 影响根系、茎叶的生理活性, 破坏光合等生

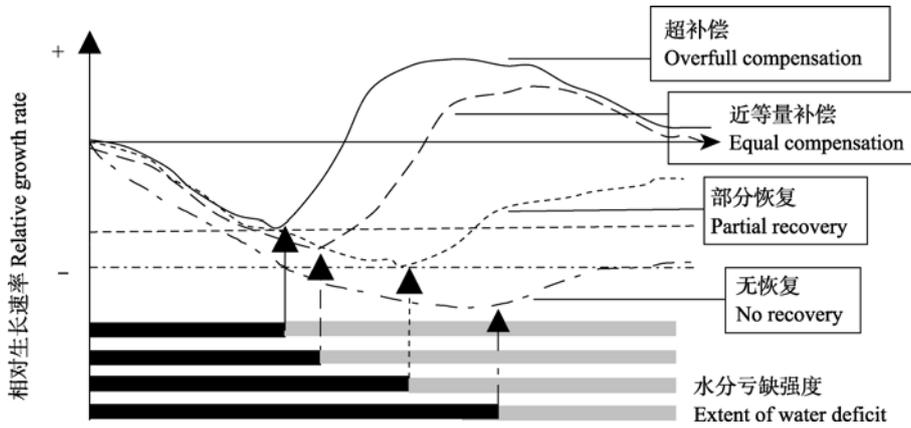


图 3 作物水分亏缺补偿的强度阈值示意图

Fig. 3 Threshold of water deficit of compensation effect for water deficit of crop

理系统,复水后这种损害很难修复,补偿作用也很难发挥出来。霍治国等^[69-70]对冬小麦的研究认为,田间持水量 50%~70%的水分胁迫节水增产效果比较明显,复水后作物的补偿潜力也较大,若田间持水量低于此值,则作物的复水补偿作用就会被抑制。其他一些研究也表明,水分亏缺阈值大概在田间持水量 60%左右,不同作物和品种之间存在一定差异。

小麦、玉米等禾本科作物主要分为苗期、拔节期、抽穗期、灌浆期和成熟期,每个时期对水分的需求亦不同。陈晓远等^[71]对不同时期冬小麦进行水分胁迫复水,发现小麦在拔节和抽穗灌浆期对水分比较敏感,在苗期和成熟期相对不敏感,邵孝侯等^[72]也有同样的研究结果。在苗期到拔节期前和灌浆后期到成熟期之间进行适度水分胁迫,可以有效发挥复水后作物的亏缺补偿作用,提高产量^[73]。其中拔节期和抽穗期复水灌溉效果最好,开花期次之^[74]。刘庚山等^[75]对玉米的调亏研究和郭相平等^[76]、张玉屏等^[77]、蔡昆争等^[78]对水稻的研究结果相似,但张玉屏等^[77]认为分蘖期的水分亏缺会对穗数有一定影响。对于作物具体水分供应,还要根据不同作物和品种的需水规律及水资源情况进行合理分配,在作物需水关键期如拔节期、灌浆期给予适宜供水,而在水分不敏感期适当亏缺控水,以诱导作物亏缺补偿机制达到节水增产的效果。

关于作物适宜水分胁迫时间的长短也有相关研究。霍治国等^[70]的研究表明,对冬小麦进行 10 d 左右的水分胁迫比较合适;康燕等^[79]研究表明,水稻苗期水分胁迫 6 d 左右比较合适。若胁迫历时过长,会严重抑制植物的光合、蒸腾等生理过程,破坏植物叶绿体等细胞器结构,复水后补偿恢复比较困难,若胁迫时间过短,作物适应水分胁迫及亏缺补偿作用机制得不到有效诱导,节水增产的效果就不

明显。

总之,作物亏缺补偿机制的作用发挥需要根据不同作物品种及其需水规律,结合水分胁迫的程度、时间和时期,综合运用各种条件来实现^[80],如果水分亏缺控制不合适,对作物的生长和产量则会产生伤害。

4 讨论

作物亏缺补偿节水机制非常复杂,从生理生态到分子基因水平都反映了这种机制的存在。作物在一定阈值内的水分胁迫下,根、茎、叶的生长受到一定影响,气孔导度、蒸腾速率下降,但光合作用、同化物质积累、细胞膜系统等所受影响不大,同化物质运输分配到最能缓解胁迫的部位,复水后作物生长会很快恢复,其水分利用效率则高于充分供水的对照^[81-83]。在作物生长后期适当的水分亏缺有利于灌浆速率的提高,使同化物质由营养器官更多地向生殖器官转移,作物的经济产量不降低甚至有一定提高,同时对籽粒品质的改善和提高也有促进作用^[84-86]。不过目前的研究大多停留在生理生态层面,不同研究的材料、方法和试验条件都存在一定差异,有些研究甚至得出相互矛盾的结论,很难对结果进行系统比较。而基因分子水平的研究相对较少,还需要深入研究相关机理,为农业生产实践提供指导。

对于作物亏缺补偿机制在农业节水增产上的应用,国内外很多学者提出了调亏灌溉的理论^[87],目前主要有干湿交替灌溉、分根区灌溉等方法,这些灌溉方法提高了作物的水分利用效率和产量^[88-90],但其应用目前还不成熟,对水分胁迫的程度、时期及时间的把握还没有一定标准,没有精确的指标来反映作物水分亏缺的程度。虽然作物的叶水势、膨压和冠层温度能一定程度上反映作物水分的变化,

也可以用红外遥感技术来测定土壤的水分状况^[91-94],但目前这些研究还处于初步阶段。如果水分调亏程度和时机掌握不好,可能会对作物亏缺补偿作用起负效应,因此需针对不同作物和品种的需水规律作进一步深入研究。

对于作物缺水补偿节水机制的研究还需将个体与群体相结合,这样对节水农业生产实践才更具指导意义^[11]。同时将水分亏缺补偿与施肥、光照、温度等其他生产条件相结合,实现水肥耦合,为提高农业的经济效益创造条件。另外有研究认为叶际微生物等生物胁迫可以引起植物气孔免疫振荡效应,从而提高水分利用效率,这也可以与作物缺水补偿节水研究结合起来,使生物胁迫和非生物胁迫得到有机统一^[95]。现在水资源的亏缺已经是全球性的问题,不仅在干旱半干旱地区发生,甚至在水分充足地区如我国南方也存在季节性和局部性干旱,因此对作物水分亏缺补偿节水机制的研究非常紧迫,如果掌握了其中的关键规律,在农业生产上进行推广发展,调整灌溉方式,将节约大量水资源,缓解目前我国农业用水紧缺的问题。

参考文献

- [1] 杜尧东, 宋丽莉, 刘作新. 农业高效用水理论研究综述[J]. 应用生态学报, 2003, 14(5): 808-812
- [2] 山仑, 邓西平, 张岁岐. 生物节水研究现状及展望[J]. 中国科学基金, 2006, 20(2): 66-71
- [3] 张正斌. 中国旱地和高水效农业的研究与发展[M]. 北京: 科学出版社, 2006: 78-99
- [4] 胡田田, 康绍忠. 植物抗旱性中的补偿效应及其在农业节水中的应用[J]. 生态学报, 2005, 25(4): 885-891
- [5] 山仑, 张岁岐. 节水农业及其生物学基础[J]. 水土保持研究, 1999, 6(1): 2-6
- [6] Fang Q X, Ma L, Green T R, et al. Water resources and water use efficiency in the North China Plain: Current status and agronomic management options[J]. Agricultural Water Management, 2010, 97(8): 1102-1116
- [7] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 水分亏缺下作物补偿效应类型及机制研究概述[J]. 应用生态学报, 2004, 15(3): 523-526
- [8] 施积炎, 袁小凤, 丁贵杰. 作物水分亏缺补偿与超补偿效应的研究现状[J]. 山地农业生物学报, 2000, 19(3): 226-233
- [9] 赵松龄. 集水农业引论[M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1996: 209-232
- [10] 董宝娣, 张正斌, 刘孟雨, 等. 水分亏缺下作物的补偿效应研究进展[J]. 西北农业学报, 2004, 13(3): 31-34
- [11] 郭相平, 张烈君, 王琴, 等. 作物水分胁迫补偿效应研究进展[J]. 河海大学学报: 自然科学版, 2005, 33(6): 634-637
- [12] 史文娟, 胡笑涛, 康绍忠. 干旱缺水条件下作物调亏灌溉技术研究状况与展望[J]. 干旱地区农业研究, 1998, 16(2): 84-88
- [13] 詹妍妮, 郁松林, 陈培琴. 果树水分胁迫反应研究进展[J]. 中国农学通报, 2006, 22(4): 239-243
- [14] 陈坤明, 张承烈. 干旱期间春小麦叶片多胺含量与作物抗旱性的关系[J]. 植物生理学报, 2000, 26(5): 381-386
- [15] 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, 31(5): 341-344
- [16] 廖建雄, 王根轩. 干旱、CO₂和温度升高对春小麦光合、蒸腾及水分利用效率的影响[J]. 应用生态学报, 2002, 13(5): 547-550
- [17] Wu D X, Wang G X. Interaction of CO₂ enrichment and drought on growth, water use, and yield of broad bean (*Vicia faba*)[J]. Environmental and Experimental Botany, 2000, 43(2): 131-139
- [18] 杨惠敏, 张晓艳, 王根轩. 植物水通道的生理生态特性及其参与气孔运动的研究进展[J]. 植物学通报, 2005, 22(3): 276-283
- [19] Chan Y Y, Pence H E, Hasegawa P M, et al. Regulation of transpiration to improve crop water use[J]. Critical Reviews in Plant Science, 2009, 28(6): 410-431
- [20] 上官周平. 冬小麦对有限水分高效利用的生理机制[J]. 应用生态学报, 1999, 10(5): 567-569
- [21] 张杰, 张强, 赵建华, 等. 作物干旱指标对西北半干旱区春小麦缺水特征的反映[J]. 生态学报, 2008, 28(4): 1646-1654
- [22] Iannucci A, Rascio A, Russo M, et al. Physiological responses to water stress following a conditioning period in berseem clover[J]. Plant and Soil, 2000, 223(1/2): 219-229
- [23] 盛钰, 赵成义, 贾宏涛. 水分胁迫对冬小麦光合及生物学特性的影响[J]. 水土保持学报, 2006, 20(1): 193-196
- [24] 郭天财, 方保停, 王晨阳, 等. 水分调控对小麦旗叶叶绿素荧光动力学参数及其产量的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(2): 6-10
- [25] 张秋英, 李发东, 高克昌, 等. 水分胁迫对冬小麦光合特性及产量的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 25(6): 1184-1190
- [26] 吕金印, 山仑, 高俊凤, 等. 干旱对小麦灌浆期旗叶光合等生理特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2003, 21(2): 77-81
- [27] 郭相平, 王琴, 刘展鹏, 等. 旱后复水对玉米后继新生叶片生理特性的影响[J]. 农业科学研究, 2006, 27(2): 20-22, 29
- [28] 郝树荣, 郭相平, 王为木, 等. 水稻拔节期水分胁迫及复水对叶片叶绿体色素的影响[J]. 河海大学学报: 自然科学版, 2006, 34(4): 397-400
- [29] 裴冬, 孙振山, 陈四龙, 等. 水分调亏对冬小麦生理生态的影响[J]. 农业工程学报, 2006, 22(8): 68-72
- [30] 沈元月, 黄丛林, 张秀海, 等. 植物抗旱的分子机制研究[J]. 中国生态农业学报, 2002, 10(1): 30-34
- [31] 缪颖, 伍炳华. 植物抗逆性的获得与信息传导[J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(1): 71-76
- [32] Wilkinson S, Hartung W. Food production: Reducing water consumption by manipulating long-distance chemical signalling in plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(7): 1885-1891
- [33] 刘丹, 姜中珠, 陈祥伟. 水分胁迫下脱落酸的产生、作用机制及应用研究进展[J]. 东北林业大学学报, 2003, 31(1): 34-38
- [34] Jia W S, Xing Y, Lu C M, et al. Signal transduction from water stress perception to ABA accumulation[J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(10): 1135-1141
- [35] Zhang J H, Jia W S, Yang J C, et al. Role of ABA in inte-

- grating plant responses to drought and salt stresses[J]. *Field Crops Research*, 2006, 97(1): 111–119
- [36] 杨惠敏, 王根轩. 保卫细胞胞质中 Ca^{2+} 浓度变化与气孔开闭之间的关系[J]. *植物生理学通讯*, 2001, 37(3): 269–273
- [37] 郭秀林, 李广敏, 王睿文, 等. Ca^{2+}/CaM 对渗透胁迫下小麦幼苗根和叶中ABA含量的影响[J]. *植物生理学通讯*, 2001, 37(2): 124–125
- [38] 郭秀林, 刘子会, 李运朝, 等. Ca^{2+}/CaM 对玉米干旱信息传递的介导作用研究[J]. *作物学报*, 2005, 31(8): 1001–1006
- [39] 董宝娣, 刘孟雨, 张正斌, 等. 水分胁迫条件下不同抗旱类型小麦灌浆初期内源激素的变化[J]. *麦类作物学报*, 2007, 27(5): 852–858, 879
- [40] 闰志利, 轩春香, 牛俊义, 等. 干旱胁迫及复水对豌豆根系内源激素含量的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2009, 17(2): 297–301
- [41] 朱学艺, 张承烈. 植物响应水分胁迫的主要功能蛋白[J]. *西北植物学报*, 2003, 23(3): 503–508
- [42] 李善菊, 任小林. 植物水分胁迫下功能蛋白的研究进展[J]. *水土保持研究*, 2005, 12(3): 64–69
- [43] 胡梦芸, 张正斌, 徐萍. 作物几种光合酶与抗旱节水的关系研究进展[J]. *干旱地区农业研究*, 2008, 26(2): 251–256
- [44] 王维, 蔡一霞, 蔡昆争, 等. 水分胁迫对贪青水稻籽粒充实及其淀粉合成关键酶活性的影响[J]. *作物学报*, 2006, 32(7): 972–979
- [45] 王俊儒, 龚月桦, 翟丙年, 等. 生育后期干旱对冬小麦产量和生理特性的影响[J]. *土壤通报*, 2005, 36(6): 908–912
- [46] Xu D P, Duan X L, Wang B Y, et al. Expression of LEA protein gene *HVA1* of barley confirms, tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice[J]. *Plant Physiology*, 1996, 110: 249–254
- [47] Sivamani E, Bahieldin A, Wraith J M, et al. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley *HVA1* gene[J]. *Plant Science*, 2000, 155(1): 1–9
- [48] Oh S J, Youn S K, Kwon C W, et al. Overexpression of the transcription factor *AP37* in rice improves grain yield under drought conditions[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(3): 1368–1379
- [49] Jeong J S, Kim Y S, Baek K H, et al. Root-specific expression of *OsNAC10* improves drought tolerance and grain yield in rice under field drought conditions[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(1): 185–197
- [50] Morison J I L, Baker N R, Mullineaux P M, et al. Improving water use in crop production[J]. *Phil Trans R Soc B*, 2008, 363(1491): 639–658
- [51] Cattivelli L, Rizza F, Badeck F W, et al. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics[J]. *Field Crops Research*, 2008, 105(1/2): 1–14
- [52] Yoichiro K, Sawa H, Keisuke N, et al. Identification of QTLs controlling rice drought tolerance at seedling stage in hydroponic culture[J]. *Euphytica*, 2008, 160(3): 423–430
- [53] Kholová J, Hash C T, Kumar P L, et al. Terminal drought-tolerant pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.] have high leaf ABA and limit transpiration at high vapor pressure deficit[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(5): 1431–1440
- [54] Collins N C, Tardieu F, Tuberosa R. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: Where do we stand?[J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(2): 469–486
- [55] Masle J, Gilmore S R, Farquhar G D. The *ERECTA* gene regulates plant transpiration efficiency in *Arabidopsis*[J]. *Nature*, 2005, 436(7052): 866–870
- [56] Mullet J E, Whitsitt M S. Plant cellular responses to water deficit[J]. *Plant Growth Regulation*, 1996, 20(2): 119–124
- [57] 袁永慧, 邓西平, 黄明丽, 等. 生物节水中的补偿效应与根系调控研究[J]. *中国农业科技导报*, 2003, 5(6): 24–28
- [58] Schachtman D P, Goodger J Q D. Chemical root to shoot signaling under drought[J]. *Trends in Plant Science*, 2008, 13(6): 281–287
- [59] 杨惠敏, 王根轩. 干旱和 CO_2 浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(3): 312–316
- [60] 杨贵羽, 罗远培, 李保国, 等. 水分胁迫持续时间对冬小麦根冠生物量累积的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2006, 24(4): 94–98, 112
- [61] 胡继超, 曹卫星, 姜东, 等. 小麦水分胁迫影响因子的定量研究. I. 干旱和渍水胁迫对光合、蒸腾及干物质积累与分配的影响[J]. *作物学报*, 2004, 30(4): 315–320
- [62] 刘晓英, 罗远培. 水分胁迫后复水冬小麦根系吸水的恢复[J]. *中国生态农业学报*, 2002, 10(4): 16–20
- [63] 刘晓英, 罗远培, 石元春. 水分胁迫后复水对冬小麦叶面积的激发作用[J]. *中国农业科学*, 2001, 34(4): 422–428
- [64] 郝树荣, 郭相平, 王为木, 等. 胁迫后复水对水稻叶面积的补偿效应[J]. *灌溉排水学报*, 2005, 24(4): 19–21, 32
- [65] 陈晓远, 罗远培. 水分胁迫及复水对冬小麦粒叶比的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2001, 19(1): 71–82
- [66] Leandra L, Gustavo A P, Christine G, et al. Rewatering plants after a long water-deficit treatment reveals that leaf epidermal cells retain their ability to expand after the leaf has apparently reached its final size[J]. *Annals of Botany*, 2008, 101(7): 1007–1015
- [67] González A, Martín I, Ayerbe L. Yield and osmotic adjustment capacity of barley under terminal water-stress conditions[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2008, 194(2): 81–91
- [68] Moral L F G, Rharrabti Y, Elhani S, et al. Yield formation in Mediterranean durum wheats under two contrasting water regimes based on path-coefficient analysis[J]. *Euphytica*, 2005, 146(3): 203–212
- [69] 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): 1527–1535
- [70] 霍治国, 李世奎, 白月明, 等. 冬小麦中轻度水分胁迫的增产节水效应研究[J]. *自然资源学报*, 2003, 18(1): 58–66
- [71] 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]. *中国生态农业学报*, 2002, 10(1): 35–37
- [72] 邵孝侯, 朱成立, 郝树荣, 等. 土壤水分胁迫与调控对冬小麦生育指标的影响[J]. *河海大学学报: 自然科学版*, 2004, 32(2): 155–158
- [73] 丁端锋, 蔡焕杰, 王健, 等. 玉米苗期调亏灌溉的复水补偿

- 效应[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(3): 64-67
- [74] Li Q Q, Dong B D, Qiao Y Z, et al. Root growth, available soil water, and water-use efficiency of winter wheat under different irrigation regimes applied at different growth stages in North China[J]. Agricultural Water Management, 2010, 97(10): 1676-1682
- [75] 刘庚山, 郭安红, 任三学, 等. 夏玉米苗期有限水分胁迫拔节期复水的补偿效应[J]. 生态学杂志, 2004, 23(3): 24-29
- [76] 郭相平, 张烈君, 王琴, 等. 拔节孕穗期水分胁迫对水稻生理特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(2): 125-129
- [77] 张玉屏, 朱德峰, 林贤青, 等. 不同时期水分胁迫对水稻生长特性和产量形成的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(2): 48-53
- [78] 蔡昆争, 吴学祝, 骆世明, 等. 抽穗期不同程度水分胁迫对水稻产量和根叶渗透调节物质的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(12): 6148-6158
- [79] 康燕, 王根轩. 水稻苗期水分亏缺产生补偿节水效应的亏缺阈值研究[J]. 科技通报, 2009, 25(6): 784-791
- [80] Zhang X Y, Chen S Y, Sun H Y, et al. Dry matter, harvest index, grain yield and water use efficiency as affected by water supply in winter wheat[J]. Irrigation Science, 2008, 27(1): 1-10
- [81] 魏小平, 王根轩, 吴冬秀. 干旱和 CO₂ 浓度升高对不同春小麦光合作用和气孔阻力及水分蒸腾效率的影响[J]. 兰州大学学报: 自然科学版, 2005, 41(6): 42-46
- [82] Yang H M, Zhang X Y, Wang G X, et al. Extracellular calcium is involved in stomatal movement through the regulation of water channels in broad bean[J]. Plant Growth Regulation, 2006, 50(1): 79-83
- [83] Zhao C M, Wang G X, Wei X P, et al. Effects of groundwater depth variation on photosynthesis and photoprotection of *Elaeagnus angustifolia* L.[J]. Trees, 2007, 21(1): 55-63
- [84] Zhang H, Wang X, You M, et al. Water-yield relations and water-use efficiency of winter wheat in the North China Plain[J]. Irrigation Science, 1999, 19(1): 37-45
- [85] Singh T, Malik D S. Effect of water stress at three growth stages on the yield and water-use efficiency of dwarf wheat[J]. Irrigation Science, 1983, 4(4): 239-245
- [86] 蔡一霞, 王维, 朱庆森. 水分胁迫对水稻籽粒蛋白质积累及营养品质的影响[J]. 植物生态学报, 2007, 31(3): 536-543
- [87] Fereres E, Soriano M A. Deficit irrigation for reducing agricultural water use[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(2): 147-159
- [88] 慕自新, 梁宗锁, 张岁岐. 土壤干湿交替下作物补偿生长的生理基础及其在农业中的应用[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(5): 511-516
- [89] 董宝娣, 张正斌, 徐萍, 等. 小麦干湿交替条件下的水分利用效率与生物学性状[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(3): 28-32
- [90] Álvarez S, Navarro A, Bañón S, et al. Regulated deficit irrigation in potted *Dianthus* plants: Effects of severe and moderate water stress on growth and physiological responses[J]. Scientia Horticulturae, 2009, 122(4): 579-585
- [91] 刘恩民, 于强, 谢贤群. 水分亏缺对冬小麦冠层温度影响的研究[J]. 生态农业研究, 2000, 8(1): 21-23
- [92] Hatfield J L. The utilization of thermal infrared radiation measurements from grain sorghum crops as a method of assessing their irrigation requirements[J]. Irrigation Science, 1983, 3(4): 259-268
- [93] 张杰, 张强, 赵宏, 等. 定量遥感反演作物水势的原理及其应用[J]. 生态学杂志, 2008, 27(6): 916-923
- [94] 陈四龙, 张喜英, 陈素英, 等. 不同供水条件下冬小麦冠气温差、叶片水势和水分亏缺指数的变化及其相互关系[J]. 麦类作物学报, 2005, 25(5): 38-43
- [95] 周海莲, 甘毅, 王根轩. 气孔免疫的研究和利用: 农业分子生态新热点[J]. 生命科学仪器, 2008, 6(5): 10-14